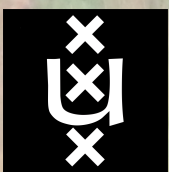


Genetische variatie in de populaties van grote grazers in de Oostvaardersplassen



Patrick G. Meirmans

Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica
Universiteit van Amsterdam
P.O. Box 94240, 1090GE Amsterdam



Genetische variatie in de populaties van grote grazers in de Oostvaardersplassen

Patrick G. Meirmans

Juni 2026

Instituut voor Biodiversiteit en Ecosysteem Dynamica
Universiteit van Amsterdam
P.O. Box 94240, 1090GE Amsterdam



Samenvatting

In veel natuurgebieden worden grote grazers ingezet om de dynamiek en de openheid van de vegetatie te vergroten. Zo ook in de Oostvaardersplassen, waar edelherten, konikpaarden en heckrunderen zijn uitgezet. De grootte van deze populaties wordt sinds 2018 door afschot gereguleerd tot 500 individuen voor het edelhert en 300 voor zowel konikpaard als heckrund. Bij dergelijke kleine populaties bestaat de kans op verlies van genetische variatie en een toename van de inteelt, wat kan leiden tot negatieve effecten op de fitness binnen de populaties. In dit rapport worden de resultaten beschreven van een onderzoek waarin is gekeken of er sprake is van verlies van genetische variatie in de huidige populaties grote grazers van de Oostvaardersplassen en of de huidige populaties groot genoeg zijn om de negatieve effecten van een eventuele dergelijk verlies van genetische variatie te voorkomen. Hiertoe is een genomwijde genetische analyse gedaan op basis van DNA monsters van 50 edelherten, 22 konikpaarden en 22 heckrunderen. Uit de resultaten blijkt dat er weinig sporen zijn van inteelt binnen de populaties. De mate van inteelt, gemeten met de zogeheten inteeltcoëfficiënt, was veel lager dan die van andere populaties of rassen van dezelfde soorten. Bij de heckrunderen was de mate van inteelt weliswaar iets hoger dan bij de edelherten en de konikpaarden, maar ook daar was het veel lager dan bij de meeste andere runderrassen. De resultaten van dit onderzoek zijn vervolgens gebruikt om voor alle drie de soorten een modelmatige schatting te maken van de toename in de inteeltcoëfficiënt over de periode 2026-2050. Uit de analyse kunnen we concluderen dat de huidige populatiegroottes voldoende zijn en er geen noodzaak is om de aantallen te vergroten of dieren van buiten te introduceren. Wel is aan te raden om het genetische onderzoek periodiek (circa elke vijf tot tien jaar) te herhalen om de genetische variatie en de ontwikkeling van inteelt te blijven volgen.

Achtergrond

De Oostvaardersplassen is een natuurgebied van internationale betekenis dat bij toeval is ontstaan op een braakliggend stuk land na inpoldering van de Flevopolders. In de jaren '80 zijn voor het beheer van de vegetatie grote grazers geïntroduceerd, heckrunderen en konikpaarden. In 1992 zijn hiernaast ook nog edelherten geïntroduceerd. De populaties van deze grazers zijn na de introductie snel gegroeid, met name die van de edelherten: de populatie telde ongeveer 4000 individuen op zijn hoogtepunt. Inmiddels wordt de populatie door afschot gereguleerd tot een grootte van ongeveer 500 individuen. De populaties van heckrunderen en konikpaarden worden ieder op een grootte van ongeveer 300 individuen gehouden.

Kleine populaties, zoals die van grote grazers in afgesloten natuurgebieden, kunnen last hebben van een versneld verlies van genetische variatie (zie verklarende woordenlijst achterin). Dit verlies, ook wel genetische erosie genaamd, heeft gevolgen op zowel de korte als op de lange termijn –gemeten in het aantal generaties (Bosse and van Loon, 2022). Op de lange termijn is voldoende genetische variatie nodig zodat de populatie zich door natuurlijke selectie kan aanpassen aan veranderende omstandigheden, bijvoorbeeld klimaatverandering (Bijlsma and Loeschcke, 2012). Op de korte termijn kan verlies van genetische variatie leiden tot een lagere fitness (aanpassingsvermogen) en zelfs gezondheidsproblemen door een verhoogd niveau van homozygotie –individuen met twee kopieën van hetzelfde allel op een locus– voor allelen met negatieve fitness effecten (Bertorelle *et al.*, 2022).

De snelheid per generatie waarmee verlies van genetische variatie plaatsvindt is vooral afhankelijk van de populatiegrootte (Allendorf *et al.*, 2022). In een kleine populatie is er een grotere kans dat er paring plaatsvindt tussen individuen die op enige mate met elkaar verwant zijn. Doordat verwante individuen deels dezelfde genetische varianten (allelen) hebben, kan het door toeval (genetische drift) gebeuren dat sommige varianten uit de populatie verdwijnen, terwijl anderen varianten juist in frequentie toenemen of zelfs gefixeerd raken. Hierdoor neemt de mate van homozygotie in de populatie toe. Omdat het onvermijdelijk is dat sommige van de genetische varianten een negatief effect hebben op de fitness als ze homozygoot zijn (recessieve schadelijke allelen), zal de toegenomen homozygotie leiden tot een afname van de fitness binnen de populatie (inteeltdepressie).

Hoewel de populatiegrootte de belangrijkste factor is in het bepalen van de sterkte van de genetische drift, zijn er nog veel meer factoren die een rol spelen. Daarom is het dus niet mogelijk om een idee te krijgen van de invloed van genetische drift door gewoon het aantal individuen te tellen. Ten eerste is er kennis nodig van de hoeveelheid nog aanwezige genetische variatie. Ten tweede doen niet alle individuen in gelijke mate mee met de voortplanting. Dit is het geval bij grote grazers waar het een paar jaar kan duren voor dieren volledig geslachtsrijp zijn of meedoen aan de voortplanting. Bovendien is er

bij alle drie de soorten sprake van verschillen in dominantie tussen mannetjes, zodat dominante mannetjes veel nageslacht produceren en andere mannetjes weinig tot geen nageslacht. Daarom hebben genetici een concept bedacht om zulke factoren mee te nemen in de schatting van de grootte van de populatie die meedoet aan de reproductie: de zogenaamde effectieve populatiegrootte (N_e). De effectieve populatiegrootte is de grootte van een zogeheten “ideale populatie” die net zo veel genetische drift heeft als er plaatsvindt in de onderzochte populatie (Wright, 1931; Wang *et al.*, 2016). Een ideale populatie is een hypothetische populatie van een éénjarige hermafrodiete soort, met volledig willekeurige paring, en zonder selectie, migratie of mutatie. Lagere waarden van N_e leiden dus tot sterkere genetische drift en een snellere toename van de hoeveelheid inteelt. Aan de andere kant zorgen hoge waarden van N_e voor minder drift en een minder sterke toename van de inteeltcoëfficiënt.

De effectieve populatiegrootte (N_e) kan worden geschat met behulp van moleculaire merkers; het is dan interessant om de geschatte waarde van N_e te vergelijken met de census populatiegrootte (N_c), het aanwezige aantal individuen. Bijvoorbeeld als een populatie van $N_c = 500$ herten een N_e heeft van 100, betekent dit dat in die populatie de verdeling in het voortplantingssucces zodanig scheef is dat de hoeveelheid genetische drift in de populatie vergelijkbaar is met de drift in een populatie van 100 willekeurig parende éénjarige hermafrodieten. Er is veel gediscussieerd over wat een goede ondergrens is voor N_e in wilde populaties van beschermde soorten, en vaak wordt een grenswaarde van 50 individuen gesuggereerd. Hier is echter geen wetenschappelijke overeenstemming over; als er geen tekenen zijn van inteelt, kan ook een kleinere populatie prima levensvatbaar zijn (zie discussie).

Voor het onderzoeken van de snelheid van verlies van genetische variatie in een populatie bestaan moderne genotyperings technieken gebaseerd op het sequencen van het DNA, zoals RAD-tags (Genotyping-by-sequencing), SNP-chips en whole-genome resequencing. Als er genetische varianten op duizenden locaties in het genoom geanalyseerd worden kan hiermee ook op zeer fijne schaal bekeken worden wat de mate van inteelt is. De belangrijkste statistische methode hierbij is het bepalen of er zogeheten “runs of homozygosity” zijn, plaatsen in het genoom van een individu waar deze voor een lang stuk langs een chromosoom volledig homozygoot is (Gorssen *et al.*, 2021). De lengte en frequentie van ROHs zegt dan iets over de frequentie en duur van inteelt (Shafer and Kardos, 2025) en kan gebruikt worden om de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} binnen een populatie te berekenen, waarbij een hogere F_{ROH} een hogere mate van inteelt betekent. Zo is uit onderzoek aan een geïsoleerde populatie edelherten van het eiland Rum gebleken dat individuen met een hogere F_{ROH} over het algemeen een lager geboortegewicht hebben, een lagere kans hebben om de eerste twee jaar van hun leven te overleven, en minder nakomelingen krijgen (Hewett *et al.*, 2025). Het is echter moeilijk om die resultaten direct te extrapoleren naar een andere populatie. De

genetische merkers kunnen alleen een beeld geven van de mate van inteelt, maar niet in hoeverre dit leidt tot inteeltdepressie.

Als er op meerdere tijdpunten gemonsterd en gegenotypeerd wordt kan de data ook gebruikt worden om te kijken of, en hoe snel, de genetische variatie afneemt binnen de populatie. Natuurlijk kan dan ook gekeken worden of de mate van inteelt, gemeten met behulp van runs of homozygosity, over de tijd toeneemt. Zulke genetische monitoring is nog zeldzaam, maar wordt steeds meer gezien als noodzakelijk om de vinger aan de pols te houden wat betreft de levensvatbaarheid van populaties van beschermde soorten (Hoban *et al.*, 2023). Genetische monitoring is daarom een essentieel onderdeel van een brede strategie voor het behoud van biodiversiteit. Zo is er in Zwitserland een pilot study gedaan om te kijken of het mogelijk is om genetische monitoring te doen voor een groot aantal soorten van verschillende taxonomische groepen (<https://gendiv.ethz.ch>).

Hoofddoel van het onderzoek

Het hoofddoel van dit onderzoek is om te analyseren of de populaties grote grazers van de Oostvaardersplassen groot genoeg zijn om, uitgaande van de bestaande mate van genetische diversiteit, negatieve effecten van genetische verarming te voorkomen. We willen hierbij de volgende specifieke vragen beantwoorden:

- Hoe sterk is de mate van inteelt in de populaties edelherten, heckrunderen en konikpaarden van de Oostvaardersplassen in 2026?
- Wat is de effectieve populatiegrootte?
- Welke maatregelen zijn nodig –indien de effectieve populatiegrootte niet toereikend is– om (verdere) afname van genetische variatie te voorkomen?
- Is er in de hoeveelheid inteelt een verschil met de eerdere meting in 2007 (gepubliceerd in de Jong *et al.*, 2020), hoe groot is dit verschil en in welke richting: toe- of afname van de inteeltcoëfficiënt?

Methoden

Monstername

Tussen 20 augustus 2025 en 8 januari 2026 zijn monsters genomen van 94 individuen van de drie soorten grote grazers in de Oostvaardersplassen: 50 edelherten (*Cervus elaphus*), 22 konikpaarden (*Equus caballus*) en 22 heckrunderen (*Bos taurus*). De bemonsterde dieren zijn afgeschoten in het kader van het populatiebeheer dat jaarlijks plaatsvindt; de dieren zijn dus niet speciaal voor de monstername geschoten. Per individu zijn twee monsters genomen van een paar cm³ spierweefsel die elk in een aparte steriele laboratoriumbuis is gedaan. De monsters zijn vervolgens gelabeld en bewaard in een vriezer bij -20°C in het lab van de UvA.

DNA-extractie

In het UvA laboratorium is van alle monsters een DNA-extractie gedaan. Hiertoe is eerst een klein stukje weefsel uit het midden van het monster onder steriele omstandigheden uitgerepareerd. Dit was om mogelijke besmetting met extern DNA te voorkomen, bijvoorbeeld van de beheerder of van in het veld aanwezige micro-organismen. De DNA isolatie is gebeurd met behulp van het CTAB-protocol (Doyle, 1991). Dit protocol bleek beter te werken dan isolatie met behulp van een commerciële DNeasy Blood & Tissue Kit, welke in eerste instantie geprobeerd was. De kwaliteit van het geëxtraheerde DNA is eerst getest door middel van visuele inspectie door inspectie met behulp van agarosegelelektroforese. Daarna is de concentratie en kwaliteit getest met een Nano-Spectrophotometer (Implen). Vijf monsters waarvan de DNA-extractie een te lage concentratie had zijn opnieuw gedaan.

