

# PLUIMVEEVEREDELING

## INAUGURELE REDE

GEHOUDEN BIJ DE AANVAARDING VAN  
HET AMBT VAN HOGLERAAR IN DE PLUIMVEETEELT  
AAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL OP 9 NOVEMBER 1967

DOOR

Ir. M. van ALBADA



H. VEENMAN & ZONEN N.V. - WAGENINGEN

*Mijne Heren Leden van het Bestuur van de  
Landbouwhogeschool,  
Dames en Heren Hoogleraren, Lectoren, Docenten  
en Wetenschappelijke Medewerkers,  
Dames en Heren Studenten en voorts Gij allen, die  
door Uw aanwezigheid blijk geeft van Uw belang-  
stelling,*

*Zeer geachte Toehoorders,*

Hoewel de Nederlandse Pluimveehouderij slechts op een beperkt gebied wordt uitgeoefend – en dat in dubbele zin – heeft zij niettemin een positie van wereldbetekenis verworven. Het is nu juist 60 jaar geleden dat Nederland voor het eerst een export overschot aan eieren wist te boeken. Sindsdien is, zij het tweemaal onderbroken door een wereldoorlog, de omvang van de produktie steeds toegenomen en wel in een zodanige omvang, dat Nederland sinds 1954 de grootste exporteur van eieren ter wereld is geworden. Na het tot ontwikkeling komen van de specifieke braadkuikenproduktie is ons land er bovendien in geslaagd sinds 1965 de eerste plaats als exporteur van slachtpluimvee in te nemen.

Toegegeven moet worden dat deze grote exporten mede werden bereikt door een relatief gering eierverbruik van de Nederlandse bevolking en door een onaangepast distributiesysteem op het gebied van het slachtpluimvee, met name in de kleinhandelssector, waardoor het verbruik van pluimveevlees in het binnenland sterk werd afgeremd.

Niettemin zijn er verschillende positieve factoren aan te wijzen die deze ontwikkeling hebben mogelijk gemaakt. Als zodanig moeten genoemd worden een zich snel ontwikkelende, kwalitatief hoogstaande mengvoederindustrie, een goed en intensief werkend voorlichtingsapparaat en niet in de laatste plaats een teeltverbeteringssysteem, dat reeds vroegtijdig een ruime verspreiding van goede gebruiksdieren heeft bevorderd. Het zal U wellicht verbazen, dat vanaf deze plaats het wetenschappelijk onderzoek en het onderwijs in zijn diverse geledingen niet onmiddellijk in dit verband worden genoemd. De activiteiten op dit gebied zijn echter in ons land veeleer tot ontwikkeling gekomen als gevolg van de sterke uitbreiding van de bedrijfspluimveehouderij. Een nadelig gevolg van deze late ontwikkeling is een chronisch tekort aan wetenschappelijk kader in alle leeftijdsklassen, waardoor naar gevreesd moet worden het wetenschappelijk onderzoek nog geruime tijd in zijn ontplooiing zal worden afgeremd.

De internationale positie van de Nederlandse pluimveehouderij is uit den aard der zaak bijzonder kwetsbaar. Het beperkte binnenlandse afzetgebied en het relatief lage verbruik van eieren en pluimveevlees per hoofd van de bevolking leidt tot een ongunstige verhouding tussen produktie en te exporteren kwantum. Mede daardoor hebben de discriminerende maatregelen die sinds 1962 in E.E.G. verband hebben gegolden, tot een sterke vermindering van omvang en rentabiliteit van de eierproduktie geleid. Het staat nog te bezien in hoeverre onze positie op de Europese markt zich zal kunnen herstellen nu sinds 1 juli van dit jaar althans deze E.E.G. discriminatie is verdwenen. Hierbij moet in aanmerking worden genomen, dat de producentenprijzen voor eieren nog op het niveau van 1956 liggen en die voor slachtpluimvee nog aanzienlijk daar onder.

Ook wat de produktiekans betreft, is de kwetsbaarheid van de Nederlandse pluimveehouderij niet te verwaarlozen. Ten aanzien van de mengvoedervervoorziening behoeven wij ons in dit opzicht noch in kwantitatief, noch in kwalitatief opzicht zorgen te maken, al zal ook ten aanzien hiervan nog wel verbetering mogelijk zijn. Het is daarvoor van belang wetenschappelijk onderzoek en hoger onderwijs op het gebied van de pluimveevoeding verder tot ontwikkeling te brengen.

Ten aanzien van de voorziening met goede gebruiksdieren is onze positie aanmerkelijk kwetsbaarder, om niet te zeggen hoogst precair. Daarom zou ik thans in het bijzonder op de problematiek van de pluimveeveredeling willen ingaan.

Eerder in deze rede wees ik al op de betekenis van het Nederlandse teeltverbeteringssysteem, dat sinds 1933 heeft bijgedragen tot een ruime verspreiding van goede gebruiksdieren. Hoewel niet is vast te stellen in hoeverre de daarin vervatte foktechnische maatregelen direct hebben geleid tot een verbetering van het peil der Nederlandse pluimveehouderij – in dit opzicht zijn wij thans zeker sceptischer dan 30 jaar geleden – toch moet worden geconstateerd dat dankzij deze regeling het allegaartje van kippen dat vroeger de boerenbedrijven bevolkte en dat men in de ons omringende landen in de kleinere eenheden nog veelvuldig kan aantreffen, bij ons al 30 jaar tot het verleden behoort. Daarmede is vooral het minimum niveau van de eierproduktie per hen per bedrijf bij ons aanzienlijk opgetrokken. Waar zelfs in 1966 nog 37% van de legpluimveestapel in ons land werd gehouden in kleine eenheden van minder dan 400 hennen – in 1961 was dit zelfs nog 72% – is de optrekking van dit minimum een factor van niet te onderschatten betekenis, ook al heeft dit verschil in produktieniveau het voornaamste argument geleverd waarop de discriminerende E.E.G. maatregelen in 1962 werden gebaseerd. De bepalingen in de teeltregeling, die waren gericht op de verbetering van het milieu op de fok- en vermeerderingsbedrijven en van de niet erfelijke moederlijke effecten, hebben ongetwijfeld bijgedragen tot verbetering van milieu en produktie op de boerenbedrijven. Inmiddels beweegt de pluimveehouderij

