

ERFELIJKHEID EN MILIEU² IN DE PLUIMVEETEELT

Openbare Les

GEGEVEN BIJ DE AANVAARDING VAN
HET AMBT VAN LECTOR IN DE PLUIMVEETEELT
AAN DE LANDBOUWHOGESCHOOL OP 22 JANUARI 1959

DOOR

Ir. M. VAN ALBADA



H. VEENMAN & ZONEN • WAGENINGEN

*Mijne Heren Leden van het Bestuur,
Dames en Heren Hoogleraren, Lectoren,
Docenten en Wetenschappelijke Medewer-
kers,
Dames en Heren Studenten en voorts Gij
allen die door Uw aanwezigheid van Uw
belangstelling blijk geeft,*

Zeer geachte Toehoorders,

Het streven naar technische verbeteringen in de pluimveehouderij is in het algemeen gericht op het verhogen van de produktie, hetzij in relatieve, hetzij in absolute zin. Een belangrijk punt daarbij is de vraag, hoe de individuele produktie, in de ruimste zin genomen, kan worden verhoogd, zo mogelijk met verbetering van het rendement en met behoud van de gezondheid van het dier.

Voor het bereiken van deze individuele produktieverhoging staan tweeërlei wegen open:

enerzijds een verbetering van het milieu waarin de produktie tot stand komt,

anderzijds een verbetering van de erfelijke aanleg van de dieren, door middel van een natuurlijke of kunstmatige teeltkeuze.

De verschillende geaardheid van de problemen, die zich bij beide wegen tot produktieverhoging voordoen, heeft geleid tot een specialisatie, in eerste instantie op deze twee gebieden zelf, maar verder ook in verwante- en basiswetenschappen. Deze specialisatie heeft, voor wat de teelt van het grote vee betreft, zich niet beperkt tot de daarbij betrokken personen, maar strekt zich in meerdere of mindere mate uit tot de instellingen voor onderzoek en onderwijs.

In de pluimveeteelt is, althans in ons land, deze specialisatie veel minder sterk doorgevoerd. Dit heeft ongetwijfeld zijn bezwaren. Wie zijn aandacht moet verdelen over problemen van voeding en stofwisseling, huisvesting en verzorging, fokkerij en erfelijkheid, embryonale ontwikkeling en broederij, om nog maar te zwijgen over vraagstukken en eikwaliteit, -bewerking en -conservering, ondervindt dit aan den lijve en ontkomt moeilijk aan een zekere vlakking.

Deze verbreding van het werkgebied heeft echter niet alleen nadelen. Zij ontwikkelt wellicht meer gevoel voor de interactie tussen deze verschillende facetten van de teelt en juist deze wisselwerking is van zo groot belang bij de dierlijke produktie.

De interactie tussen milieu en erfelijkheid kunnen we in zuiver biologische zin opvatten. In dat geval denken we aan het ontstaan van het fenotype, door de inwerking van het milieu op het genotype. We kunnen ook denken aan het statistische begrip interactie en bedoelen daarmee in dit geval het verschijnsel, dat dezelfde geno-

typische verschillen in het ene milieu andere fenotypische verschillen veroorzaken dan in het andere milieu. Beide betekenissen van het begrip interactie zijn een nadere beschouwing waard.

Wanneer we verschillende fenotypen tot stand zien komen, door de inwerking van milieu-invloeden op verschillende genotypen, dan is het om velerlei redenen gewenst, informatie te krijgen omtrent de kwantitatieve verhouding van de invloed van erfelijke- en milieu-factoren op deze fenotypische variantie. Het is de *populatiegenetica*, die zich onder andere met deze problemen bezig houdt. Deze, vooral experimentele tak van wetenschap, gevoed door de basiswetenschappen der *biometrische- en mathematische genetica*, gaat meer en meer de grondslag vormen van de moderne veeteelt.

Het is niet mijn bedoeling, hier verder in te gaan op de methoden, die in de *populatiegenetica* worden gebruikt, voor het bepalen van het kwantitatieve aandeel van genotype en milieu, in de totstandkoming van de fenotypische variantie. Ik wil mij beperken tot een bespreking van enige aspecten van de daarmee verkregen resultaten.