RAD-genotypering

Voor genotypering is gebruik gemaakt van RAD-seq, ook wel Genotyping-by-Sequencing genoemd. Dit is een methode waarbij het DNA in stukken wordt geknipt en daar een random selectie uit genomen wordt, wat vervolgens wordt gesequencet. Dit is een all-round methode die werkt voor allerlei organismen, en is relatief voordelig. Het nadeel is wel dat de analyse lastiger is dan voor ouderwetse merkers zoals microsatellieten, omdat de data eerst met een bioinformatics pipeline gefilterd en gescoord moet worden.

De library preparation en het sequencen is gedaan door LGC Genomics GmbH te Berlijn, met behulp van het ddRAD protocol. Het genoom is geknipt met behulp van het MspI restrictie enzym, en gesequenced op een Illumina NovaSeq sequencer (150bp paired-end reads). LGC heeft ook de bioinformatics gedaan, waarbij uit de DNA-sequenties de variable posities (SNPs, Single Nucleotide Polymorphisms) zijn gefilterd. Ook is hierbij een alignment gedaan met de software BWA-MEMv0.7.12 (Li, 2013), aan de hand van de betreffende referentiegenomen van de drie soorten, zodat bekend is op

welk chromosoom en waar op het chromosoom alle SNP-merkers liggen. De gebruikte referentiegenomen zijn:

Edelhert (*Cervus elaphus*):

<https://www.ebi.ac.uk/ena/browser/api/fasta/links/study?accession=PRJEB45838&result=sequence&legacy=true>

Konikpaard (*Equus caballus*):

https://ftp.ensembl.org/pub/release-115/fasta/equus_caballus/dna/Equus_caballus.EquCab3.0.dna_rm.toplevel.fa.gz

Heckrund (*Bos taurus*):

https://ftp.ensembl.org/pub/release-115/fasta/bos_taurus/dna/Bos_taurus.ARS-UCD2.0.dna_rm.toplevel.fa.gz

SNP calling

Het bepalen van de SNPs en de individuele genotypes voor elk SNP-locus zijn gedaan met behulp van de FreeBayes pipeline (Garrison and Marth, 2012). Vervolgens is de data gefilterd met de volgende instellingen: GMCF=8, dit betekent dat er voor een individu minstens acht sequenties moeten zijn voor één locus om het genotype op dat locus te kunnen bepalen; minAF=5%, dit betekent dat alle loci worden verwijderd waarvan het minst voorkomende allel een frequentie heeft van minder dan 5%; minNS=10%, dit betekent dat een locus alleen gebruikt wordt als er voor minstens 10% van de individuen in de populatie een genotype gescoord is. De genotypes voor alle individuen zijn door FreeBayes opgeslagen als een zogeheten .vcf-file (variant call format).

Voor de daadwerkelijke data-analyse zijn alle loci verwijderd die geplaatst zijn op de geslachtschromosomen, op het mitochondriaal DNA en op eventuele extra “unplaced scaffolds”. Dit laatste zijn stukken sequenties waarvan het bij het maken van het referentiegenoom niet duidelijk was op welk chromosoom ze lagen. In de PLINK analyses zijn verder de volgende filterstappen gebruikt: --hwe 0.001 voor het verwijderen van loci die sterk afwijken van Hardy-Weinberg equilibrium; --bp-space 500 om ervoor te zorgen dat loci minstens 500bp uit elkaar liggen.

Runs of homozygosity

Het aantal runs of homozygosity in de genotype data is geanalyseerd met behulp van de software PLINK v1.9.0-b.7.8 (Purcell *et al.*, 2007). Er zijn meerdere methoden om ROHs te bepalen, maar uit testen is gebleken dat PLINK het meest robuust is (Howrigan *et al.*, 2011). Om als ROH gemarkeerd te worden, moet een regio op zijn minst 100 SNPs bevatten (--homozyg-snp 50) en minstens 1000Kb lang zijn (--homozyg-kb 1000). Omdat genotyperingsfouten en ontbrekende genotypen kunnen leiden tot te korte of volledig ontbrekende ROHs, mogen regio's één heterozygote SNP bevatten

(homozyg_window_het 1) en tien ontbrekende genotypen (homozyg_window_missing 10). Het veranderen van deze parameters zorgt voor kleine kwantitatieve veranderingen in bijv. het aantal gevonden ROHs, maar zorgt niet voor kwalitatieve veranderingen in de conclusies.

Aan de hand van de ROHs kan dan voor elk individu de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} worden uitgerekend: de gezamenlijke lengte van alle gevonden ROHs in een individu, gedeeld door de totale lengte van het referentiegenoom. De frequentie van de ROHs van verschillende lengtes kan ook iets zeggen over wanneer er inteelt heeft plaatsgevonden. Bij recente inteelt zijn er meer lange blokken dan wanneer de inteelt meerdere generaties in het verleden was. Daarom zijn de ROHs geclassificeerd naar lengte: ≤ 4 Mb, $>4-8$ Mb, $>8-16$ Mb, $>16-32$ Mb, en >32 Mb. Deze komen ongeveer overeen met inteelt in respectievelijk de laatste 25,0; 12,5; 6,25; 3,125 en 1,5625 generaties geleden (McQuillan *et al.*, 2008; Duderstadt and Distl, 2025).

Voor de interpretatie van de aantallen ROHs en de inbreedingcoëfficiënt F_{ROH} kan men het best de waardes vergelijken met die van andere populaties, of van eerdere analyses van dezelfde populatie. Dit is met name mogelijk voor de edelherten omdat data hiervoor vrij beschikbaar is van de studies van De Jong *et al.* (de Jong *et al.*, 2020) en Carranza *et al.* (Carranza *et al.*, 2024). De data van De Jong *et al.* omvat 47 herten uit Nederlandse populaties, inclusief 15 uit de Oostvaardersplassen gemonsterd in 2007, plus herten uit drie referentiepopulaties uit Schotland en Tsjechië. De data van Carranza omvat 498 herten van 20 populaties uit negen Europese landen. De datasets voor deze twee studies zijn gedownload van de respectievelijke Dryad repositories: <https://doi.org/10.5061/dryad.hqbzkh1dp> en <https://doi.org/10.5061/dryad.1rn8pk13b>, en geanalyseerd met PLINK als hierboven beschreven. Voor een betere vergelijking met de oudere data is het aantal SNPs in de dataset uit 2026 gereduceerd door willekeurig 51,000 SNP merkers te trekken. De resultaten zijn dus enigszins anders dan de analyse van de volledige dataset.

Effectieve populatiegrootte (N_e)

De effectieve populatiegroottes voor alle drie de grote grazers in de Oostvaardersplassen zijn bepaald met het programma N_e -estimator v2.1 (Do *et al.*, 2014). Binnen dit programma is de optie gebruikt om N_e te schatten aan de hand van de hoeveelheid linkage disequilibrium (LD) binnen de populatie. Dit is de meest gebruikte en ook meest robuuste methode wanneer er maar voor één enkel tijdstip data beschikbaar is voor een specifieke set merkers (Waples, 2025). De aanwezigheid van grote hoeveelheden loci die op hetzelfde chromosoom liggen kan echter leiden tot een overschatting van de hoeveelheid LD en dus tot een onderschatting van N_e (Waples *et al.*, 2016). Daarom is de optie gebruikt om een genomische kaart in te laden, zodat de methode alleen de LD berekent tussen loci die op verschillende chromosomen liggen. Omdat de methode gevoeliger is voor de kwaliteit van de loci dan voor het aantal loci,

zijn alleen de loci gebruikt die geen ontbrekende genotypen hebben. De methode is twee keer gerund, eerst met alle loci (na de bovengenoemde filtering), waar het minst algemene allel een frequentie heeft van minstens 0,05 (minor allele frequency=0,05). Vervolgens is de methode nog een keer gerund met een subset van loci waarvan het minst algemene allel een frequentie heeft van minstens 0,1 (minor allele frequency=0,1).

Overzicht rendement en kwaliteit sequenzen

Het sequenzen heeft in totaal voor de 94 individuen van de drie soorten 141 miljoen sequentieparen opgeleverd; dit wordt gerekend in paren omdat bij ddRAD elk fragment in allebei de leesrichtingen wordt gesequenced. Het grootste deel van de sequenties kon succesvol worden gepaard met regio's op de referentiegenomen (Tabel 1). Het succes hiervan was wel duidelijk lager bij de konikpaarden dan bij de edelherten en heckrunderen. Bij de konikpaarden kon 41,2% van de sequenties niet op het genoom geplaatst worden, terwijl dit bij de edelherten en heckrunderen slecht 0,2 en 6,5% was. Dit heeft echter geen verdere gevolgen voor de kwaliteit van de genetische data analyse omdat er genoeg sequenties van hoge kwaliteit over zijn gebleven. Het aantal SNPs was duidelijk hoger voor de edelherten (Tabel 1). Dit is zeer waarschijnlijk het gevolg van het hogere aantal individuen dat voor het edelhert gemonsterd is. Hierdoor is er een grotere kans dat allelen die in een relatief lage frequentie in de populatie aanwezig zijn, toch gescoord kunnen worden.

Tabel 1. Per soort informatie over de grootte van het genoom en voor de RAD-genotyping het aantal sequenties (in duizendtallen) waarvoor een overeenkomst is gevonden op het referentiegenoom ("number of mapped reads"), plus het percentage van het totale aantal sequenties waarvoor geen overeenkomst is gevonden.

Soort	Grootte genoom (Gb)	Chromosomen	Gem. # sequenties	Bereik (min-max)	% niet op referentie	# SNPs in VCF	#SNPs na filteren
Edelhert	2,9	34	6007	4410-7036	0,23%	124.554	65.671
Konikpaard	2,5	32	3318	2576-4538	41,18%	39.306	23.879
Heckrund	2,6	30	5709	4432-7533	6,47%	31.105	19.171

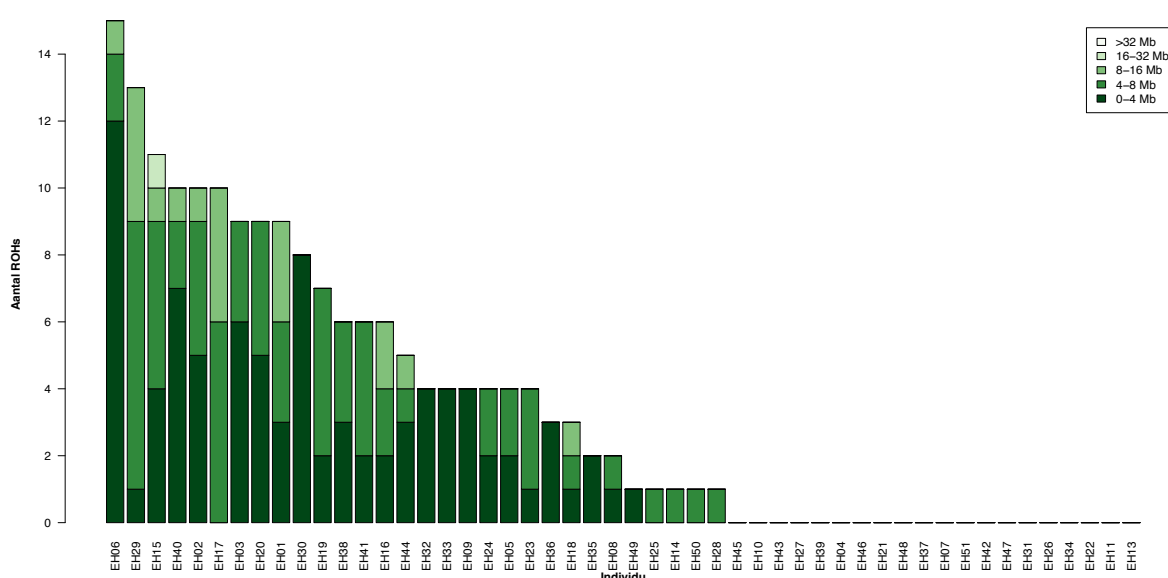
Resultaten Edelhert

Runs of homozygosity

De edelherten in de Oostvaardersplassen vertonen weinig sporen van inteelt. Het aantal runs of homozygosity (ROHs) was erg laag, gemiddeld waren er maar 3,46 ROHs per individu (Tabel 2). Het hoogst aantal gevonden ROHs was 15 per individu, en er waren zelfs 20 individuen met helemaal geen ROHs. De gevonden ROHs waren over het algemeen ook erg kort (Figuur 1): van de 173 ROHs waren er 88 (51%) korter dan 4 Mb, en 65 (38%) waren tussen 4 en 8 Mb. Slechts 19 ROHs (11%) waren tussen 8 en 16 Mb, en 1 ROH (1%) was tussen 16 en 32 Mb. Geen ROHs zijn gevonden in de hoogste lengteklasse van >32 Mb.