zich steeds meer in industriële richting, een ontwikkeling die door opheffing van de pluimveeregeling sinds het broedseizoen van 1962 mogelijk is geworden. Bij een dergelijke ontwikkeling is een verhoging van de minimum produktie alleen niet meer voldoende, maar dient men om economische en technische redenen te beschikken over hoog produktieve gebruiksdieren, die in belangrijke mate een fokprodukt van eigen bodem moeten zijn. De economische redenen, waarover ik niet te veel wil uitweiden zijn evident. De marktprijzen van eieren en slachtkuikens bewegen zich al vele jaren op een zodanig niveau, dat arbeidsinkomen plus eventuele winst per aangekocht eendagskuiken in een orde van grootte liggen die voor de legkuikens weinig verschilt van de prijs der eendagshennetjes en die voor de slachtkuikens naar verhouding zelfs nog aanzienlijk lager ligt.

Een aanzienlijke prijsverhoging van deze eendagskuikens zou, tenzij hij gepaard gaat met een evenredige produktieverhoging per aangekocht kuiken, een eventuele winst afroemen en het arbeidsinkomen aanzienlijk doen dalen. Wanneer men dan zijn kuikens moet betrekken van een land als de Verenigde Staten, dat op het gebied van de produktie van goed fokmateriaal welhaast een wereldmonopolie bezit en dat op het gebied van de slachtkuikenproduktie een reële en op het gebied van de eierproduktie een potentiële concurrent is, dan behoeven de economische risico's die hieraan voor de Nederlandse pluimveehouderij verbonden zijn, nauwelijks nader te worden toegelicht. Het zijn enkele technische aspecten van de pluimveefokkerij waarvoor ik verder in hoofdzaak Uw aandacht wil vragen.

Wanneer we de geschiedenis van de pluimveefokkerij overzien, dan kan gezegd worden dat de periode voor de eerste wereldoorlog van de vroegste geschiedenis af, is te kenschetsen als een periode van nieuwvorming van rassen. Deze nieuwvorming heeft op tweeërlei wijze plaats gehad.

Globaal kan gesteld worden, dat bij de lichte rassen, waartoe onze specifieke legrassen behoren, in hoofdzaak sprake is geweest van een proces van isolatie en differentiatie. Op grond van deze historische ontwikkeling moet worden aangenomen dat door genfixatie en genenverlies bij – en vooral binnen – deze specifieke legrassen een geleidelijke vermindering van erfelijke variabiliteit heeft plaats gevonden. Deze verminderde erfelijke variabiliteit treedt overigens al aan den dag, voor het tot genfixaties is gekomen.

Bij de middelzware- en zware rassen daarentegen heeft in de 19e eeuw en in het begin van de 20ste eeuw na import van Aziatische rassen en met het gebruik van enkele vechthoenderrassen een vrij intensieve rasvermenging plaats gehad, waaruit nieuwe rassen zijn ontwikkeld, die veel meer een bastaardnatuur hebben en die daardoor potentieel over een grotere erfelijke variabiliteit zouden kunnen beschikken dan de lichte rassen.

De aldus gevormde rassen zijn te bekend dan dat het nodig zou zijn

ze hier alle met name te noemen. In ons land worden de meeste kruisingen voor legdoeleinden verkregen uit de rassen Rhode Island Red, New Hampshire, Australorp en Plymouth Rock die tot deze groep behoren.

Na de eerste wereldoorlog heeft, behalve in de sector van het slachtpluimvee, geen nieuwvorming van betekenis meer plaats gehad, maar zijn de reeds aanwezige rassen zuiver doorgefokt. Het genenverlies, dat in de periode van 1934 tot 1940 sinds het in werking treden van de teeltregeling in het Nederlandse materiaal eventueel heeft plaats gehad, kan voornamelijk worden toegeschreven aan verschuivingen in de aantallen die van de verschillende rassen in het gehele land werden aangehouden, aangezien tussen de fokbedrijven onderling een zo ruime uitwisseling van fokmateriaal heeft plaats gevonden, dat van geïsoleerde groepen over het algemeen nauwelijks kan worden gesproken. Overigens is deze ontwikkeling voor de huidige toestand nauwelijks van betekenis, omdat de fokpluimveestapel tijdens de tweede wereldoorlog werd gedecimeerd en het resterende deel grotendeels werd opgeruimd nadat belangrijke importen van Amerikaans fokmateriaal hadden plaats gehad.

Ten aanzien van de genenvoorraad waarop de tegenwoordige Nederlandse pluimveefokkerij stoelt, is dus slechts de geschiedenis van de laatste 20 jaar van betekenis, wanneer we het zeldzame van voor 1940 overgebleven fokmateriaal en het bij sportfokkers of instituten aanwezige materiaal van nut- en sportrassen even buiten beschouwing laten. Op de betekenis van deze bijzondere categorieën kom ik later nog terug.

Wanneer we zouden afgaan op het aantal geregistreerde stammen en groepen, dan lijkt het of er een zeer grote verscheidenheid van basismateriaal beschikbaar is. Eind 1966 waren er van de legrassen nog 153 verschillende stammen en groepen geregistreerd. Hiervan behoorden er 129 tot 8 verschillende standaardrassen; 24 groepen waren van gemengd ras. Van deze geregistreerde groepen en stammen behoorde bijna de helft tot het Witte Leghorn ras en bijna een derde tot het ras van de Rhode Island Red. Wanneer we echter bedenken dat deze geregistreerde groepen en stammen zijn afgeleid van een zeer beperkt aantal importen, dan valt hieruit te concluderen dat er een veel geringere genenvoorraad beschikbaar moet zijn dan het aantal geregistreerde groepen zou doen vermoeden. In feite beschikken we slechts over enkele tientallen populaties, opgesplitst in verschillende aantallen groepen, die korter of langer tijd van elkaar geïsoleerd zijn gehouden.