Om een dergelijke bespreking te vergemakkelijken zij vermeld, dat de invloed, die de genotypische verschillen hebben op de fenotypische variantie, pleegt te worden uitgedrukt, in hun relatieve aandeel daarin. Het zal duidelijk zijn, dat deze verhouding, die in de Engelse literatuur als „*heritability*” wordt aangeduid en in het Nederlands onder andere met „*erfelijkheidsgraad*” is betiteld, slechts betrekking kan hebben op kenmerken van populaties, dus op min of meer nauw omschreven groepen van planten of dieren; niet echter op eigenschappen van één enkel individu. Mede daarom acht ik de term *erfelijkheidsgraad* gelukkiger gekozen, dan de oorspronkelijke Engelse term. Naar zijn aard, het is immers de verhouding tussen een deel en een geheel, kan deze *erfelijkheidsgraad* slechts waarden aannemen tussen 0 (bij volstreekte afwezigheid van erfelijke invloeden) en 1 (bij volstreekte afwezigheid van milieu-invloeden).

Niet alleen de erfelijke geaardheid van het materiaal waarmee we werken, maar evenzeer het milieu waarin we dit materiaal laten verkeren, bepaalt de *erfelijkheidsgraad* van zijn eigenschappen. Kennis omtrent deze *erfelijkheidsgraad* in het gegeven „normale” milieu, stelt ons in staat, voorspellingen te doen, omtrent de mate van vooruitgang, die van generatie tot generatie door selectie in dat milieu is te verwachten, maar geeft ons tevens informaties omtrent de effectiviteit van verschillende selectiemethoden.

De *populatiegenetica* leert ons, dat onder alle omstandigheden, de selectie het meeste effect zal sorteren, wanneer we deze verrichten, met behulp van een voor het te selecteren kenmerk aan ieder individu toe te kennen selectie-index. Bij berekening van deze selectie-index wordt niet alleen rekening gehouden met de individuele

prestatie van het dier zelf, maar ook met de gemiddelde prestatie van zijn of haar zusters of broers en met de prestaties van verder verwijderde verwanten. De betekenis, die hierbij aan deze familiegemiddelden moet worden toegekend, hangt af van de erfelijkheidsgraad van het desbetreffende kenmerk en van de grootte van de families. Bij het volgen van een eenvoudiger selectiemethode, waarbij we ons of wel uitsluitend naar de individuele prestaties richten, of wel familieselectie toepassen, met voorbij zien van individuele prestaties, speelt bij de keuze van de methode eveneens de erfelijkheidsgraad een rol. Naarmate de erfelijkheidsgraad lager is, verschuift bij gelijk blijvende grootte der families, de optimale effectiviteit der selectiemethoden geleidelijk van individuele selecties naar familieselectie voor steeds verdere verwanten omvattende groepen.

Uit het feit, dat het milieu van invloed is op de erfelijkheidsgraad, volgt al, dat deze erfelijkheidsgraad voor een zelfde kenmerk bij verschillend materiaal en in verschillend milieu bepaald, zeer uiteenlopende waarden zal kunnen vertonen. Uiteraard speelt hier naast het milieu de selectiegeschiedenis van het onderzochte materiaal een rol, alsmede de daarin toegepaste paringsmethoden. Om deze verschillen in erfelijkheidsgraad met enkele voorbeelden uit de pluimveeteelt toe te lichten:

Voor lichaamsgewicht zijn voor de erfelijkheidsgraad, uitgedrukt in procenten, waarden gevonden variërende van 20 tot 60; voor eiproduktie van overlevende hennen van 20 tot 40; voor eiproduktie van bij het begin van de leg in leven zijnde hennen van 6 tot 22; voor eigewicht van 36 tot 93; voor schaalstructuur van 20 tot 32; voor totale sterfttekans van 6 tot 14. Slechts enkele van deze waarden zijn zo groot, dat individuele selectie (althans zonder gebruik van een selectie-index) effectiever zal zijn dan selectie van gehele families. Slechts voor enkele kenmerken, met name eigewicht en schaalkleur, zal individuele selectie in het algemeen zijn aan te bevelen. Voor enige kenmerken, zal selectie van gehele families van volle zusters of broers, dus zonder uitschakeling van de slechte leden in die families, ten minste even goede resultaten geven als individuele selectie en misschien zelfs betere. Tot deze categorie zijn te rekenen kenmerken als lichaamsgewicht en lichaamsafmetingen, voor zover berustend op de lengtegroei van de beenderen, het optreden van bloedvlekken in eieren, eivorm, eiwitkwaliteit en schaaldikte. Voorkeur voor selectie van gehele families van volle zusters zal in het algemeen gelden voor kenmerken als rompdiepte, borstbreedte, legpercentage, vroegrijpheid, legonderbrekingen, schaalstructuur en bevedering. Als laatste categorie kunnen genoemd worden de kenmerken met een lage erfelijkheidsgraad, waarbij selectie van gehele families van volle- en halfzusters samen, zonder uitschakeling van de daarin voorkomende slechte dieren, als regel de voorkeur ver-

dient. In de pluimveeteelt betreft dit dus gehele hanennakomelingschappen. Tot deze categorie behoren kenmerken als eiproduktie per bij het begin van de leg in leven zijnde hen, sterftekans, broedresultaten, resistentie tegen ademhalingsziekten, resistentie tegen leucose en resistentie tegen ziekten van de legorganen. Voor deze laatste groep van kenmerken zou dus selectie volgens het veel omstreden nucleussysteem van wijlen dr. HAGEDOORN aan te bevelen zijn, ware het niet, dat tegen dit systeem bezwaren van andere aard zijn aan te voeren, waarvan enkele later nog in bespreking zullen komen.

De in het voorgaande gemaakte indeling in categoriën van kenmerken, naar aan te bevelen selectiemethoden, kan slechts gelden als een algemene richtlijn voor gemiddelde omstandigheden. Uit de eerder genoemde grote verschillen, die de berekende erfelijkheidsgraden kunnen vertonen volgt immers, dat al naar de aard van het materiaal en het milieu waarin dit verkeert, de erfelijkheidsgraad kan wisselen, waarmee verschuivingen kunnen optreden van de ene categorie naar de andere. Verschillen in grootte der families, die mede de optimale selectiemethode bepalen, kunnen deze verschuivingen nog bevorderen. Zo is het denkbaar, dat in het ene geval individuele selectie op schaaldikte kan worden aanbevolen, terwijl onder andere omstandigheden selectie van volle-zusterfamilies of zelfs van gehele hanen-nakomelingschappen de voorkeur kan hebben. Slechts na uitvoering van de nodige berekeningen voor de groep van dieren waarin men wil selecteren in de daarbij passende milieuomstandigheden, kan men tot verantwoorde selectiemethoden komen. De keuze van een niet-optimale selectiemethode, zal in grensgevallen niet veel schade veroorzaken. De mogelijke vooruitgang wordt er slechts iets door vertraagd. Bij sterkere afwijkingen kan het echter betekenen, dat waardevolle dieren ten onrechte worden uitgeselecteerd, hetgeen de selectiedruk op andere kenmerken vermindert. In geval van negatieve correlaties tussen bepaalde kenmerken, kan negatieve selectie er het gevolg van zijn, maar ook zonder die uitgesproken negatieve correlaties is dit al mogelijk, namelijk als een deel der erfelijke factoren van twee kenmerken negatief gecorreleerd is. Hiermee is tevens aangegeven, dat er gevaren schuilen in het verordonneren, propageren of zelfs maar suggereren van bepaalde selectiemethoden, zonder rekening te houden met de onder selectie gehouden populatie. Het stellen van individuele minimum eisen aan jaarproduktie of winterleg, het uitschakelen van gehele nakomelingschappen van gestorven dieren of van dieren met onvoldoende individuele eiproduktie, brengt selectiemethoden mee, die in verschillende gevallen niet voldoende effectief zijn en door verlaging van de selectiedruk op het overblijvende deel van de populatie, zelfs remmend kunnen werken op de vooruitgang. Selectie van