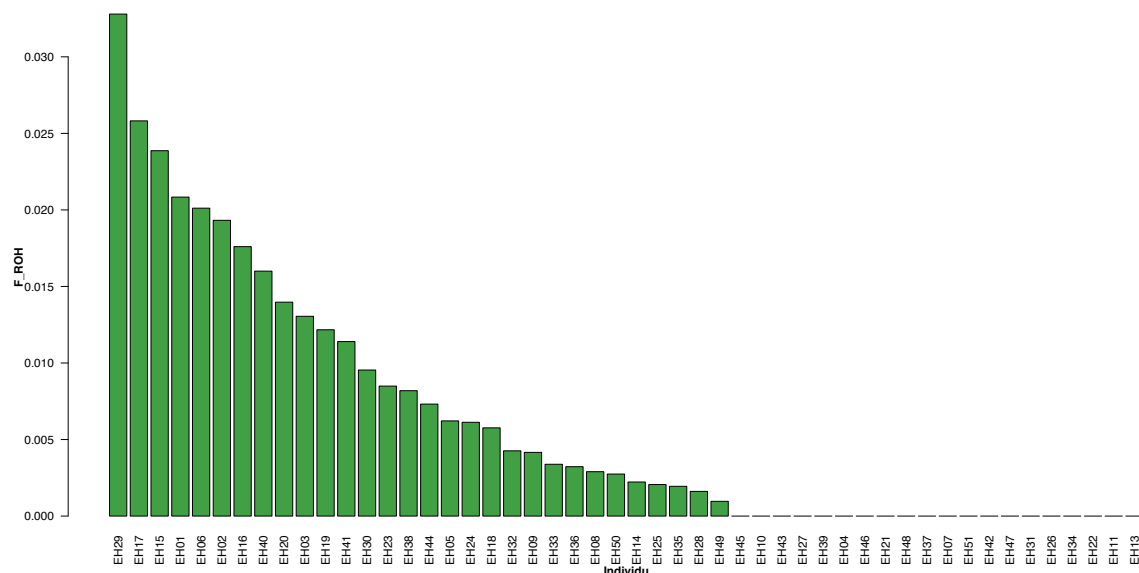
Tabel 2. Overzicht van de runs of homozygosity gevonden in 50 edelherten. Gegeven zijn het gemiddelde, de standaarddeviatie (SD), het 95% betrouwbaarheidsinterval (95% CI) en het minimum en het maximum, genomen over de 50 individuen.

	Gemiddelde	SD	95% CI	Min	Max
Aantal ROHs	3,46	4,12	2,29–4,63	0	15
Gemiddelde lengte per ROH (Kb)	2748	2547	2024–3472	0	7865
Gecombineerde lengte (Kb)	16.519	22.061	10.249–22.789	0	87.919



Figuur 1. Verdeling van de aantallen runs of homozygosity over verschillende lengteklassen in Mb (miljoen baseparen), voor de 50 edelherten uit de Oostvaardersplassen.

De inteeltcoëfficiënt F_{ROH} kan worden berekend uit de gecombineerde lengte van alle ROHs van een individu door deze te delen door de totale lengte van het genoom (2.68 Gb). Deze waarde geeft een indicatie van welk deel van het totale genoom van een individu door inteelt homozygoot is, en loopt dus van 0 tot 1. De F_{ROH} -waarden van de edelherten uit de Oostvaardersplassen waren over het algemeen erg laag (Figuur 2), variërend van 0 tot 0.033, met een gemiddelde van 0.0062.



Figuur 2. Waarden voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} voor 50 edelherten uit de Oostvaardersplassen, gesorteerd van hoog naar laag.

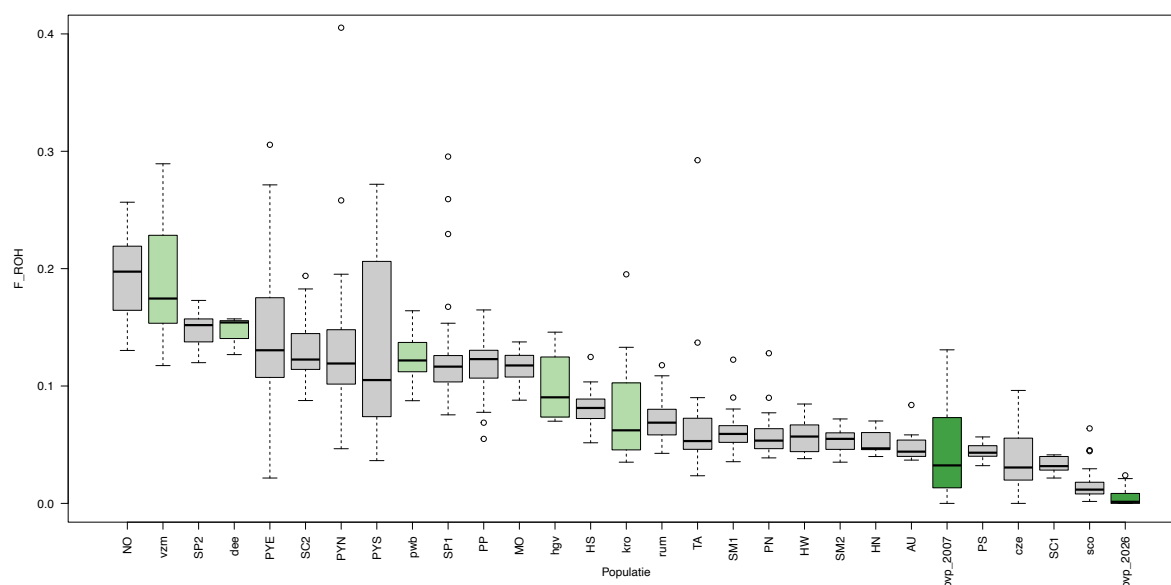
Vergelijking met 2007 en andere populaties

De inteeltcoëfficiënt F_{ROH} voor de Oostvaardersplassen in 2026 is veel lager dan die van de eerdere steekproef uit 2007 (Figuur 3; Tabel 3). Dit verschil in F_{ROH} tussen de twee steekproeven is sterk significant in een t-test: $t = -4.03$, $df = 14.26$, $p = 0.0012$. De waarde van F_{ROH} in de Oostvaardersplassen is ook lager dan die in alle andere populaties waarvoor genoom-wijde genotype data beschikbaar is, zowel die in Nederland als in 9 andere Europese landen. De populatie in de Oostvaardersplassen is ook één van slechts twee populaties in Europa waar individuen zonder ROHs gevonden zijn (dus met een F_{ROH} van 0). In de populatie in de Oostvaardersplassen was dit het geval in allebei de jaren waarin gegenotypeerd is. De andere populatie is de referentie populatie uit West-Tsjechië uit de studie van de Jong et al. (2020). De groottes van de populaties zijn helaas niet bekend, afgezien van die van de Oostvaardersplassen, dus het is niet mogelijk om deze te relateren aan de mate van inteelt.

Tabel 3. Vergelijking van de waarden voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} van de edelherten uit de Oostvaardersplassen uit 2026 met die uit de Oostvaardersplassen uit 2007, met vijf andere Nederlandse populaties, en met 22 Europese populaties. Per populatie zijn gegeven het aantal gegenotypeerde individuen, het jaar van bemonstering (indien bekend), de gemiddelde waarde van F_{ROH} , alsmede de standaarddeviatie en het bereik (min–max). De populaties zijn gesorteerd op land, met Nederland bovenaan.

Populatie	N	Code	Jaar	Gem. F_{ROH}	SD F_{ROH}	Bereik F_{ROH}
Oostvaardersplassen, NL	50	ovp_2026	2026	0,005	0,007	0–0,022
Oostvaardersplassen, NL	15	ovp_2007*	2007	0,045	0,038	0–0,131
Deelerwoud, NL	3	dee*	2005	0,146	0,017	0,127–0,157
Hoge Veluwe, NL	4	hgv*	2011	0,099	0,034	0,07–0,146
Kroondomeinen, NL	11	kro*	2011	0,080	0,049	0,035–0,195
Planken Wambuis, NL	9	pwb*	2006	0,127	0,025	0,087–0,164
Veluwezoom, NL	9	vzm*	2005	0,189	0,059	0,117–0,289
Oostenrijk, AU	8	AU**	–	0,050	0,015	0,037–0,084
West-Tsjechië, CZ	12	cze*	2014	0,038	0,028	0–0,096
Monfragüe, ES	19	MO**	–	0,116	0,014	0,088–0,138
Pyreneeën Noord, ES	38	PYN**	–	0,131	0,061	0,047–0,405
Pyreneeën Oost, ES	58	PYE**	–	0,139	0,054	0,022–0,306
Pyreneeën Zuid, ES	25	PYS**	–	0,128	0,074	0,036–0,272
Sierra de San Pedro 1, ES	61	SP1**	–	0,122	0,037	0,075–0,295
Sierra de San Pedro 2, ES	7	SP2**	–	0,148	0,018	0,12–0,173
Sierra Morena 1, ES	75	SM1**	–	0,060	0,013	0,036–0,122
Sierra Morena 2, ES	22	SM2**	–	0,053	0,010	0,035–0,072
Frankrijk PP, FR	25	PP**	–	0,117	0,027	0,055–0,165
Hongarije Noord, HU	13	HN**	–	0,052	0,010	0,04–0,07
Hongarije Zuid, HU	18	HS**	–	0,082	0,016	0,052–0,125
Hongarije Zuid, HU	12	HW**	–	0,057	0,015	0,038–0,085
Italië, IT	19	TA**	–	0,070	0,060	0,024–0,292
Noorwegen, NO	33	NO**	–	0,194	0,032	0,13–0,257
Polen Noord, PL	23	PN**	–	0,058	0,020	0,039–0,128
Polen Zuid, PL	14	PS**	–	0,044	0,007	0,032–0,057
Isle of Rum, UK	100	rum*	1970-2010	0,070	0,015	0,043–0,118
Kintyre peninsula, UK	43	sco*	1991-2007	0,015	0,012	0,002–0,064
Schotland 1, UK	10	SC1**	–	0,033	0,006	0,022–0,041
Schotland 2, UK	10	SC2**	–	0,133	0,033	0,088–0,194

* data van de Jong *et al.* (2020); ** data van Carranza *et al.* (2024)



Figuur 3. Vergelijking van de waarden voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} van de edelherten uit de Oostvaardersplassen uit 2026 met die uit de Oostvaardersplassen uit 2007 (donkergroen), met vijf andere Nederlandse populaties (lichtgroen), en met 22 Europese populaties (grijs). Data voor populaties in kleine letters komen van de Jong *et al.* (2020); data van populaties in hoofdletters komen van Carranza *et al.* (2024). De populaties zijn gesorteerd op de gemiddelde waarde van F_{ROH} .

Effectieve populatiegrootte

De schatting voor de effectieve populatiegrootte (N_e) van de edelherten in de Oostvaardersplassen ligt rond de 110 individuen (Tabel 4). De hoeveelheid drift per generatie in de populatie van ± 500 edelherten in de Oostvaardersplassen is dus equivalent aan de drift in een ideale populatie van 110 hypothetische éénjarige, willekeurig parende hermafrodieten (zie Discussie). De twee manieren om N_e te berekenen, met een minimum allel frequentie van 0,05 en 0,1 leiden tot zeer vergelijkbare resultaten, met geschatte N_e -waarden van 111,6 en 109,9. De betrouwbaarheidsintervallen van N_e schattingen zijn vaak erg groot, maar in dit geval zijn ze redelijk klein, vermoedelijk door het relatief grote aantal bemonsterde individuen en de hoeveelheid SNPs. De werkelijke N_e ligt dus waarschijnlijk ergens tussen de 79 en 180 individuen, uitgaande van het breedste van de twee berekende betrouwbaarheidsintervallen.