Daarbij valt verder te bedenken dat het aandeel dat ieder van de 45 nog aanwezige fokbedrijven van legrassen heeft in de geproduceerde gebruiksdieren, van bedrijf tot bedrijf zeer sterk verschilt. Uit de gegevens over 1966 blijkt, dat in de legsector 3 fokbedrijven samen 47% van alle henkuikens aan de vermeerderingsbedrijven hebben geleverd en 10 fokbedrijven samen 78% van het totaal. De resterende 22%

werd dus verzorgd door de overige 35 fokbedrijven. Een sprekend voorbeeld hiervan vormen de Australorp hybriden, die ca. 25% van de totale legpluimveestapel uitmaken en die overwegend van één vaderstam afkomstig zijn.

Het is een schrale troost te weten, dat in de Verenigde Staten, het voornaamste stamland van de moderne pluimveefokkerij, een soortgelijke situatie aanwezig is, zij het bij een veel grotere populatie. Ook daar is er nog slechts een zeer gering aantal fokbedrijven van betekenis. De belangrijkste daarvan zijn in Nederland of elders in Europa door filialen vertegenwoordigd.

In de slachtsector is het aantal fokbedrijven en het aantal stammen of gesloten groepen nog aanzienlijk kleiner dan in de legsector.

De slachtkuikenmoederdieren die in 1966 als kuiken aan de vermeerderingsbedrijven werden geleverd, waren afkomstig van slechts 15 fokkers. Hiervan leverden 3 fokkers tezamen 64% van de afgeleverde vermeerderingskuikens en 5 fokkers tezamen 78%. Hier staat echter tegenover, dat door de vele recente nieuwvormingen bij de slachtrasen, de variabiliteit van het uitgangsmateriaal over het algemeen groter kan zijn dan bij de legrassen. De sterke concentratie van de fokkerij op een klein aantal grote ondernemingen heeft uiteraard ook voordelen. De grote omvang van de afzet per bedrijf kan de kosten van het foktechnische ontwikkelingswerk per afgeleverd eendagskuiken aanzienlijk drukken, terwijl anderzijds de technische mogelijkheden voor het ontwikkelingswerk belangrijk worden vergroot. Een vergelijking van de prijzen van eendagskuikens en de prestaties in de legtoets van verschillende inzendingen kan evenwel gemakkelijk twijfel doen ontstaan omtrent het antwoord dat gegeven moet worden op de vraag of deze voordelen altijd voldoende tot gelding worden gebracht.

Terugkomend op de problematiek van de genenvoorraad in de pluimveefokkerij, zou gesteld kunnen worden, dat handhaving van een 40 tal kleinere fokbedrijven naast een tiental grotere in de legsector, om daartoe gemakshalve de discussie te beperken, gunstig is uit een oogpunt van bewaring van een genenpool. Daardoor zou immers het aantal geïsoleerde groepen van althans een deel van het basismateriaal groter kunnen blijven, waardoor het genenverlies over het geheel genomen zou afnemen. Om ons een oordeel te kunnen vormen over de houdbaarheid van deze stelling, is het nodig nader stil te staan bij de processen die zich in gesloten populaties kunnen afspelen ten aanzien van de veranderingen in genfrequenties.

Aan de hand van min of meer eenvoudige theoretische modellen is voldoende aangetoond, dat in gesloten populaties van beperkte omvang, toevalsverschuivingen in de genfrequenties ontstaan, ten gevolge van het feit dat iedere volgende generatie gevormd wordt uit een beperkte steekproef van het genenmateriaal van de voorgaande generatie. Deze toevalsverschuivingen kunnen aanleiding geven tot verlies van genen die van het begin af reeds zeldzaam waren of van genen die op

de lange duur door deze toevalsverschuivingen zeldzaam zijn geworden. Anderzijds kan fixatie optreden van de genen die, al dan niet ten gevolge van deze toevalsverschuivingen in hoge frequentie in de populatie aanwezig waren. Verlies of fixatie van genen is, afgezien van de zeer zeldzame terugkeer door mutatie, uit den aard der zaak een irreversibel proces. Voor zover er geen selectie in het spel is, zijn dergelijke verschuivingen in genfrequentie ongericht, waardoor uit de oorspronkelijke basispopulatie geïsoleerde groepen ontstaan, die mits in oneindig aantal aanwezig, gezamenlijk een staalkaart vormen van het in de uitgangspopulatie aanwezige genenmateriaal. Waar het aantal groepen beperkt is, zal uiteraard ook deze staalkaart slechts een onvolledig beeld geven van de oorspronkelijke genenvoorraad, met andere woorden, er zullen onherroepelijk genenverliezen en genenfixaties optreden. Is er wel selectie in het spel – en in feite is dat natuurlijk altijd het geval – dan zullen er evenzeer aselechte verschuivingen in genfrequenties optreden bij de genen die indifferent zijn ten aanzien van de selectiecriteria. Deze verschuivingen worden vergroot door de steekproefverkleining die de selectie meebrengt. Daarnaast zullen ook verschuivingen optreden, die, al naar de selectie en de selectieomstandigheden min of meer constant gericht zijn, voor zover het genen zijn die, met of zonder dominantie verschijnselen, een effect hebben op de desbetreffende kenmerken, dat ten aanzien van de selectie positief of negatief gericht is. Behalve bij zeer zeldzame genen zal de combinatie van gerichte- en toevalsverschuivingen op den duur leiden tot fixatie van die genen, die een met de selectie gelijk gericht effect hebben. Op grond van deze overwegingen mag worden verondersteld, dat in de meeste populaties, die genen die een gunstig effect hebben op de eigenschappen waarop natuurlijke selectie aangrijpt, in casu reproductievermogen en overlevingsvermogen, in de meeste populaties in ruime mate gefixeerd zullen zijn. Een uitzondering moet gemaakt worden voor genen die interallele interacties vertonen van dien aard, dat de heterozygoten selectief in het voordeel zijn, een verschijnsel aangeduid met „overdominantie”. Een soortgelijke uitzondering geldt voor genen die interacties met niet-allele genen vertonen, in de populatiegenetica, enigszins in afwijking van het klassieke begrip, „epistasie” genoemd, waardoor eveneens sprake is van gelijktijdig werkende, tegengesteld gerichte selectiekrachten. Een derde uitzondering ten slotte kan gemaakt worden voor genen waarvan het effect zodanig milieu-gebonden is, dat bij van generatie tot generatie optredende milieuwisselingen selectief voordeel en nadeel van de verschillende genotypen elkaar telkens afwisselen.