hanen-nakomelingschappen op kenmerken als eigewicht, optreden van bloedvlekken in eieren, eivorm, eiwitkwaliteit en schaaldikte zal anderzijds in veel gevallen een minder effectieve selectie en dus remming van de mogelijke vooruitgang kunnen meebrengen. Hier zou in veel gevallen selectie van de nakomelingschap per moeder, in sommige gevallen misschien zelfs individuele selectie zijn te verkiezen. Ook voor deze uitspraken geldt echter, dat ze slechts in hun algemeenheid opgaan en wel voor de erfelijkheidsgraden die in het algemeen tot dusverre zijn gevonden en in de literatuur vermeld. Voor een definitief oordeel is onderzoek per groep en per milieu noodzakelijk. Op dit gebied is technische hulp door overheid of organisaties voor de overgrote meerderheid van onze pluimveefokbedrijven onontbeerlijk te achten.

Uit de tot dusverre gevonden erfelijkheidsgraden van verschillende nuteigenschappen bij het pluimvee volgt, dat het milieu op de meeste van deze kenmerken een grote, vaak zelfs een overheersende invloed heeft. Dit is een uitermate belangrijk aspect van de zaak, dat nog vrijwel niet is onderzocht. Ten dele kan deze leemte in het onderzoek een gevolg zijn van de specialisatie, die ook op dit gebied heeft plaats gehad. De populatiegeneticus is in de eerste plaats geïnteresseerd in de genetische aspecten en de consequenties ten aanzien van selectiemethoden en zal zich mede daardoor in de „milieuzijde” van het vraagstuk niet zo zeer verdiepen. De voedings- of huisvestingsdeskundige anderzijds, zal onvoldoende vertrouwd zijn met deze uitkomsten van de populatiegenetica en daardoor de daar wellicht verborgen mogelijkheden niet onderkennen. Dit zal te minder het geval zijn, omdat deze grote variantie veroorzaakt wordt door milieuomstandigheden, die naar onze begrippen uitermate uniform zijn. Neemt men daarbij in aanmerking, dat van vele, soms als vrij ingrijpend beschouwde veranderingen in voeding en huisvesting geen effect van betekenis op produktie of gezondheid der dieren is waar te nemen, dan is alleszins te begrijpen, dat deze ongrijpbare milieuverschillen tot dusverre aan de aandacht zijn ontsnapt en door de onderzoekers die zich met milieu-invloeden bezig hielden ten onrechte geheel aan erfelijke variabiliteit van hun proefmateriaal werden toegeschreven. Een verdere analyse van deze toch zo belangrijke milieuvariantie zal zeker uitermate moeilijk zijn en zal stellig niet met kans op succes kunnen worden aangegrepen, zonder daarbij de erfelijke variantie ten nauwste te betrekken. Een dergelijk onderzoek past geheel in het kader van hen, die zich van huis uit zowel met foktechnische- als met milieufactoren in de ruimste zin hebben bezig gehouden. Het leunt daardoor in de eerste plaats aan, bij de vorming van de veeteeltkundige. Zo ergens, dan liggen hier bij het onderzoek op het gebied van de pluimveeteelt mogelijkheden, al valt niet te voorspellen of dit belangrijke praktische resultaten zal kunnen afwerpen. Pogingen in deze richting