Tabel 4. Schattingen van de effectieve populatiegrootte met behulp van N_e -estimator (Do *et al.*, 2014).

Minimum Allel Frequentie	m.a.f.>0.05	m.a.f.>0.1
Aantal vergelijkingen	9.438.565	4.100.543
Linkage Disequilibrium (r^2)	0,0242	0,0243
Verwachtte r^2	0,0212	0,0212
Geschatte N_e	111,6	109,9
95% CI voor N_e (JackKnife)	78,8–180,2	78,6–173,5

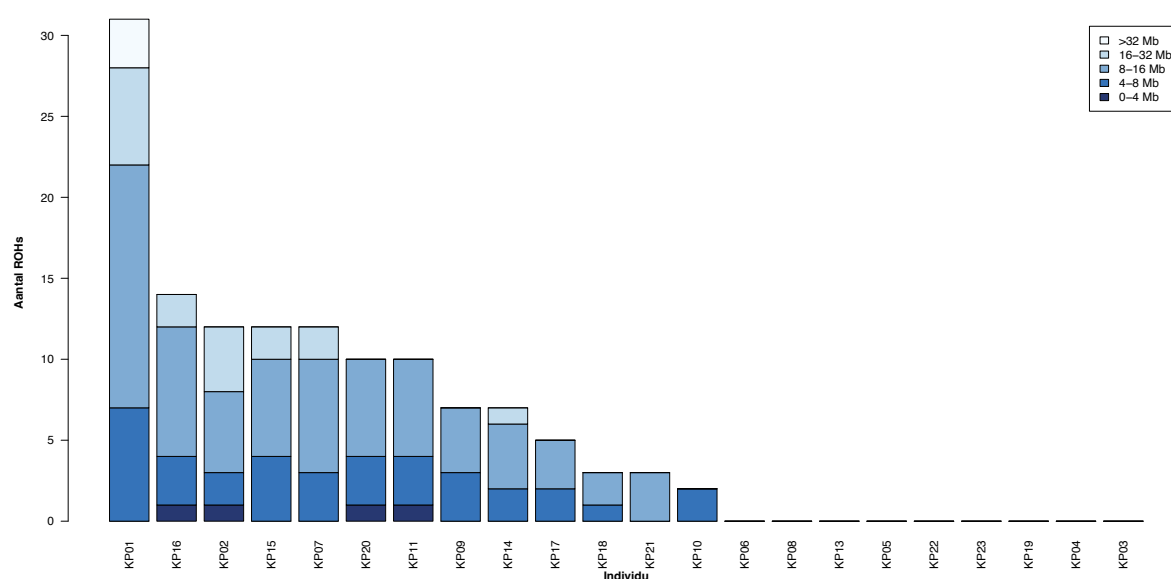
Resultaten Konikpaard

Runs of homozygosity

De Konikpaarden in de Oostvaardersplassen vertonen enige sporen van inteelt. Hoewel het aantal runs of homozygosity (ROHs) gemiddeld erg laag was, met een gemiddelde van slechts 5,82 ROHs per individu (Tabel 5), was er één individu (KP01, mannelijk, 7 jaar) dat 31 ROHs had. Daarentegen waren er 9 individuen met helemaal geen ROHs. De gevonden ROHs waren over het algemeen niet heel lang (Figuur 4), maar minder kort dan bij de edelherten: van de 128 ROHs waren er 4 (3%) korter dan 4 Mb, en 35 (27%) waren tussen 4 en 8 Mb. Het meest frequent waren ROHs tussen 8 en 16 Mb, hiervan zijn er 69 (54%) gevonden. Er waren 17 ROHs (13%) tussen 16 en 32 Mb lang, en 3 ROHs (2%) lagen in de hoogste lengteklasse van >32 Mb. De ROHs uit de hoogste lengteklasse zijn alle drie gevonden in individu KP01, dat ook zes ROHs uit de één-na-hoogste klasse had.

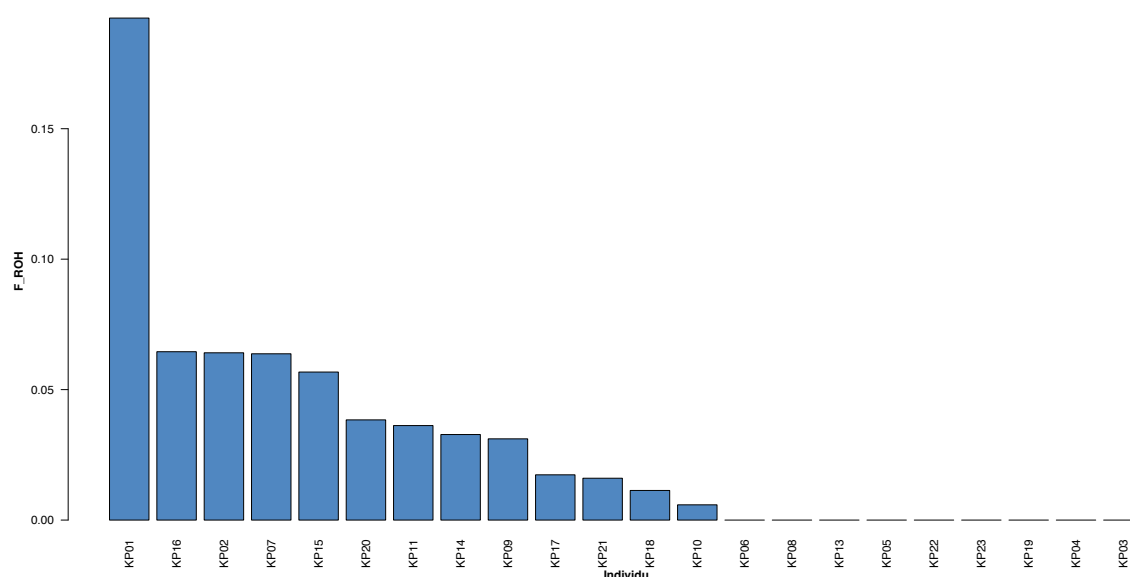
Tabel 5. Overzicht van de runs of homozygosity gevonden in 22 konikpaarden. Gegeven zijn het gemiddelde, de standaarddeviatie (SD), het 95% betrouwbaarheidsinterval (95% CI) en het minimum en het maximum, genomen over de 50 individuen.

	Gemiddelde	SD	95% CI	Min	Max
Aantal ROHs	5,82	7,53	2,48–9,15	0	31
Gemiddelde lengte per ROH (Kb)	6031	5380	3646–8417	0	14.124
Gecombineerde lengte (Kb)	65.229	99.375	21.169–109.290	0	437.830



Figuur 4. Verdeling van de aantallen runs of homozygosity over verschillende lengteklassen in Mb (miljoen baseparen), voor de 22 konikpaarden uit de Oostvaardersplassen.

De F_{ROH} -waarden van de konikpaarden uit de Oostvaardersplassen waren over het algemeen relatief laag, met een gemiddelde van 0,029 (Figuur 5). Ook hier was het duidelijk dat individu KP01 duidelijk meer ingeteeld was dan alle anderen, met een F_{ROH} van 0,19. De combinatie van deze hoge waarde van F_{ROH} en de aanwezigheid van enkele zeer lange ROHs geeft aan dat dit individu waarschijnlijk het resultaat is van een paring tussen twee zeer nauw verwante individuen.



Figuur 5. Waardes voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} voor 22 konikpaarden uit de Oostvaardersplassen, gesorteerd van hoog naar laag.

Effectieve populatiegrootte

De schatting voor de effectieve populatiegrootte (N_e) van de konikpaarden in de Oostvaardersplassen ligt rond de 115 individuen (Tabel 6). Dit betekent dat de hoeveelheid drift per generatie in de populatie van ± 300 konikpaarden in de Oostvaardersplassen equivalent is aan de drift in een ideale populatie van 115 hypothetische eenjarige, willekeurig parende hermafrodieten. Net als bij de edelherten hebben de twee manieren om N_e te berekenen (m.a.f. $>0,05$ en m.a.f. $>0,1$) geleid tot zeer vergelijkbare resultaten, met geschatte N_e -waarden van 115,5 en 117,5 individuen. De betrouwbaarheidsintervallen van N_e voor de konikpaarden zijn wat groter dan voor de edelherten, waarschijnlijk vanwege het lagere aantal individuen en het lagere aantal SNPs. Uitgaande van het breedste van de twee berekende betrouwbaarheidsintervallen, ligt de werkelijke N_e waarschijnlijk ergens tussen de 73 en 272 individuen.

Tabel 6. Schattingen van de effectieve populatiegrootte met behulp van N_e -estimator (Do *et al.*, 2014).

Minimum Allel Frequentie	m.a.f.>0.05	m.a.f.>0.1
Aantal vergelijkingen	551.639	366.993
Linkage Disequilibrium (r^2)	0,0548	0,0548
Verwachte r^2	0,0522	0,0522
Geschatte N_e	115,5	117,5
95% CI voor N_e (JackKnife)	78,0–213,5	73,2–271,9

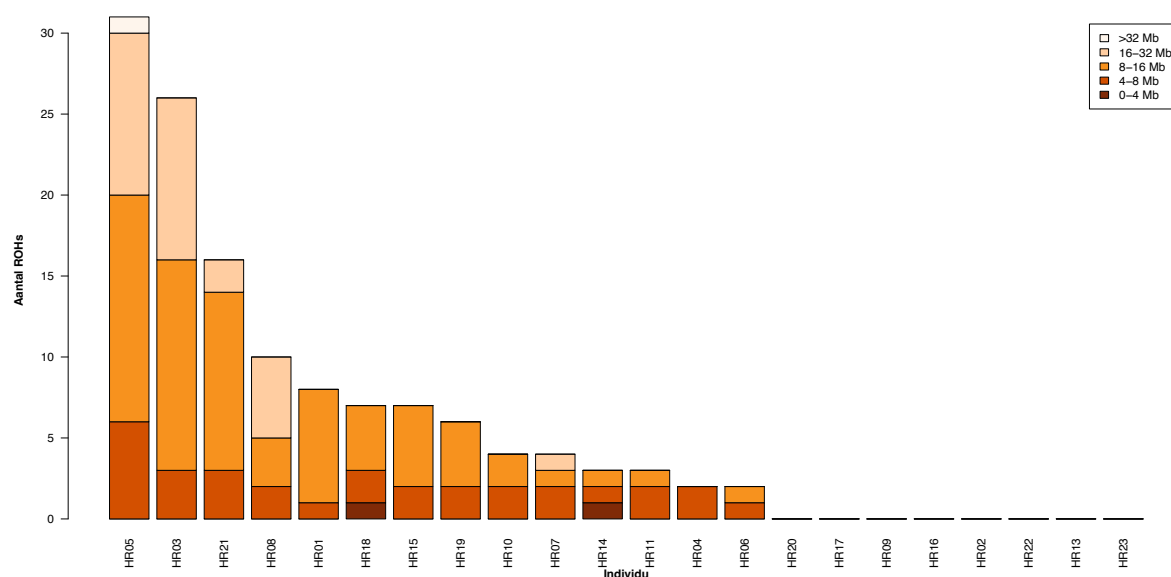
Resultaten Heckrund

Runs of homozygosity

De heckrunderen in de Oostvaardersplassen vertonen ook enige sporen van inteelt. Hoewel het aantal runs of homozygosity (ROHs) gemiddeld wederom laag was, met een gemiddelde van 5,86 ROHs per individu (Tabel 7), waren er twee individuen (HR03 & HR05) die beiden meer dan 25 ROHs hadden. Er waren echter 9 individuen zonder ROHs. De verdeling van de lengtes van de ROHs was vergelijkbaar met die van de konikpaarden: van de 129 ROHs waren er 2 (2%) korter dan 4 Mb, en 31 (24%) waren tussen 4 en 8 Mb. Het meest frequent waren ROHs tussen 8 en 16 Mb, hiervan zijn er 67 (52%) gevonden. Er waren 28 ROHs (22%) tussen 16 en 32 Mb lang, en 1 ROH (1%) lag in de hoogste lengteklasse van >32 Mb. Van de 29 ROHs in de twee hoogste lengteklassen zijn er 21 gevonden in individuen HR03 & HR05.