Het is algemeen bekend dat in geval van overdominantie bij afwezigheid van inteelt een labiele evenwichtstoestand wordt bereikt, waarbij noch het overdominante gen noch zijn allel wordt gefixeerd.

De evenwichtsfrequentie van de beide allelen hangt af van de relatieve selectieve waarden der drie mogelijke genotypen. In geval van

epistasie kan worden aangetoond dat eveneens een evenwichtstoestand kan ontstaan, hoewel hier bij bepaalde dominantie- en epistasieverhoudingen toch genfixatie kan optreden. In al deze gevallen is het een gelukkige omstandigheid dat bij deze evenwichtsfrequenties der genen het populatiegemiddelde bij aselechte paringen zijn maximale waarde zal bereiken. Natuurlijke selectie zal op deze wijze leiden tot het bereiken van een optimaal reproductie- en overlevingsvermogen van de populatie in zijn totaliteit, zij het niet van alle dieren individueel. Wanneer door fluctuaties in het milieu de selectieve waarde van de verschillende genotypen van generatie tot generatie dermate verandert dat herhaaldelijk omkering van de selectierichting plaats heeft, zal, afhankelijk van deze milieuveranderingen eveneens een soort evenwicht kunnen ontstaan waarbij geen genfixaties optreden, een evenwicht echter dat in dit geval veel labiel is. Overigens wordt ook bij constante selectierichting de labiliteit van het evenwicht mede bepaald door de milieugevoelige phenotypisch bepaalde selectieve waarden der genotypen.

Aan de hand van eenvoudige modellen is aan te tonen, dat wanneer de zojuist besproken selectieprocessen gepaard gaan met inteelt, er zeer essentiële verschuivingen in deze evenwichten kunnen optreden.

Behalve op de reeds besproken toevalsfluctuaties die ten gevolge van inteelt optreden, is deze inteelt ook van invloed op het effect van de selectie. Dit inteelt effect is tweërlei. In de eerste plaats is de inteelt van invloed op de grootte van het selectieeffect. In het algemeen kan gesteld worden dat de selectieresponsie in genfrequenties gemeten, evenredig met de inteeltcoëfficiënt zal toenemen. Slechts bij zeer lage frequenties van de door selectie begunstigde genen zal het selectieeffect bij inteelt aanvankelijk kleiner zijn. Dit is echter slechts het geval bij genfrequenties die aanzienlijk afwijken van de eerder genoemde evenwichtstoestand. Een tweede en desastreuzer effect van de inteelt is een verstoring van de labiele evenwichtstoestand die ten aanzien van genen met overdominantie- en epistasie effecten zonder inteelt optreedt en die daar met een optimaal populatiegemiddelde correspondeert. Afhankelijk van de overdominantie- en epistasie verhoudingen zal dit evenwicht verschuiven in de richting van hogere frequenties der overdominante genen, terwijl voor genen die epistasie vertonen de richting der evenwichtsverschuiving afhangt van de epistasieverhoudingen. In beide gevallen kan de combinatie van inteelt en selectie leiden tot genfixaties met verloren gaan van de voordelen der heterozygotie in de populatie.

Zo kan inteelt in een populatie onder natuurlijke selectie leiden tot gedeeltelijke vernietiging van de genetische homeostase - de erfelijke zelfhandhaving.

Bij geringe graden van overdominantie kan deze genfixatie al bij betrekkelijk lage inteeltcoëfficiënten optreden. Hoe sterker de overdominantie is, hoe groter inteeltcoëfficiënt vereist is om het evenwicht naar het fixatiepunt te doen verschuiven. Bij volledige overdominan-



tie, d.w.z. in het geval dat beide homozygoten selectief gelijkelijk achter staan bij de heterozygote is een inteeltcoëfficiënt van, 1 vereist om deze fixatie door selectie alleen te bereiken. Naarmate de evenwichtstoestand dichtert tot fixatie nadert, zal uiteraard de kans op fixatie door toevalsverschuivingen toenemen.

De inteeltdepressie die reproductie- en overlevingsvermogen bij inteelt gewoonlijk vertonen is dus niet alleen een gevolg van toegenomen frequentie van homozygoten en van toevalsfixaties van genen, maar tevens van door natuurlijke selectie bevorderde fixaties van overdominante genen. Wederom aan de hand van eenvoudige modellen is aan te tonen dat familieselectie na aselechte paringen deze laatste vorm van inteeltdepressie kan tegengaan. Aangezien echter de in principe individueel aangrijpende natuurlijke selectie niet is te elimineren zal een dergelijke kunstmatige ingreep nooit volledig effect kunnen sorteren.