kunnen echter van direct belang zijn voor de praktische pluimveehouderij, namelijk wanneer ze zouden resulteren in het tot stand komen van directe milieuverbeteringen, die produktieverhogend werken. Ze zijn echter evenzeer in het belang van dat deel van het pluimveeteeltonderzoek, dat zich bezig houdt met vraagstukken van voeding en andere milieufactoren. Bij het tegenwoordige niveau van de voeding, om daarbij te blijven, blijkt het dikwijls moeilijk experimenteel nog verbeteringen aan te brengen, die statistisch aantoonbaar zijn, zodat het trekken van conclusies uit dergelijke proeven uitermate moeilijk wordt. Slechts door zeer omvangrijke, gedetailleerde en dikwijls herhaalde proeven, zou men wellicht nog tot verantwoorde conclusies kunnen komen. Dit wordt echter kostbaar en tijdrovend en de verhouding tussen aangewende middelen en praktische resultaten wordt dan wel zeer ongunstig. De oorzaak van deze moeilijkheid schuilt ten dele in de erfelijke variantie van het proefmateriaal. Volgens de nieuwere inzichten is deze in de meeste gevallen het beste te reduceren door het gebruik als proefdieren van hybriden van min of meer ingeteelde stammen. Hiervan wordt dan ook steeds meer gebruik gemaakt. Er blijft dan echter nog een te grote milieuvanantie over, die buiten onze controle valt. Deze milieuvanantie wordt bij voederproeven met pluimvee nog vergroot, doordat men om technische redenen gedwongen is, verschillend gevoederde dieren ook in verschillende hokken of kooien te huisvesten. Hierdoor wordt de reeds aanwezige milieuvanantie nog eens vergroot met een component, veroorzaakt door verschillen tussen het milieu van de verschillende hokken of kooien. Helaas zijn over dit laatste geen gemakkelijk toegankelijke literatuurgegevens beschikbaar. Ervaringen op het Instituut voor de Pluimveeteelt en elders hier te lande opgedaan, hebben echter geleerd, dat deze hokcomponent van de milieuvanantie zeer belangrijk kan zijn.

Om gegevens te krijgen over de betrouwbaarheid van steekproeven uit het fokmateriaal van een fokbedrijf, werden in 1930 op het Rijksinstituut voor Pluimveeteelt te Beekbergen een paar duizend broedeieren uit alle tomen van een fokbedrijf gelijktijdig uitgebroed. Hieruit werden 478 leghennen verkregen. Deze leghennen werden aselekt verdeeld over 19 hokken, waarbij 16 hokken met ieder 25 hennen en 3 hokken met ieder 26 hennen werden bezet. Alle hennen werden dagelijks op valnesten gecontroleerd. Een variantieanalyse van de jaarproducties van alle hennen gaf als resultaat, dat er zeer significante verschillen tussen de hokken waren. Al naar dat de buiten valnest gelegde eieren niet of wel werden meegerekend, bleek dat de hokverschillen verantwoordelijk waren voor 45 of 49 procent van de individuele variantie en dus vrijwel even veel effect hadden als de erfelijke verschillen en de milieuvverschillen binnen de hokken gezamenlijk. In dit geval kon de vermoedelijke oorzaak van de verschillen tussen de hokken achteraf

worden opgespoord. Werd namelijk alleen gelet op de produktie van de dieren die het hele jaar gezond bleven, dan waren de hokverschillen volledig verdwenen. De hokverschillen waren dus blijkbaar veroorzaakt door verschillen in ziekte- en sterftecijfers, resp. verschillen in de produktie van de zieke en gestorven dieren. Achteraf was niet meer na te gaan waaraan deze verschillen in ziekte en sterfte te wijten waren. Hoewel het materiaal al direct voor andere doeleinden was bewerkt, werd de bedoelde analyse pas in 1944, dus 14 jaar na de proef uitgevoerd, toen het er om ging gegevens te krijgen voor de opzet van een nieuw proefbedrijf. De gevonden verschillen geven echter een duidelijke aanwijzing, dat bij voederproeven met leggende hennen de grootst mogelijke aandacht geschonken moet worden aan de hygiëne. Ook demonstreren ze duidelijk, dat het nucleussysteem bij de fok op eiproduktie zonder valnestcontrole onuitvoerbaar is, omdat het hierbij nodig is, dieren van verschillende vaderdieren afkomstig, in verschillende hokken onder te brengen. Stellen we de erfelijkheidsgraad van de produktie per opgehokte hen op 16 %, hetgeen zeker niet de laagste schatting is, dan volgt uit het voorgaande, dat de variantie tussen de hokken als milieuvariantie ongeveer de helft van $84 = 42$ % van de totale omvat, daarentegen slechts een kwart van de erfelijke variantie, hetgeen dus 4 % van de totale uitmaakt. Deze erfelijke variantie wordt dus geheel door de hokverschillen overvleugeld. Een selectie op genotype wordt dus volkomen illusoir.