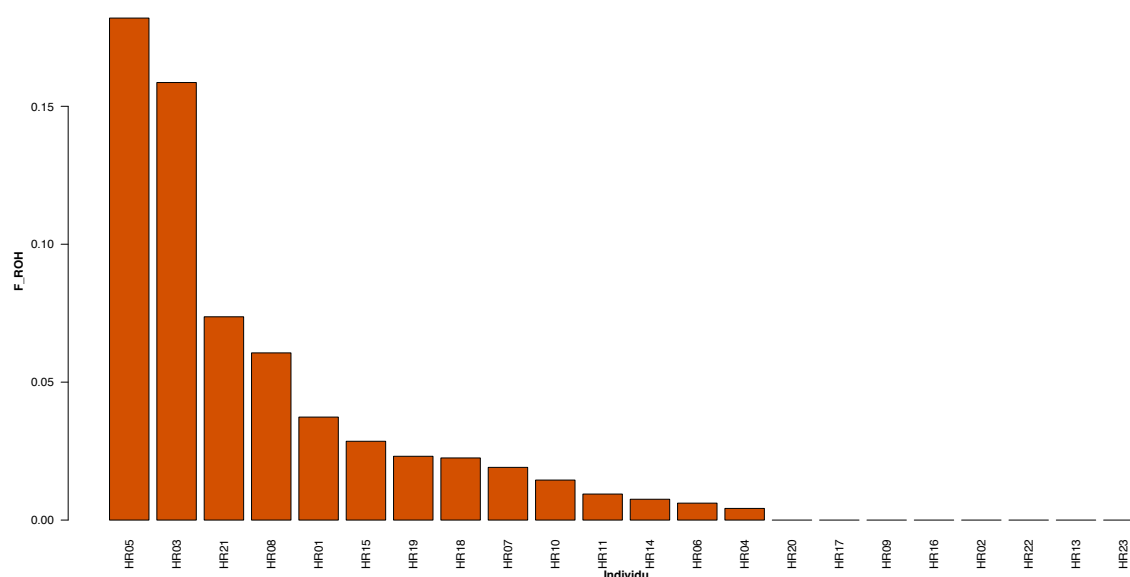
Tabel 7. Overzicht van de runs of homozygosity gevonden in 22 heckrunderen. Gegeven zijn het gemiddelde, de standaarddeviatie (SD), het 95% betrouwbaarheidsinterval (95% CI) en het minimum en het maximum, genomen over de 50 individuen.

	Gemiddelde	SD	95% CI	Min	Max
Aantal ROHs	5,86	8,43	2,13–9,60	0	31
Gemiddelde lengte per ROH (Kb)	6489	5610	4002–8976	0	15.093
Gecombineerde lengte (Kb)	72.804	123.532	18.033–127.575	0	450.0217



Figuur 6. Verdeling van de aantallen runs of homozygosity over verschillende lengteklassen in Mb (miljoen baseparen), voor de 22 heckrunderen uit de Oostvaardersplassen.

De F_{ROH} -waarden van de heckrunderen uit de Oostvaardersplassen waren over het algemeen relatief laag, met een gemiddelde van 0,029. Individuen HR03 & HR05 hadden duidelijk hogere waarden dan de rest van de populatie (respectievelijk 0,16 en 0,18). Ook hier geven de combinaties van de hoge waarden van F_{ROH} met de aanwezigheid van zeer lange ROHs aan dat deze individuen redelijk recent sterk ingeteeld zijn.



Figuur 7. Waarden voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} voor 22 heckrunderen uit de Oostvaardersplassen, gesorteerd van hoog naar laag.

Effectieve populatiegrootte

De schatting voor de effectieve populatiegrootte (N_e) van de heckrunderen in de Oostvaardersplassen ligt een stuk lager dan voor de edelherten en de konikpaarden, met net iets meer dan 30 individuen (Tabel 8). De hoeveelheid drift per generatie in de populatie van ± 300 heckrunderen in de Oostvaardersplassen is dus equivalent aan de drift in een ideale populatie van 30 hypothetische eenjarige, willekeurig parende hermafrodieten. De schatting met m.a.f. $>0,05$ was met $N_e = 36,3$ individuen net iets hoger de schatting van $N_e = 31,4$ met m.a.f. $>0,1$. Er is niet één betrouwbaarheidsinterval dat duidelijk de meest conservatieve schatting geeft, omdat m.a.f. $>0,05$ weliswaar een breder interval geeft, maar m.a.f. $>0,1$ een lagere onderwaarde heeft. Als we deze intervallen combineren, ligt de werkelijke N_e waarschijnlijk ergens tussen de 20 en 70 individuen.

Tabel 8. Schattingen van de effectieve populatiegrootte met behulp van N_e -estimator (Do *et al.*, 2014).

Minimum Allel Frequentie	m.a.f.>0.05	m.a.f.>0.1
Aantal vergelijkingen	5.021.562	3.385.788
Linkage Disequilibrium (r^2)	0,0603	0,0614
Verwachte r^2	0,0522	0,0522
Geschatte N_e	36,3	31,4
95% CI voor N_e (JackKnife)	23,2–70,4	19,9–60,5

Discussie

Overzicht genotypering en analyse

De ddRAD genotyping-by-sequencing heeft voor alle drie de soorten een grote hoeveelheid data van hoge kwaliteit opgeleverd, die uitstekend geschikt is voor het bepalen van de hoeveelheid inteelt en de effectieve populatiegrootte. Voor alle soorten konden de meeste sequenties op het referentiegenoom geplaatst worden wat de mogelijkheid geeft voor een extra gedetailleerde analyse. Alleen bij het konikpaard was er een groter aantal sequenties dat niet geplaatst kon worden; het is niet bekend of dit komt door de kwaliteit van het sequencen of door de kwaliteit van het referentiegenoom. De sequenties die wel op het genoom geplaatst konden worden zijn echter van hoge kwaliteit en volledig betrouwbaar. Dit blijkt onder andere uit het feit dat de hoeveelheid SNP-loci dat gescoord kon worden voor het konikpaard nog steeds hoger was dan voor het heckrund, hoewel het lager was dan voor het edelhert. Het hogere aantal SNPs voor de edelherten is het gevolg van het grotere aantal individuen dat voor het edelhert bemonsterd is. Dit heeft echter weinig invloed op de kwaliteit van de analyse, omdat voor alle soorten het aantal SNPs voldoende is voor een goede dekking over het genoom.

De resultaten laten zien dat voor alle drie de soorten de populaties genetisch gezien in goede conditie verkeren. Dit is te zien omdat er gemiddeld genomen weinig runs of homozygosity zijn en daarom de waardes voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} laag zijn. Dit geeft aan dat er over het algemeen weinig inteelt is en dat de populaties groot genoeg zijn. Er zijn echter wel subtiele maar belangrijke verschillen tussen de drie soorten en daarom worden ze hieronder apart besproken.

Edelhert

De genetische analyse laat zien dat er weinig inteelt is in de populatie edelherten in de Oostvaardersplassen. De individuen hebben weinig runs of homozygosity en daarmee is ook de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} gemiddeld erg laag. Er waren geen duidelijke uitschieters en de hoogste waarde voor een individu was slechts $F_{ROH} = 0,033$. Dit individu is echter niet het gevolg van een paring tussen twee verwanten, omdat de ROHs in dit individu voornamelijk heel kort waren, wat aangeeft dat er al meerdere generaties aan recombinatie hebben plaatsgevonden. Dit individu is dus gewoon door toeval net iets homozygoter dan de rest van de populatie.

De frequentie van ROHs was in 2026 significant lager dan in 2007 (de Jong *et al.*, 2020). Dit is tegengesteld aan de verwachting, omdat theoretisch gezien de waarde van F_{ROH} elke generatie zou moeten toenemen, waarbij de grootte van de toename in de F_{ROH} waarde afneemt bij toename van het aantal individuen in de populatie. De afname in F_{ROH} tussen 2007 en 2026 is echter goed te begrijpen als de voorgeschiedenis van de populatie in ogenschouw genomen wordt. De populatie in de Oostvaardersplassen is in

1992 gesticht door introductie van edelherten uit meerdere Europese populaties, met name uit Schotland en Tsjechië. In 2007 waren er dus maar enkele generaties geweest, en had recombinatie nog geen tijd gehad om de genetische variatie van de verschillende bronpopulaties te homogeniseren. Dit blijkt ook uit de resultaten van de Jong et al. (2020) en Carranza et al. (2024) waar de populatie duidelijk "admixed" is. Dit betekent dat er een duidelijke signatuur van meerdere genetisch verschillende populaties in de Oostvaardersplassen aanwezig was, waarbij in individuen verschillende delen van het genoom uit verschillende bronpopulaties afkomstig waren. Deze admixture kan ook hebben geleid tot individuen met stukken in het genoom waar de kopieën van de twee chromosomen allebei uit dezelfde bronpopulatie komen en dus enigszins homozygoot zijn. Dit kan dan hebben geleid tot een iets verhoogde waarde van F_{ROH} . We zijn inmiddels bijna 20 jaar verder, en is door recombinatie de genetische variatie wel goed gemengd. In vergelijking met andere Nederlandse en Europese populaties (de Jong et al., 2020; Carranza et al., 2024), is de populatie in de Oostvaardersplassen duidelijk de minst ingeteelde.

De analyse van de effectieve populatiegrootte geeft een waarde van ongeveer 110 individuen. De effectieve populatiegrootte (N_e) is een theoretisch concept dat bedacht is om de genetische drift in soorten met verschillende life-histories met elkaar te vergelijken. Edelherten zijn langlevend, hebben twee verschillende sekses en dominante mannetjes, en daarom is de hoeveelheid drift in edelherten anders dan in de ideale populaties die gebruikt worden in theoretische modellen. De gevonden waarde van $N_e=110$ betekent dat de huidige daadwerkelijke populatiegrootte van 500 edelherten dezelfde hoeveelheid genetische drift ondergaat als een theoretische ideale populatie van 110 éénjarige, willekeurig parende, eenhuizige individuen. Dit wordt over het algemeen beschouwd als voldoende hoog voor een levensvatbare populatie (zie onder), ook gezien de lage waarde van de inteeltcoëfficiënt.

Het verschil tussen de census populatiegrootte van 500 en de effectieve populatiegrootte van 110 individuen komt waarschijnlijk voor een groot deel doordat bij edelherten niet alle mannetjes meedoen met de voortplanting. Verder duurt het een aantal jaar voordat dieren volwassen zijn en vooral bij de mannetjes zijn de dieren slechts een beperkt deel van hun leven reproductief. Tenslotte is er bij langlevende soorten als het edelhert een grote variatie in de levensduur en dieren die oud worden planten zich vaker voort dan dieren die jong sterven, wat ook zorgt voor een verschil tussen de census en effectieve populatiegrootte.

De admixture die ontstaan is door de introductie uit verschillende bronpopulaties kan ook een effect hebben op de schatting van de effectieve populatiegrootte. De methode maakt gebruik van de hoeveelheid linkage disequilibrium (LD) tussen loci die niet op hetzelfde chromosoom liggen en dus niet fysiek aan elkaar gekoppeld zijn. Ten tijde van de introductie vanuit meerdere bronpopulaties zal de hoeveelheid LD erg hoog zijn

geweest door de genetische verschillen tussen de populaties. Een dergelijke hoge LD zal dan leiden tot een flinke onderschatting van N_e . Aangezien de hoeveelheid LD per generatie maar met de helft afneemt, is het mogelijk dat er nog wat overgebleven LD is die veroorzaakt is door de oorspronkelijke introductie. Het is dus mogelijk dat de gepresenteerde waarde van N_e een onderschatting betreft en de daadwerkelijke waarde zelfs nog wat hoger ligt. Het is echter niet te bepalen of er inderdaad een dergelijke onderschatting is en wat de invloed daarvan is.