Deze overwegingen leiden tot een grotere scepsis ten aanzien van de perspectieven van een op vrij sterke inteelt gebaseerde hybridenfokkerij. Naarmate de inteeltlijnen ontwikkeld zijn uit meer verwant materiaal, zoals bij voorbeeld het geval is bij inteeltlijnen binnen het ras en dit materiaal onder meer gelijksoortige omstandigheden is geselecteerd, neemt de kans toe dat in deze lijnen overeenkomstige genfixaties zijn opgetreden, waardoor de kansen op heterosis bij kruising van deze inteeltlijnen afnemen. Voor zover heterosis wordt waargenomen zal deze enerzijds meer toevalselementen kunnen bevatten die niet genotypisch zijn bepaald en anderzijds in meerdere mate berusten op specifiek milieugebonden geneffecten. Deze heterosis zal zich daardoor onder wisselende omstandigheden slecht laten reproduceren. Hierdoor wordt verklaarbaar hoe verschillende kleine fokkers met beperkte foktechnische mogelijkheden er niettemin in slagen met een min of meer toevallig gevonden stamkruising van niet ingeteeld materiaal, jarenlang kwalitatief met succes in competitie te treden met over schier onbeperkte middelen beschikkende grote fokbedrijven, die hun methodiek in hoge mate op meer of minder inteelt hebben gebaseerd en die veelal deze inteeltlijnen ontwikkelen onder sterk gestandaardiseerde en mogelijk ook geïdealiseerde omstandigheden. Deze discrepantie tussen verwachtingen en werkelijke resultaten is soms zo in het oog lopend, dat men wel raillerend heeft opgemerkt, dat het succes in de pluimveefokkerij negatief is gecorreleerd met het daarin aangewende academisch geschoolde intellect. Gelukkig kan geconstateerd worden, dat deze stelling niet houdbaar is. Wel maant het ons tot gepaste bescheidenheid. Overigens dient te worden opgemerkt dat er aanwijzingen zijn waaruit mag worden afgeleid dat men in de pluimveefokkerij meer en meer begint, het systeem van consequente inteelt te mitigeren, zo niet te verlaten. Daar het ons echter niet vergund is een blik te werpen in de keuken van deze fokbedrijven, is het uitermate moeilijk hieromtrent concrete informatie te krijgen. Om de relatie tussen inteelt en overdominantie in het besproken proces van genfixatie getalsmatig

nader aan te geven, dient het reeds genoemde begrip overdominantieverhouding nader te worden gepreciseerd.

Stellen we bij voorbeeld de gemiddelde phenotypische waarde der homozygoten voor een enkel allelenpaar op  $+a$  als het het dominante of overdominante gen betreft en op  $-a$  voor de homozygoot recessieve en is verder de gemiddelde phenotypische waarde der heterozygoten te stellen op  $+d$ , dan is de verhouding van  $a$  tot  $d$  te definiëren als de dominantieverhouding, respectievelijk de overdominantieverhouding. Van overdominantie is pas sprake als  $d$  groter is dan  $a$ , dus als  $a/d$  kleiner is dan 1. Van volledige overdominantie kan worden gesproken als  $a$  gelijk is aan 0. Hoe dichter de overdominantieverhouding tot 1 nader, hoe geringer de overdominantie. Voor het geval  $d$  gelijk is aan  $a$ , kan niet meer gesproken worden van overdominantie, maar is sprake van volledige dominantie. Is  $d$  kleiner dan  $a$  maar groter dan 0, dan is er sprake van onvolledige dominantie.

De genfrequenties waarbij een selectie evenwicht optreedt, zijn afhankelijk van deze overdominantieverhouding en van de inteeltcoëfficiënt. Uit deze afhankelijkheid is te berekenen bij welke inteeltcoëfficiënt en welke overdominantieverhouding dit evenwicht ligt bij genfrequentie 1 van het overdominante gen, d.w.z. bij fixatie van dit gen. Bij een overdominantieverhouding van 0.9, dus bij geringe superioriteit der heterozygoten is dit bijvoorbeeld het geval bij een inteeltcoëfficiënt van 5.3%. Bij een inteeltcoëfficiënt van 25%, zoals na 1 generatie broer  $\times$  zuster paring optreedt, zal uiteindelijk fixatie kunnen optreden bij een overdominantieverhouding van 0.6 of hoger en 3 generaties broer  $\times$  zuster paring, die een inteeltcoëfficiënt opleveren van 50%, zou reeds bij een overdominantieverhouding van 0.33 het evenwicht naar het punt van fixatie doen verschuiven. Van oudsher erkent men in de Verenigde Staten een inteelt van 3 generaties broer  $\times$  zuster paring als een minimum voorwaarde waarbij van „hybriden” mag worden gesproken en van oudsher werd deze inteelt ook toegepast bij de hybrideteelt. Uiteraard zal lang niet altijd bij deze mate van inteelt volledige genfixatie optreden bij de aangegeven overdominantieverhoudingen. Echter zal bij handhaving van een van het Hardy-Weinberg evenwicht afwijkende genotypenfrequentie die met deze inteeltcoëfficiënt overeenkomt, op den duur genfixatie optreden bij de aangegeven overdominantieverhoudingen. In niet bewust ingeteelde populaties die door hun beperkte omvang echter onherroepelijk tot inteelt leiden, zoals bij vele kleine stammen van bijzondere rassen op instituten of bij sportfokkers het geval is, moet ongetwijfeld een belangrijk verlies aan overdominante genen optreden. Voor het geval genfixatie is uitgebleven zal men veelal polymorphisme aantreffen, d.w.z. multiële allelomorphie, waarbij de heterozygoten ten aanzien van reproductievermogen of overlevingsvermogen duidelijk uitsteken boven de homozygoten. Voor de bloedgroepen van het B-locus bijvoorbeeld is dit bij herhaling gevonden. Voorzover er geen geninteracties