Bij groeicijfers van kuikens liggen de verhoudingen wat gunstiger. Toch is gebleken dat ook daar, zelfs bij voederproeven in gelijke afdelingen van moderne grote hokken, zeer vaak significante verschillen tussen gelijk behandelde hokken optreden. Dit is in de eerste plaats nadelig bij het nemen van voederproeven, omdat daardoor niet alleen de proeffout wordt vergroot, maar vooral ook de gevoeligheid van de vergelijkingsmethoden sterk gereduceerd. Bij variantiecomponentanalyse blijkt, dat deze hokverschillen gemiddeld 2 à 3 procent van de totale variantie door erfelijke- en milieu-invloeden kunnen uitmaken, al zijn soms percentages van 11 en zelfs van 26 berekend. Bij deze kuikengroei kan men de erfelijkheidsgraad op 40 procent stellen. Dit betekent dus, dat gemiddeld 3 tot 5 procent van de milieuvariantie in de kuikengroei door hokverschillen wordt veroorzaakt en dat dit in enkele gevallen kan oplopen tot circa 20 en zelfs circa 40 procent, aannemende althans, dat de erfelijkheidsgraad in die gevallen niet verandert. Wanneer we willen gaan selecteren op kenmerken, die bij kuikens alleen per hok zijn te bepalen, zoals voerverbruik en voederrendement, dan zal aan deze hokverschillen door milieu-invloeden bijzondere aandacht moeten worden geschonken.

Een ander aspect van interactie tussen milieu en genotype, dekt meer het statistische begrip van interactie. Het gaat dan om het pro-

bleem of genotypische verschillen zich in het ene milieu anders zullen manifesteren dan in het andere, of als we het probleem van de andere kant benaderen, of opzettelijk aangebrachte verschillen in milieu, b.v. verschillen in voeding, die bij dieren van bepaalde herkomst een zeker verschil in reactie hebben gegeven, bij dieren van andere herkomst gelijke — of althans gelijk gerichte verschillen zullen teweeg brengen. Deze laatste probleemstelling is van direct belang voor ieder die zich bezig houdt met onderzoek op het gebied van de milieuverbetering en daarbij dikwijls, al of niet gedwongen, met een zeer bepaalde categorie van proefdieren werkt. In het andere geval is het probleem van belang met het oog op de selectie en de keuze van het milieu waarin we willen selecteren en ook met het oog op de prestatievergelijking van dieren van verschillende afstamming, zoals op legwedstrijden en op de toetsbedrijven geschiedt.

Volgens HALDANE kunnen we bij vergelijking van twee groepen, bijvoorbeeld stammen, in twee milieus, niet minder dan zes vormen van interactie onderkennen, die echter zijn te reduceren tot vier hoofdvormen.

Als eerste mogelijkheid heeft men, dat stam A in beide milieus beter is dan stam B, terwijl milieu X bij beide stammen betere resultaten geeft dan milieu Y. Er zijn dan wel kwantitatieve verschillen in de effecten, maar de volgorde, zowel van de stammen als van de milieus, blijft ongewijzigd, ongeacht de andere factoren. Interacties van dit type komen zeer veel voor. Ze zijn bijvoorbeeld veelvuldig te constateren bij de vergelijking van bepaalde behandelings-effecten bij hanen en hennen. Ze laten algemene conclusies toe ten aanzien van de milieverschillen zowel als voor de vergeleken diergroepen. Bij vergelijking van verschillende stammen en kruisingen in verschillende milieus, hebben HILL en NORESKOG en ook GOWE en WAKELY in de Verenigde Staten van Amerika ten dele ook interacties van dit type gevonden. De consequenties daarvan zijn voor de pluimveehouderij van zeer veel belang. Voor de waardevergelijking van rassen en kruisingen dient men zich te richten of naar de resultaten op de bedrijven waar ze worden gehouden, of naar de resultaten verkregen bij vergelijking van de verschillende rassen en kruisingen onder gelijke omstandigheden op één bedrijf. Het Amerikaanse onderzoek nu, heeft duidelijk aangetoond, dat de resultaten van jaar tot jaar en van bedrijf tot bedrijf enorme verschillen vertonen, zelfs wanneer de milieverschillen naar beste weten zijn gestandaardiseerd. In het licht van de hier gevonden hokverschillen op een zelfde bedrijf, hoeft ons deze uitkomst niet meer te verbazen. Ze blijft niettemin van groot belang. Immers hiermee is duidelijk aangetoond, dat een vergelijking tussen rassen of kruisingen ten aanzien van resultaten op verschillende bedrijven of op het zelfde bedrijf in verschillende jaren verkregen, geen enkele waarde heeft.