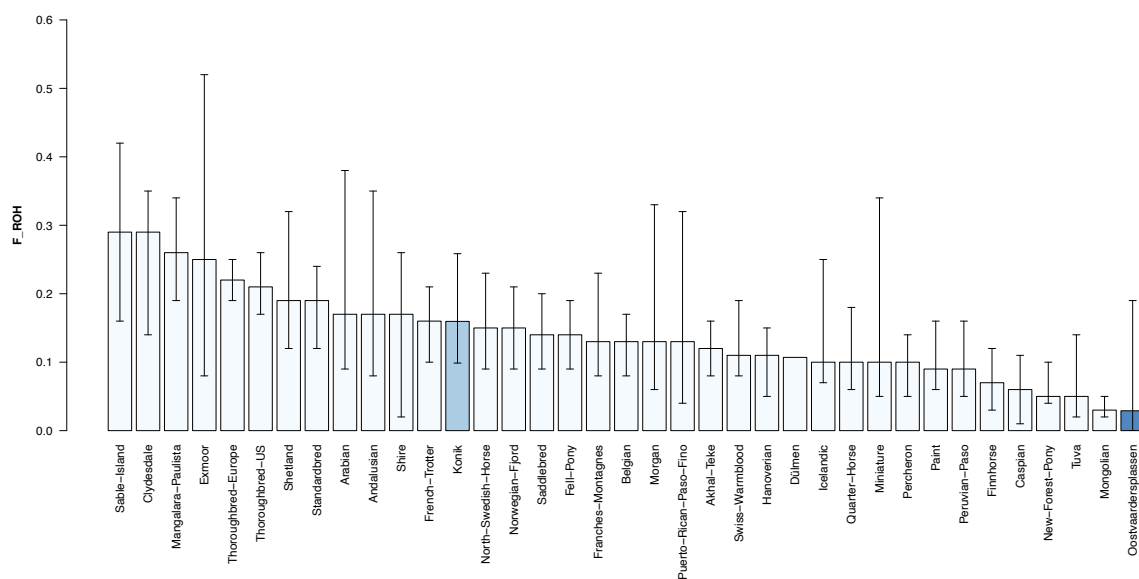
Conclusie: Over het algemeen kunnen we zeggen dat uit de lage waarde van F_{ROH} blijkt dat van alle onderzochte populaties in Nederland en Europa, de populatie edelherten in de Oostvaardersplassen er genetisch gezien het beste voor staat. Dit geeft aan dat de regulering van de populatie door afschot geen negatieve gevolgen heeft voor de genetische diversiteit van de populatie en de hoeveelheid inteelt. De populatiegrootte van 500 individuen is dus groot genoeg –dit blijkt ook uit de waarde van N_e van rond de 110 individuen– en hoeft niet uitgebreid te worden. Het introduceren van individuen uit andere populaties ("assisted migration") is ook niet nodig, ook omdat je dan het risico loopt dat individuen worden geïntroduceerd die meer ingeteeld zijn dan de individuen in de populatie zelf. De populatie zou zelfs nog iets verder gereduceerd kunnen worden, bijvoorbeeld tot een grootte van ongeveer 300 individuen. Dan is het echter wel nodig om met periodiek genetisch onderzoek te kijken of de inteeltcoëfficiënt niet te sterk toeneemt.

Konikpaard

Ook in de populatie konikpaarden in de Oostvaardersplassen zijn er weinig tekenen van inteelt. De gemiddelde waarde van F_{ROH} was laag ($F_{ROH} = 0,029$) en negen (41%) van de individuen had helemaal geen ROHs. Er was echter één individu (KP01) met een opmerkelijk hoge waarde van $F_{ROH} = 0,19$. De waarde is net iets lager dan de waarde van 0,25 die verwacht wordt bij een paring tussen broer en zus, tussen vader en dochter of tussen moeder en zoon. Individu KP01 is dus waarschijnlijk het resultaat van een paring tussen individuen die net iets minder verwant zijn dan de bovengenoemde combinaties. Dit is ook op te maken uit het feit dat er weliswaar wat langere ROHs zijn gevonden, maar niet zoveel en zo lange stukken als je zou verwachten bij zulke paringen. In elk geval is het geen probleem als er af en toe zulke ingeteelde individuen geproduceerd worden, zolang de gemiddelde waarde van F_{ROH} maar beperkt blijft. Dit blijkt ook uit de waarde van N_e , die rond de 115 individuen ligt, dus op hetzelfde niveau als voor de edelherten.

Het direct vergelijken van de waarde van F_{ROH} voor de populatie uit de Oostvaardersplassen met waarden voor andere populaties is lastiger voor de konikpaarden omdat er geen publiek beschikbare data zijn die op een vergelijkbare manier kunnen worden geanalyseerd. Er zijn in de literatuur echter wel overzichten te vinden van F_{ROH} -waarden voor verschillende paardenrassen en sommige wilde

populaties. Daarbij moet echter wel gerealiseerd worden dat die waarden van andere types genetische data komen en met andere instellingen en soms andere software zijn geanalyseerd. De gebruikte instellingen en software kunnen namelijk tot kleine getalsmatige veranderingen in de resultaten leiden. De waarden van verschillende studies kunnen dus niet één-op-één kwantitatief vergeleken worden. Ze geven echter wel een goede kwalitatieve indicatie voor de mate van inteelt bij andere paardenpopulaties.



Figuur 8. Vergelijking van de waarden voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} van de konikpaarden uit de Oostvaardersplassen (donker blauw) met eerdere resultaten voor Poolse konikpaarden (Kamiński *et al.*, 2017), de wilde populatie uit Dülmen (Duderstadt and Distl, 2025), en 34 verschillende paardenrassen van de hele wereld (Colpitts *et al.*, 2022). De foutbalken geven de minimum en maximum gevonden waarden aan; geen minimum en maximum zijn gegeven voor de populatie uit Dülmen. De waarden van F_{ROH} voor de Oostvaardersplassen en de andere rassen zijn met verschillende methodes berekend, wat een exacte kwantitatieve vergelijking moeilijk maakt.

Uit de vergelijking (Figuur 8) blijkt dat de populatie in de Oostvaardersplassen relatief weinig inteelt heeft. Vooral interessant is de vergelijking met een studie aan zes Poolse kuddes van konikpaarden (Kamiński *et al.*, 2017), die een veel hogere gemiddelde F_{ROH} hadden ($F_{ROH} = 0,16$). In de studie is echter niet vermeld of dit vrij levende of in stal gehouden paarden waren. Er zijn echter een aantal studies die wel in het wild levende kuddes hebben bestudeerd. De kudde uit het Duitse Dülmen is bekend vanaf de middeleeuwen, maar wordt sinds 1856 in een omheind leefgebied gehouden. De ongeveer 400 merries kunnen vrij leven, maar jaarlijks worden de jonge hengsten afgevangen en worden 2-3 volwassen hengsten –al dan niet uit dezelfde populatie– korte tijd bij de merries gelaten voor de paring. De gemiddelde waarde van F_{ROH} in deze populatie was 0,107 (Duderstadt and Distl, 2025), dus flink hoger dan de waarde in de Oostvaardersplassen. Een andere interessante vergelijking is met de populatie op Sable Island, een klein sikkelvormig eiland voor de kust van Nova Scotia, Canada. Deze

populatie van ongeveer 250–550 dieren dateert van de tweede helft van de 18^e eeuw, is sinds 1935 vrij van immigratie en sinds 1960 volledig onbeheerd. De populatie op Sable Island vertoont geen sporen van achteruitgang, ondanks het feit dat ze in een vergelijking met 33 andere paardenrassen (Colpitts *et al.*, 2022) de hoogst gevonden waarde van F_{ROH} heeft ($F_{ROH}=0,29$).

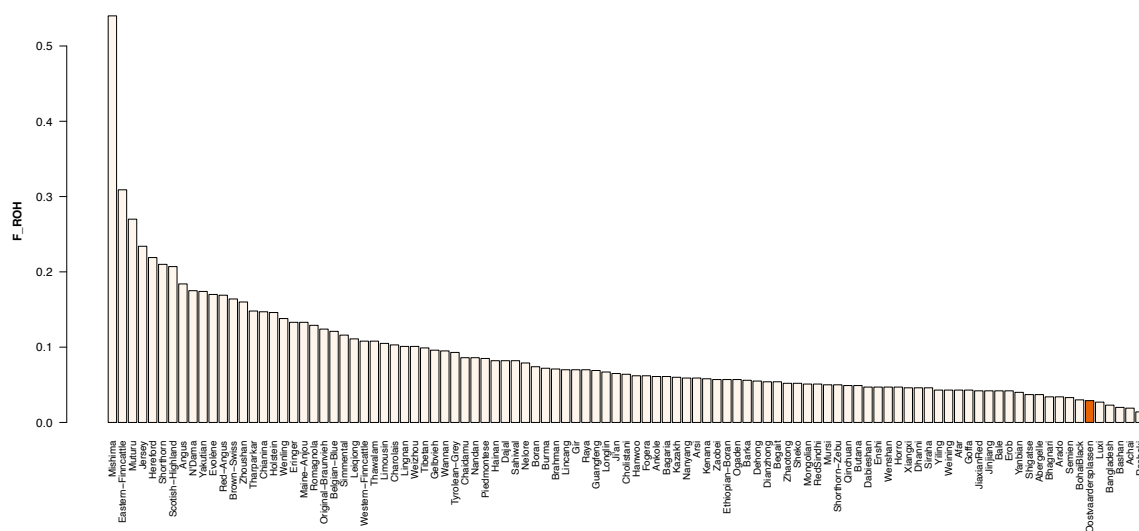
Conclusie: De populatie konikpaarden in de Oostvaardersplassen staat er genetisch gezien erg goed voor, met een lage waarde van F_{ROH} , vooral wanneer je deze vergelijkt met andere paardenrassen en wilde paardenkuddes. Het ene individu met een hogere mate van inteelt is waarschijnlijk het gevolg van een toevallige paring tussen verwanten, wat kan gebeuren in een vrij levende populatie. Dit lijkt echter weinig invloed te hebben op de gemiddelde waarde van de inteeltcoëfficiënt. Uit de N_e -schatting blijkt dat de huidige populatie groot genoeg is en dus niet uitgebreid hoeft te worden en er ook geen introductie van nieuwe dieren nodig is.

Heckrund

De genetische kwaliteit van de populatie heckrunderen in de Oostvaardersplassen is wat lastiger te interpreteren dan die van de edelherten en de konikpaarden. Aan de ene kant is de gemiddelde waarde van de inteeltcoëfficiënt laag met een waarde van $F_{ROH}=0,029$, en waren er 8 individuen (36%) zonder ROHs. Aan de andere kant zijn er twee individuen (HR03 & HR05) met opvallend hoge waarden die allebei ook relatief veel ROHs uit de hoogste lengteklassen hadden. Een ander punt is de effectieve populatiegrootte die met een schatting van $N_e=31$ opvallend veel kleiner is dan die van het edelhert en konikpaard. Hoewel dit aan de kleine kant is, geeft de waarde van F_{ROH} aan dat deze kleine effectieve populatiegrootte niet leidt tot een alarmerend niveau van inteelt.

Het direct vergelijken van de waarde van F_{ROH} met die van andere runderpopulaties is wederom lastig omdat er geen gemakkelijk beschikbare data zijn om een vergelijkbare analyse mee te doen. Gelukkig is er ook voor het rund een overzicht gemaakt van F_{ROH} waarden voor een groot aantal verschillende rassen (Ma *et al.*, 2026), maar helaas niet voor wilde kuddes. Waarschijnlijk is dit omdat daadwerkelijk wilde kuddes runderen, zoals die in de Oostvaardersplassen, zeldzamer zijn dan vrij levende paarden. Uit de vergelijking met 102 andere runderrassen blijkt dat de populatie uit de Oostvaardersplassen behoort tussen de rassen met de laagste F_{ROH} -waarden, ondanks de lage N_e en de aanwezigheid van de twee ingeteelde individuen. De variatie in F_{ROH} -waarden tussen de rassen is ook erg groot: er zijn redelijk veel rassen met lage waarden die in dezelfde orde van grootte zitten als de heckrunderen uit de Oostvaardersplassen. Daarentegen zijn er ook een aantal rassen met een heel hoge gemiddelde waarde, waaronder een aantal in Europa veel gefokte rassen als de Brown-Swiss (0,164), Angus (0,184), Hereford (0,219), en Jersey (0,234); de in Nederland meest gefokte melkkoe, de Holstein, heeft een F_{ROH} van 0,146. Ook interessant is de waarde voor de Schotse

Hooglander, die ook vaak in kleine kuddes wordt uitgezet in natuurgebieden: die heeft een inteeltcoëfficiënt van $F_{ROH} = 0,207$. Deze hoge waarden zijn te verklaren doordat er tijdens het originele fokken van een ras een flink bottleneck effect is opgetreden waardoor veel van de genetische variatie verloren is gegaan. Dat deze dieren het ondanks de hoge inteeltcoëfficiënt toch goed doen komt dan doordat er tijdens het fokken ook sterke selectie opgetreden is door zwakke dieren te verwijderen, waardoor de schadelijke allelen uit de gene pool zijn verdwenen. Op deze manier zijn runderen waarschijnlijk redelijk goed bestand tegen inteelt.