of genotype-milieu interacties in het spel zijn geweest, die maken dat de dominantieverhoudingen omgekeerd worden, moet men aannemen, dat in verschillende geïsoleerde groepen van een zelfde uitgangspopulatie veelal dezelfde overdominante genen zijn gefixeerd geraakt. Het conserveren van een genenpool door het opsplitsen van een populatie in veel kleine geïsoleerde groepen is daardoor een methode die weinig perspectieven biedt. De ervaring heeft trouwens geleerd dat deze kleine geïsoleerde groepen over alle rassen heen in het algemeen bij alle soms in het oog springende morfologische verschillen, wonderwel met elkaar overeen komen in het te kort schieten aan reproductievermogen en overlevingsvermogen. Als men de afstamming van deze groepen zou kunnen nagaan zou men dikwijls terugkomen op een beperkt aantal gemeenschappelijke voorouders in het zelfde ras. Bovendien zijn deze dieren dan nog onder min of meer gelijkvormige kunstmatige milieu omstandigheden geselecteerd. Er is daarom weinig uitzicht dat men met de landrassen van hoenders zal kunnen nabootsen wat men in de plantenteelt veelal met succes doet bij het verzamelen van wilde rassen ter verrijking van de genenpool. De omstandigheden zijn daar totaal anders.

Uit het voorgaande moet worden afgeleid dat het van belang is om niet alleen wat er aan potentiële genenvoorraad in onze hoenders nog aanwezig is te bewaren, maar tevens om via de weg van recombinaties te streven naar nieuwvormingen waarbinnen weer nieuwe en wellicht grotere selectiemogelijkheden bestaan. Deze ontwikkeling van nieuw ras- en stammateriaal kan uiteraard het beste door de fokbedrijven geschieden. Ze is echter voor de gehele pluimveehouderij van zoveel belang te achten, dat serieuze ondernemingen van de fokkers in deze richting van buiten af krachtig dienen te worden ondersteund.

Bij het maken van nieuwvormingen zijn de lichte rassen in het na-deel ten opzichte van de zwaardere rassen, omdat buiten de Witte Leghorn nog slechts betrekkelijk geringe aantallen van andere kleurslagen van dat ras zijn overgebleven, die bovendien in het algemeen kwalitatief te wensen overlaten. Van rassen als Ancona, Minorca en Andalusiër is vrijwel niets meer te vinden en het zelfde geldt voor onze landhoenders.

Het verschil in eikleur vormt een barrière tegen het maken van nieuwvormingen tussen de lichte en middelzware rassen, vooral als men witte eieren wenst te hebben, omdat het selecteren op witte eischaal in dergelijke hybriden op grote moeilijkheden stuit. Wellicht zitten er nog mogelijkheden in kruising met een ras als de Fayoumi, omdat dit ras onder geheel andere milieu-omstandigheden is geselecteerd dan onze Leghorns. De kansen lijken hier althans gunstiger te liggen dan bij onze eigen landhoenders.

In de middelzware rassen liggen voorshands meer vernieuwingsmogelijkheden. Dit blijkt al wel uit de gunstige resultaten die met verschillende van deze raskruisingen worden verkregen, een gegeven dat

gezien de nieuwste ontwikkelingen ook niet aan de aandacht van de hier werkende Amerikaanse fokbedrijven is voorbij gegaan.

Met het zoeken van goede kruisingscombinaties van stammen binnen een ras of van verschillende rassen is slechts een eerste stap gezet op de weg naar verbetering van gebruiksdieren. Onmiddellijk hierop dient een zodanige selectie in de ouderstammen te volgen dat het daaruit te verkrijgen hybride materiaal verder wordt verbeterd. Hoewel op theoretische gronden van een tweestamkruising betere resultaten zijn te verwachten dan van meervoudige kruisingen, wordt toch op praktische gronden aan meervoudige kruisingen de voorkeur gegeven. Bij het maken van inteelthybriden was de geringe vruchtbaarheid van de inteeltlijnen een belangrijk argument voor het overgaan op meervoudige kruisingen. In hybriden van niet ingeteelde stammen is dit argument als regel van ondergeschikt belang, al is ook hier de vruchtbaarheid van de vermeederingshennen een factor van gewicht. Het belangrijkste motief is thans echter wel de vrees dat waardevol stam-materiaal door sexfouten via het vermeederingsbedrijf in handen van concurrenten zou kunnen geraken. In ons land is mede hierdoor het maken van trihybride kruisingen althans in de legsector regel geworden. Aangezien echter het probleem van de selectie op kruisingsgeschiktheid bij de trihybride kruising niet principieel afwijkt van dat der dihybride, kan ter vereenvoudiging van de bespreking deze dihybride kruising nader worden beschouwd.

Eerder heb ik het feit gesignaleerd dat natuurlijke selectie leidt tot evenwichtsfrequenties voor genen die overdominantie vertonen ten aanzien van eigenschappen waarop deze selectie aangrijpt zoals duur en intensiteit van de leg en overlevingskansen. Kunstmatige en natuurlijke selectie bij legrassen lopen dus parallel aan elkaar. Gaat men in één stam selectie toepassen op grond van kruisingsresultaten met een tweede, dan zal het geheel afhangen van de frequenties der overdominante genen in de tweede stam, de zogenaamde testerstam, of door de selectie op combinatiegeschiktheid de frequentie der overdominante genen in de geselecteerde stam stijgt of daalt. Ligt de frequentie van zo'n overdominant gen in de testerstam beneden het evenwichtsniveau van een niet ingeteelde populatie, dan zal ten gevolge van de selectie op combinatiegeschiktheid de frequentie van dit gen in de geselecteerde stam stijgen. Hierbij is verondersteld dat de hybriden door aseleceparingen van de beide ouderstammen worden verkregen. Ligt echter in de testerstam de frequentie van het overdominante gen boven het eerder genoemde evenwichtsniveau, dan zal juist de frequentie van dit gen in de geselecteerde stam gaan dalen. Dit laatste zal het meeste voorkomen, ten gevolge van het feit dat door de inteelt die heeft plaats gehad, de frequenties der overdominante genen neiging hebben tot boven deze evenwichtsfrequenties van niet ingeteelde populaties te stijgen. Uitzonderingen kunnen o.m. voorkomen als de twee gekruiste populaties grote verschillen vertonen in hun genetische samenstelling