Figuur 9. Vergelijking van de waarden voor de inteeltcoëfficiënt F_{ROH} van de heckrunderen uit de Oostvaardersplassen (donker oranje), met de waarden voor 102 verschillende runderrassen van de hele wereld (licht oranje, Ma *et al.*, 2026). De waarden van F_{ROH} voor de Oostvaardersplassen en de andere rassen zijn met verschillende methodes berekend, wat een exacte kwantitatieve vergelijking moeilijk maakt.

Conclusie: De populatie heckrunderen in de Oostvaardersplassen is genetisch iets kwetsbaarder dan de populaties van het edelhert en konikpaard. Ondanks de kleine effectieve populatiegrootte is de hoogte van de inteeltcoëfficiënt in vergelijking met andere rassen vrij laag. Omdat runderen door de lange geschiedenis van domesticatie waarschijnlijk goed bestand zijn tegen inteelt, is het niet nodig om direct maatregelen te nemen. Het is echter wel aan te raden om de vinger aan de pols te houden en over een de genetische analyse periodiek te herhalen. Dit hoeft zeker niet elk jaar, want door de lange generatietijd van runderen gaat genetische drift in deze populatie redelijk langzaam. Elke vijf jaar tot tien jaar is meer dan voldoende. Het is dan wel aan te raden om een grotere steekproef te nemen, zodat er het betrouwbaarheidsinterval in de schatting van N_e kleiner is. Daarnaast zou het ter vergelijking met andere runderen ook verstandig zijn om een aantal stukken vlees uit de supermarkt of van de slager mee te nemen in de analyse.

De interpretatie van N_e en de 50/500 regel

Ondanks dat de effectieve populatiegrootte een centraal begrip is in de populatiegenetica is er veel verwarring over onder biologen, omdat de interpretatie niet altijd eenduidig is (Waples, 2025). Zoals beschreven in de introductie is de effectieve populatiegrootte gedefinieerd als de grootte van een ideale populatie die net zo veel genetische drift heeft als er plaatsvindt in de onderzochte populatie (Wright 1931, zie ook Wang et al. 2016). Voor soortbescherming is dit relevant omdat alleen een telling van het aantal individuen in een populatie namelijk niets zegt over de snelheid waarmee genetische drift plaats vindt. Het aantrekkelijke van genetisch onderzoek is dus dat je dit kan gebruiken om N_e te bepalen en daarmee iets te zeggen over de status van de populatie.

Een probleem bij het interpreteren van N_e is echter dat het niet eenduidig is hoe groot een populatie moet zijn om “veilig” te zijn. Hiervoor is de zogenaamde “50/500” regel bedacht die aangeeft dat op de korte termijn een N_e van 50 individuen nodig is om de sterkste effecten van genetische drift tegen te gaan, en dat er op de lange termijn een N_e van 500 individuen nodig is om ervoor te zorgen dat er genoeg genetische variatie is zodat natuurlijke selectie kan zorgen voor adaptatie aan toekomstige ecologische veranderingen. Deze regel is veel bediscussieerd door genetici, maar wordt desondanks vaak gebruikt als vuistregel in natuurbescherming.

Er is een aantal belangrijke bezwaren tegen het al te rigoureuze gebruik van deze vuistregels. *Ten eerste* zegt de waarde van N_e niet noodzakelijkerwijs iets over de hoeveelheid inteelt waar een populatie van te lijden heeft, omdat die inteelt ook afhankelijk is van andere factoren zoals de geschiedenis van de populatie. *Ten tweede* verschilt het tussen soorten hoe gevoelig ze zijn voor de gevolgen van inteelt, wat ook weer te maken heeft met de populatiegeschiedenis, maar ook met hun life-history. *Ten derde* wordt vaak vergeten dat N_e vooral iets zegt over de genetische drift per generatie. Hoewel langlevende soorten theoretisch gezien een lagere N_e hebben dan éénjarige soorten, speelt de genetische drift in langlevende soorten zich af op een tijdschaal van soms wel tientallen of in extreme gevallen honderden jaren, wat betekent dat er voor soortbescherming waarschijnlijk urgentere bedreigingen zijn om aan te pakken.

Dit alles in ogenschouw nemend is het belangrijk om te beseffen dat de “50/500”-regel een extreem grove vuistregel is, die zeker niet voor alle soorten geldt. Sterker nog, we zijn eigenlijk helemaal niet geïnteresseerd in N_e per se, maar in hoeverre inteelt de levensvatbaarheid van de populatie bedreigt. De waarde van N_e is dan alleen maar een richtlijn hiervoor. Het voorspellen van het effect van inteelt op de levensvatbaarheid van de populatie (wat dus hetgeen is waar we in geïnteresseerd zijn) is echter erg moeilijk. De huidige genetische technieken geven hier geen informatie over omdat we aan de hand van een genotype niet de fitness kunnen voorspellen (Bertorelle et al., 2022). Het

dichtstbij dat we redelijkerwijs kunnen komen is dan een goede schatting van de hoeveelheid inteelt.

Wat betekent dit alles nu voor de grote grazers in de Oostvaardersplassen? De schattingen van N_e zijn inzichtelijk, maar ik wil toch waarschuwen tegen een al te negatieve interpretatie van de “50/500”-regel, met name voor de hekrunderen met een geschatte $N_e=31,4$. Onder een strikte interpretatie van de “50/500”-regel zou die populatie namelijk te klein zijn. Een dergelijke negatieve interpretatie van N_e is echter niet van toepassing omdat de interpretatie van N_e ondergeschikt is aan de interpretatie van de inteeltcoëfficiënt. Op basis van de inteeltcoëfficiënt weten we dat de populaties er goed voor staan, ook die van de hekrunderen. De schattingen van F_{ROH} zijn voor alle drie de soorten veel lager dan die van andere populaties of kuddes van dezelfde soorten wat aangeeft dat de relatief kleine effectieve populatiegroottes niet leiden tot een onaanvaardbaar niveau van inteelt.

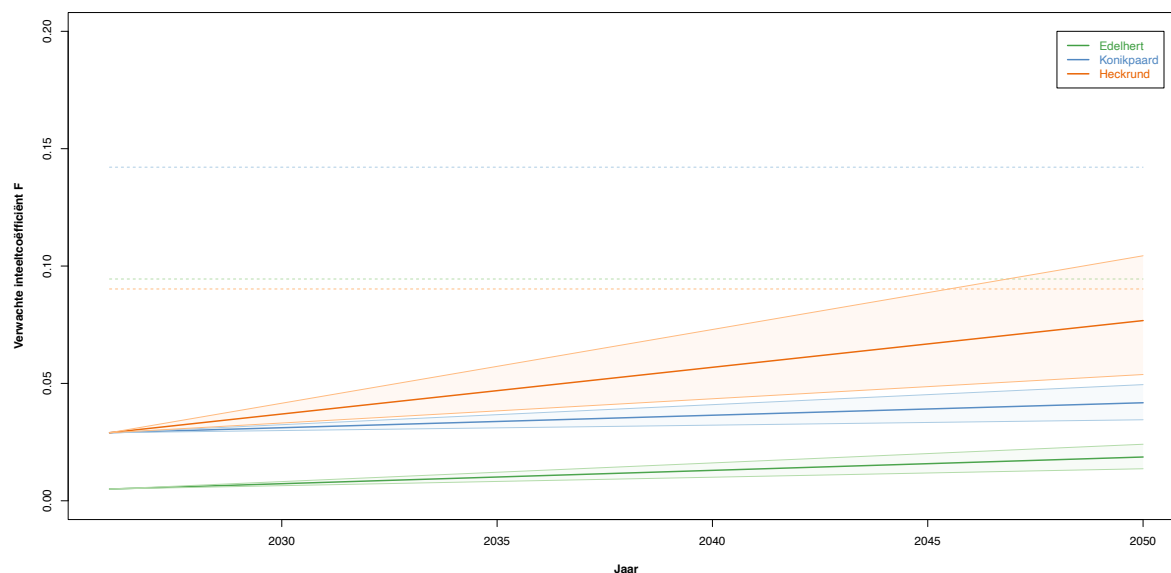
Een voorzichtige blik in de toekomst

Een voordeel van het gebruik van de effectieve populatiegrootte is dat het een mogelijkheid geeft om de hoeveelheid genetische drift te voorspellen, en daarmee ook de verwachte toename van de inteeltcoëfficiënt. Dit kan omdat de waarde van N_e een soort van vertaling geeft van de grootte van de daadwerkelijke populatie naar de equivalente grootte van een zogeheten “ideale populatie” van een eenjarige, willekeurige parende, hermafrodiete soort. Theoretische populatiegenetische modellen zijn gebaseerd op een dergelijke ideale populatie en daarom kunnen we met behulp van de schattingen van N_e de inzichten uit dergelijke modellen toepassen op de onderzochte populaties.

Zo is de theoretisch verwachte toename van de inteeltcoëfficiënt per generatie gelijk aan $\Delta F = 1 / 2N_e$. Dus in een populatie met een effectieve populatiegrootte van $N_e=110$, zoals bij de edelherten, is de verwachting dat de waarde van F elke generatie met ongeveer $1 / 220 = 0.0045$ zal toenemen. Op basis van deze wiskundige vergelijking kan dus voor alle drie de onderzochte soorten een voorzichtige voorspelling gemaakt worden van de toename in de inteeltcoëfficiënt in de komende drie generaties, tussen nu en 2050. Hiervoor is uitgegaan van de geschatte waarde van N_e , plus de boven- en ondergrens van het 95% betrouwbaarheidsinterval van deze schatting. De geschatte waarde van F_{ROH} is gebruikt als startpunt voor de inteeltcoëfficiënt F in 2026. Daarnaast is een generatietijd van acht jaar genomen voor alle drie de soorten, gebaseerd op de observatie dat dieren vaak rond hun derde levensjaar mee gaan doen aan de voortplanting, en dat een maximale leeftijd van ongeveer 20 jaar wordt bereikt waarbij de meeste dieren die leeftijd niet bereiken.

De resultaten van de voorspellingen (Figuur 10) laten zien dat –onder de geschatte waarden voor de effectieve populatiegrootte– de hoeveelheid inteelt in de populatie niet heel sterk zal toenemen in de volgende 24 jaar (drie generaties). Voor alle drie de

soorten blijven de verwachte waardes (dikke lijnen in Figuur 10) onder de gemiddelde waardes die voor andere populaties en rassen van deze soorten bekend zijn uit de literatuur (dunne gestippelde lijnen in Figuur 10, gebaseerd op de data van Figuren 3, 8, en 9).



Figuur 10. Voorspelling van de ontwikkeling van de inteeltcoëfficiënt op basis van de geschatte waardes van F_{ROH} en N_e voor edelherten, konikpaarden en heckrunderen. De voorspellingen zijn gemaakt onder aanname van een generatietijd van 8 jaar voor alle drie de soorten, voor de periode 2026-2050 (dus voor drie volledige generaties in de toekomst). De dikke lijnen geven de voorspelling weer op basis van de geschatte waarde van N_e (Tabellen 4, 6, en 8), de lichtgekleurde vlakken geven de voorspellingen aan op basis van het 95% betrouwbaarheidsinterval van de N_e waardes (Tabellen 4, 6, en 8). De gestippelde lijnen geven de gemiddelde waardes voor de andere populaties of rassen (data van Figuren 3, 8, en 9).

Natuurlijk is er ook enige onzekerheid in de schattingen van N_e , en daarom zijn de voorspellingen ook gemaakt voor de boven- en ondergrens van het 95% betrouwbaarheidsinterval (lichtgekleurde vlakken in Figuur 10). Hierbij is vooral de ondergrens van belang omdat die een mogelijke lagere waarde van N_e aangeeft, dus een grotere toename van de inteeltcoëfficiënt. Ook daaruit blijkt dat voor edelhert en konikpaard de toename ver onder de gemiddelde waarde voor de andere populaties en rassen blijft. De situatie bij de heckrunderen is anders omdat voor die populatie de ondergrens van het 95% betrouwbaarheidsinterval op slechts $N_e=19,9$ individuen ligt. Met die waarde van N_e komt de voorspelde waarde van F rond het jaar 2045, dus over twee decennia, in de buurt van het gemiddelde van de andere runderrassen.