of wanneer de overdominantieverhoudingen in de hybridepopulatie sterk afwijken van die in de ouderpopulaties. In het laatste geval zou de graad van overdominantie in de hybride belangrijk lager moeten zijn dan in de zuivere stammen. Bij dit selectiesysteem, waarbij één stam herhaaldelijk wordt geselecteerd op grond van de kruisingsresultaten met een constante tester – een systeem aangeduid als terugkerende selectie – zal de frequentie van het overdominante gen in de geselecteerde stam dus als regel teruglopen. Dit kan tijdelijk gepaard gaan met een verbetering van de geselecteerde populatie zelf, maar bij voortgezette selectie is op den duur een kwalitatieve teruggang van de geselecteerde stam te verwachten.

Teneinde tot een snellere verbetering te komen van de hybriden is het systeem van gelijktijdige selectie in beide stammen aanbevolen, een selectie die ook gebaseerd is op de resultaten die in de hybride worden verkregen. Dit systeem wordt aangeduid als reciproke terugkerende selectie. Is nu de frequentie van een overdominant gen in de éne stam hoger en in de tweede stam lager dan de evenwichtsfrequentie, dan zal de frequentie van het overdominante gen in de eerste stam door deze selectie nog verder toenemen en in de tweede stam verder afnemen. Bij voortzetting van dit proces zou men op den duur komen tot fixatie van het overdominante gen in de ene stam en tot fixatie van het recessieve gen in de andere stam. Beide stammen zouden daardoor kwalitatief achteruitgaan, maar een steeds betere hybride opleveren. Echter moet worden opgemerkt dat ten gevolge van de eerder genoemde natuurlijke en kunstmatige selectieprocessen, deze hier geschetste situatie zich dikwijls niet zal voordoen. Veelal zullen daarentegen beide uitgangsstammen genfrequenties vertonen die voor het overdominante gen boven de evenwichtsfrequentie liggen. Bij een niet te grote selectiedruk zullen door de terugkerende reciproke selectie op combinatiegeschiktheid in beide stammen de frequenties der overdominante genen dalen. Als gevolg hiervan zullen de beide stammen zowel als de hybride een kwalitatieve verbetering kunnen vertonen. Het selectie-effect zal echter afnemen naarmate de evenwichtsgenfrequentie van een niet ingeteelde populatie wordt benaderd en ten slotte zal geen selectieresponsie meer optreden. Bij een sterke selectiedruk kan het evenwichtspunt worden overschreden. Gebeurt dit in beide stammen gelijktijdig dan zal voortgezette selectie resulteren in een omkering van de veranderingen in genfrequentie en zullen deze in beide stammen weer positief worden. Bij een dergelijke sterke selectiedruk kunnen oscillerende genfrequenties gaan optreden, waarbij de hybride meer zal achterblijven bij het optimum van een niet ingeteelde hybridepopulatie naarmate de selectiedruk bij de selectie op combinatiegeschiktheid groter is.

Uit het voorgaande valt af te leiden dat het niet mogelijk is experimenteel eens en vooral uit te maken of reciproke- dan wel niet reciproke selectie een betere hybride kan leveren. Wel kan men, nadat de

selectieresponsie bij de niet reciproke selectie is afgezwakt of wel de geselecteerde stam te veel aan reproductievermogen dreigt in te boeten het selectieprogramma omkeren. De aanvankelijk geselecteerde stam wordt dan als tester gebruikt en de aanvankelijke tester wordt dan geselecteerd op combinatiegeschiktheid. Dit zou tot een verdere verbetering van de hybride kunnen leiden. Dit systeem van alternatieve weerkerende selectie zal kunnen leiden tot fixatie van het overdominante gen in de aanvankelijk als tester gebruikte stam. Dit zal althans bij onvolledige overdominantie een geringere achteruitgang van de stam opleveren dan een verlies van het overdominante gen. Het is daarom bij dit selectiesysteem aan te bevelen de initiële selectie in de vaderstam uit te voeren. Bij de algemeen gangbare trihybridekruisingen dient dan de hybridemoeder als tester te worden gebruikt. In de stammen waaruit deze hybridemoeder is opgebouwd dient dan althans in de eerste fase van de alternatieve weerkerende selectie bij voorkeur geen selectie te worden toegepast. Het moet als een gelukkige bijkomstigheid worden gezien dat het eenvoudigste en goedkoopste selectiesysteem hier op den duur de beste perspectieven biedt. Niettemin kunnen zich ook hierbij nog teleurstellingen voordoen. Met name kan dit worden veroorzaakt door het effect van geslachtsgebonden genen en door interactie van deze geslachtsgebonden genen met niet geslachtsgebonden genen, waardoor de reciproke kruisingen van vaders en moeders der hybriden verschillen kunnen geven die het succes van de tweede selectiefase onmogelijk maken. Deze moeilijkheid is – zo hij zich voordoet – niet te ontlopen, omdat een efficiënt onderzoek op combinatiegeschiktheid van individuele moederdieren praktisch onmogelijk is.

Dit systeem van alternatieve terugkerende selectie op combinatiegeschiktheid brengt mee, dat de risico's voor stammenverlies het grootste zijn voor de vaderstammen van de hybriden. Het is daarom zaak de nieuwvorming van stammen aan deze zijde van de hybride teelt een zwaarder accent te geven dan aan de zijde van de moederstammen. Ten aanzien van het kruisingsprodukt dat de hybridemoeders leveren zijn alleen de frequenties van genen of eventueel van koppelingsgroepen van betekenis, maar niet de genencombinaties bij de hybridemoeders. De tweestamkruising die de hybridemoeders levert kan daarom reciprook worden uitgevoerd. Het moet tevens, althans in theorie mogelijk zijn uit deze hybridemoeders door recombinatie nieuwe moederstammen op te bouwen, die ten aanzien van de kruising vergelijkbare resultaten zullen kunnen geven als de bestaande stammen, maar die of wel als stam kwalitatief beter zijn, of wel, wat belangrijker is, als hybride een betere produktie geven, die aan de vermeerderaar ten goede komt. Een dergelijke nieuwvorming zal echter met selectie binnen de hybridemoeder gepaard moeten gaan. Aangezien een dergelijke selectie repercussies kan hebben ten aanzien van de te verkrijgen gebruikshybriden, zou een dergelijke nieuwvorming al-

leen kunnen worden uitgevoerd in een selectiefase waarin de hybridevader als constante tester dient. De problematiek van een dergelijke gerichte nieuwvorming zal nog diepgaande studie vereisen. Ook hier zullen geslachtsgebonden geneffecten tot complicaties leiden.

Aan het eind van mijn rede gekomen, wil ik mijn eerbiedige dank betuigen aan Hare Majesteit de Koningin, voor mijn benoeming tot hoogleraar.

*Mijne Heren Leden van het Bestuur van de Landbouwhogeschool,*

Het stemt mij tot dankbaarheid dat U mij hebt willen voordragen voor een benoeming tot hoogleraar in de Pluimveeteelt. Dat deze benoeming kon samen gaan met de ingebruikneming van de lang verbeide nieuwe behuizing van de afdeling Pluimveeteelt, geeft mij een grote voldoening. Dat het niet mogelijk is gebleken deze afdeling in Wageningen onder te brengen moge op het ogenblik nog zijn bezwaren hebben, bij de te verwachten evolutie van het gemotoriseerde verkeer zal dit bezwaar allengs verminderen. Hetzelfde moge gelden voor de onderafdeling die in Beekbergen in ontwikkeling is. Dat U bereid bent geweest de samenwerking met het Instituut voor de Pluimveeteelt daar ten behoeve van het onderwijs gestalte te geven, stemt mij tot grote dankbaarheid. Hierdoor zullen de studiemogelijkheden voor de pluimveeteelt aanzienlijk ruimer worden dan in Wageningen ooit mogelijk zou zijn geweest.

*Mijne Heren Leden van het Bestuur van het Instituut voor de Pluimveeteelt „Het Spelderholt” in Beekbergen,*

Uw visie op de behoeften voor de ontplooiing van het wetenschappelijk onderwijs in de pluimveeteelt, die U heeft doen besluiten aan de afdeling Pluimveeteelt van de Landbouwhogeschool in Uw instituut gastvrijheid te verlenen, kan niet hoog genoeg worden gewaardeerd.

Ik moge U hiervoor op dit ogenblik mijn welgemeende dank betuigen.

*Dames en Heren Hoogleraren, Lectoren en Docenten,*

Het verheugt mij, bij deze gelegenheid mijn dank te kunnen uiten voor de vele steun die ik in de afgelopen jaren in Uw midden mocht ontvangen. Met verschillenden van U kon in nauwe samenwerking mijn vakgebied verder tot ontplooiing worden gebracht. Naar ik hoop zal de nieuwe behuizing van mijn afdeling mogelijkheden scheppen tot nieuwe vormen van samenwerking.

*Hooggeleerde Stegenga, Hoogedelgestreng Politiek, zeer gewaardeerde vrienden,*

Voor de gastvrijheid die ik in Uw bescheiden behuizing mocht ondervinden, ben ik U bijzonder erkentelijk, waar U wist te geven van wat U zelf ontbrak. Mijn wens, dat het U spoedig gegeven moge zijn een Uw vakgebied waardiger onderkomen te betrekken, is slechts in geringe mate ingegeven door het belang dat ook voor mij hieraan is verbonden.

*Hoogedelgestrenge Ubbels, zeer gewaardeerde vriend,*

In U moge ik ook al Uw medewerkers danken voor de bijzonder prettige samenwerking die tijdens de afgelopen jaren is gegroeid. Ik ben er mij zeer wel van bewust, dat de medewerking die U in de afgelopen jaren hebt gegeven aan de opleiding van studenten en aan het onderzoek door promovendi op Uw instituut, voor U soms bijzondere zorgen heeft meegebracht. Des te meer waardeer ik Uw spontane bereidheid deze medewerking voort te zetten en nog uit te breiden.

*Dames en Heren Medewerkers van de afdeling Pluimveeteelt,*

Sommigen van U heb ik al verscheidene jaren als medewerker leren waarderen, een enkele van U al aanzienlijk langer dan de periode aan de Landbouwhogeschool doorgebracht. Voor de meesten van U is de afdeling even nieuw als zijn behuizing of zelfs nog nieuwer. Naar ik hoop, zullen wij er in slagen de afdeling tot een hechte eenheid samen te smeden.

*Dames en Heren Studenten,*

De veeteeltstudie appelleerde naar het schijnt vroeger bij velen aan een gevoel van romantiek, inhaerent aan het boerenbestaan, waarvan mirabile dictu, de esthetiek van het rund een essentieel bestanddeel bleek te zijn. In de commerciële pluimveeteelt behoort dit soort van romantiek tot het verleden. Niet ten onrechte recruteert men op gespecialiseerde pluimveebedrijven tegenwoordig zijn personeel bij voorkeur uit diegenen die nieuw en onbevangen staan tegenover deze tak van bedrijf. De moderne pluimveehouderij is gegroeid tot een in hoge mate onconventionele tak van industrie. Voor hen, die de achtergronden hiervan leren te doorgronden in zijn vele schakeringen is het echter een uitermate boeiend bedrijf. Gaarne wil ik Uw gids zijn, wanneer U wilt trachten hierin Uw weg te vinden. De weg naar onze afdeling zult U naar ik hoop ook zonder gids kunnen vinden.

Ik heb gezegd en dank U voor Uw aandacht.