Een andere bron van onzekerheid is de aanname van een generatietijd van acht jaar. Het verkrijgen van een betrouwbare waarde van de generatietijd is lastig, omdat deze van veel factoren afhangt, waaronder de leeftijd waarop dieren de piek van hun vruchtbaarheid bereiken, de overlevingskansen per levensjaar, en de maximumleeftijd

(wat alles kan verschillen tussen mannetjes en vrouwtjes). De gebruikte waarde van acht jaar is dan ook een grove schatting. In het geval dat de daadwerkelijke generatietijd korter is dan acht jaar zal de toename van de inteeltcoëfficiënt sneller verlopen. Bijvoorbeeld bij een generatietijd van zeven jaar zullen de eindwaardes in Figuur 10 drie jaar eerder bereikt worden. Aan de andere kant, in het geval van een onderschatting van de generatietijd, zal de toename van de inteeltcoëfficiënt langzamer verlopen. Dit laatste scenario is waarschijnlijker, omdat de gebruikte waarde expres wat lager is genomen om het risico te verkleinen dat een al te rooskleurige voorspelling wordt gegeven.

De aangegeven trends in Figuur 10 zijn vanzelfsprekend slechts voorspellingen en bieden geen garantie voor de toekomst. De voorspellingen zijn gebaseerd op principes die het fundament vormen van de populatiegenetica, maar wel het resultaat zijn van mathematische modellen die een sterk geabstraheerd concept van een populatie als aanname hebben. Deze modellen kunnen natuurlijk geen volledig beeld geven van de complexe relaties tussen individuen en hun gedrag in een wilde populatie. Een deel hiervan wordt weliswaar opgevangen door het verschil in de census populatiegrootte en de geschatte waarde van de effectieve populatiegrootte, maar er blijft toch een grote mate van onzekerheid wat betreft deze voorspellingen. Ook daarom is het verstandig om voor alle populaties het genetisch onderzoek over een aantal jaar te herhalen.

Conclusie

De populaties van de edelherten, konikpaarden en heckrunderen in de Oostvaardersplassen verkeren genetisch gezien allemaal in een zeer goed staat. De waardes van de inteeltcoëfficiënt zijn laag en de effectieve populatiegroottes zijn voldoende. Een vergelijking met andere populaties en rassen geeft aan dat de inteeltcoëfficiënt in de populaties van de Oostvaardersplassen voor alle drie de soorten lager is dan het gemiddelde van de andere metingen. Gezien deze resultaten is de verwachting dat de hoeveelheid inteelt in de drie populaties in de nabije toekomst niet sterk zal toenemen. Bij de heckrunderen was de inteeltcoëfficiënt wel wat hoger dan bij de edelherten en de konikpaarden, maar niet zodanig dat er reden is om direct maatregelen te nemen. Het is dus niet nodig om het huidige beheer te veranderen door de populaties groter te laten groeien of door individuen van andere kuddes te introduceren in de Oostvaardersplassen. Wel is het aan te raden om de genetische analyse periodiek te herhalen om zo de vinger aan de pols te houden wat de genetische diversiteit van de populaties betreft. Elke vijf tot tien jaar is daarvoor meer dan voldoende omdat de processen van genetische drift en inteelt zich niet heel snel voltrekken vanwege de lange generatietijd van de dieren.

Referenties

- Allendorf FW, Funk WC, Aitken SN, Byrne M, Luikart G, Antunes A, *et al.* (2022). *Conservation and the Genomics of Populations*, Third Edition, Third Edition. Oxford University Press: Oxford, New York.
- Bertorelle G, Raffini F, Bosse M, Bortoluzzi C, Iannucci A, Trucchi E, *et al.* (2022). Genetic load: genomic estimates and applications in non-model animals. *Nat Rev Genet* **23**: 492–503.
- Bijlsma R, Loeschcke V (2012). Genetic erosion impedes adaptive responses to stressful environments. *Evol Appl* **5**: 117–129.
- Bosse M, van Loon S (2022). Challenges in quantifying genome erosion for conservation. *Front Genet* **13**.
- Carranza J, Pérez-González J, Anaya G, de Jong M, Broggini C, Zachos FE, *et al.* (2024). Genome-wide SNP assessment of contemporary European red deer genetic structure highlights the distinction of peripheral populations and the main admixture zones in Europe. *Mol Ecol* **33**: e17508.
- Colpitts J, McLoughlin PD, Poissant J (2022). Runs of homozygosity in Sable Island feral horses reveal the genomic consequences of inbreeding and divergence from domestic breeds. *BMC Genomics* **23**: 501.
- Do C, Waples RS, Peel D, Macbeth GM, Tillett BJ, Ovenden JR (2014). NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Mol Ecol Resour* **14**: 209–214.
- Doyle J (1991). DNA Protocols for Plants. In: Hewitt GM, Johnston AWB, Young JPW (eds) *Molecular Techniques in Taxonomy*, Springer: Berlin, Heidelberg, pp 283–293.
- Duderstadt S, Distl O (2025). Insights into Genomic Patterns of Homozygosity in the Endangered Dülmen Wild Horse Population. *Genes* **16**: 1054.
- Garrison E, Marth G (2012). Haplotype-based variant detection from short-read sequencing.
- Gorssen W, Meyermans R, Janssens S, Buys N (2021). A publicly available repository of ROH islands reveals signatures of selection in different livestock and pet species. *Genet Sel Evol* **53**: 2.
- Hewett AM, Johnston SE, Albery GF, Morris A, Morris SJ, Pemberton JM (2025). Fine-scale spatial variation in fitness, inbreeding, and inbreeding depression in a wild ungulate. *Evol Lett* **9**: 292–301.
- Hoban S, da Silva JM, Mastretta-Yanes A, Grueber CE, Heuertz M, Hunter ME, *et al.* (2023). Monitoring status and trends in genetic diversity for the Convention on

- Biological Diversity: An ongoing assessment of genetic indicators in nine countries. *Conserv Lett* **16**: e12953.
- Howrigan DP, Simonson MA, Keller MC (2011). Detecting autozygosity through runs of homozygosity: A comparison of three autozygosity detection algorithms. *BMC Genomics* **12**: 460.
- de Jong JF, van Hooft P, Megens H-J, Crooijmans RPMA, de Groot GA, Pemberton JM, et al. (2020). Fragmentation and Translocation Distort the Genetic Landscape of Ungulates: Red Deer in the Netherlands. *Front Ecol Evol* **8**.
- Kamiński S, Hering DM, Jaworski Z, Zabolewicz T, Ruś A (2017). Assessment of genomic inbreeding in Polish Konik horses. *Pol J Vet Sci* **20**: 603–605.
- Li H (2013). Aligning sequence reads, clone sequences and assembly contigs with BWA-MEM.
- Ma J, Liu X, Gao X, Wei D, Zhang Z, Muhammad A, et al. (2026). Runs of homozygosity reveal population dynamics and selection across global cattle. *J Anim Sci Biotechnol* **17**: 84.
- McQuillan R, Leutenegger A-L, Abdel-Rahman R, Franklin CS, Pericic M, Barac-Lauc L, et al. (2008). Runs of Homozygosity in European Populations. *Am J Hum Genet* **83**: 359–372.
- Purcell S, Neale B, Todd-Brown K, Thomas L, Ferreira MAR, Bender D, et al. (2007). PLINK: A Tool Set for Whole-Genome Association and Population-Based Linkage Analyses. *Am J Hum Genet* **81**: 559–575.
- Shafer ABA, Kardos M (2025). Runs of Homozygosity and Inferences in Wild Populations. *Mol Ecol* **34**: e17641.
- Wang J, Santiago E, Caballero A (2016). Prediction and estimation of effective population size. *Heredity* **117**: 193–206.
- Waples RS (2025). The Idiot's Guide to Effective Population Size. *Mol Ecol* **34**: e17670.
- Waples RK, Larson WA, Waples RS (2016). Estimating contemporary effective population size in non-model species using linkage disequilibrium across thousands of loci. *Heredity* **117**: 233–240.
- Wright S (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* **16**: 97–159.

Verklarende woordenlijst

admixture

Een signatuur van meerdere genetisch verschillende bronpopulaties in de individuen van een populatie. Door admixture ontstaan individuen waarvan verschillende delen van het genoom uit verschillende bronpopulaties afkomstig zijn.

allel

Een variant van een gen of van een andere plek op het genoom. Bij mensen zijn er bijvoorbeeld meerdere allelen voor het gen dat oogkleur bepaalt. Ook niet-coderende delen van het genoom ("junk-DNA") kunnen meerdere allelen hebben.

census populatiegrootte

Het daadwerkelijke aantal individuen in een populatie.

DNA

DNA (Deoxyribonucleïnezuur) bevat de genetische informatie en daarmee de bouwstructies voor levende organismen. DNA bestaat uit vier basen, A, C, G en T, en de volgorde van deze basen vormen de genetische code.

effectieve populatiegrootte (N_e)

De grootte van een ideale populatie die net zo veel genetische drift ondergaat als er plaatsvindt in de onderzochte populatie. Een ideale populatie is hierbij een hypothetische populatie van een éénjarige eenhuizige soort, met volledig willekeurige paring, en zonder selectie, migratie, of mutatie.

inteeltcoëfficiënt

De inteeltcoëfficiënt (F) is de kans dat een individu twee identieke allelen erft van zijn twee ouders, omdat deze ouders aan elkaar verwant zijn. De inteeltcoëfficiënt loopt van 0 tot 1 en geeft aan welk deel van het DNA homozygoot is door gemeenschappelijke voorouders.

Fitness

Het vermogen van een individu om te overleven, zich voort te planten en zijn genen door te geven aan de volgende generatie. Het is een maatstaf voor reproductief succes, en niet voor fysieke kracht, snelheid of gezondheid.

F_{ROH}

Een schatting van de waarde van de inteeltcoëfficiënt voor een individu die verkregen is door met behulp van genoomwijde sequenzen te kijken welk percentage van het genoom bestaat uit grote blokken die volledig homozygoot zijn.

genetische variatie

Genetische variatie (of genetische diversiteit) is het geheel van verschillen in het DNA (de erfelijke aanleg) tussen individuen binnen dezelfde soort of populatie.

genoom

Het genoom is de complete set aan genetische informatie van een organisme, dus al het DNA in een cel.

genetische drift

Genetische drift is de toevallige verandering in de allelfrequenties binnen een populatie door willekeurige processen bij de voortplanting en de overerving.

hermafrodiet

Een organisme dat zowel mannelijk als vrouwelijk is, ook wel “éénhuizig” genoemd. Vaak wordt in theoretische modellen éénhuizigheid als aanname gebruikt om de wiskunde te vereenvoudigen.

heterozygoot

Een organisme dat twee verschillende allelen heeft op een bepaald locus (bijv. Aa).

homozygoot

Een organisme dat twee kopieën van hetzelfde allel heeft op een bepaald locus (bijv. aa of AA).

linkage disequilibrium

Linkage disequilibrium is de niet-willekeurige associatie van allelen op verschillende loci binnen een populatie. Dit betekent dat bepaalde allelen vaker samen voorkomen dan op basis van toeval verwacht zou worden.

locus

Een locus (mv. loci) is een locatie op het genoom waar genetische variatie is, dus een stukje op het genoom waar meerdere allelen voor bestaan.

referentiegenoom

Een referentiegenoom is de genetische sequentie van het genoom van een soort die wordt gebruikt als een gestandaardiseerde blauwdruk om het DNA te vergelijken. Het fungeert als een soort 'meetlat' om genetische variaties in kaart te brengen.

runs of homozygosity

Runs of homozygosity (ROH) zijn aaneengesloten stukken in het DNA van een individu waarin beide chromosomen identiek zijn. Dit ontstaat wanneer ouders dezelfde voorouder delen en beiden exact dezelfde genetische variant doorgeven.

sequenzen

Het bepalen van de volgorde van de basen (A, C, G, T) van een stuk DNA.

SNP

Een SNP (Single Nucleotide Polymorphism, uitgesproken als 'snip') is een locatie van een base in een DNA-sequentie waarvoor er variatie is binnen een populatie of soort. SNPs kunnen gebruikt worden als genetische merkers om de genetische variatie binnen en ook tussen populaties te bepalen.