Slechts gelijktijdige vergelijking van rassen en kruisingen op een zelfde bedrijf laat bepaalde conclusies toe. Ook dan zal men het echter niet zonder herhalingen kunnen stellen. Men kan zich deze herhalingen op verschillende manieren denken:

1. gelijktijdige herhalingen op een zelfde bedrijf;
2. gelijktijdige herhalingen op verschillende bedrijven;
3. jaarlijkse herhalingen op een zelfde bedrijf;
4. jaarlijkse herhalingen op verschillende bedrijven.

Bij het Amerikaanse onderzoek kwam aan het licht, dat het testen in één jaar op dertien verschillende plaatsen in nauwkeurigheid ongeveer gelijk was aan het testen op twee bedrijven twee jaar achtereen of het testen op één bedrijf drie jaar achtereen. In het laatste geval kan men dus met het kleinste aantal herhalingen volstaan.

Bij de vergelijking van rassen en kruisingen in ons land beschikken wij slechts over één neutraal toetsbedrijf, waar voorgeteste combinaties kunnen worden vergeleken. De onderzoekcapaciteit wordt reeds thans onvoldoende voor de vergelijking van deze voorgeteste combinaties en over de mogelijkheid om testruimte aan de fokkers af te staan voor onderlinge proefvergelijkingen hoeft men niet eens te denken. Een uitbreiding van de onderzoekcapaciteit is dus noodzakelijk. Uit het voorgaande is gebleken dat opvoering van de capaciteit niet moet worden gezocht in vergroting van het aantal toetsbedrijven, omdat men dan in totaal meer bepalingen moet doen, dan op één en hetzelfde toetsbedrijf nodig zijn, om een zelfde betrouwbaarheid te verkrijgen. Herhaling van dezelfde vergelijkingen in een aantal opeenvolgende jaren kan helpen, om de betrouwbaarheid van de resultaten te vergroten. De aangewezen weg voor vergroting van de onderzoekcapaciteit is dus een uitbreiding van het bestaande bedrijf, met handhaving van de gelijktijdige herhalingen.

Men kan zich terecht afvragen, of de hiervoor vereiste investeringen verantwoord zijn, wanneer men mag veronderstellen, dat eerlang het aantal voor onderzoek aangeboden combinaties zal gaan dalen. Bij de beantwoording van deze vraag moet men met twee dingen rekening houden. Afneming van het aantal aangeboden inzendingen zal in het algemeen gepaard gaan met vermindering van de onderlinge verschillen, die dan weliswaar absoluut minder, maar economisch gezien even zeer van belang zullen zijn als de thans voorkomende. Deze vermindering van de verschillen zal echter een meer dan evenredige toeneming van het aantal herhalingen nodig maken, om tot conclusies van gelijke betrouwbaarheid te kunnen komen. Het is nu eenmaal zo, dat de nauwkeurigheid van deze soort van vergelijkingen afneemt evenredig met de eerste macht van de verschillen, maar slechts stijgt evenredig met de wortel uit het aantal herhalingen, verondersteld dat de variantie binnen de groepen dezelfde blijft. Men kan bovendien verwachten, dat deze variantie

binnen de groepen zonder bijzondere ingrepen niet onder een bepaalde waarde zal dalen.

Bij vermindering van het aantal combinaties door uitschakeling van de minder profijtelijke, zal het belang van de afnemer en dus van de bedrijfspluimveehouderij als bron van nationale welvaart, meer en meer gebaat zijn met het scheppen van mogelijkheden voor de fokkers om de door hun gemaakte combinaties, onder dekking van een code, met die van anderen te vergelijken. Een mogelijkheid daartoe ontbreekt op het ogenblik. Deze beide overwegingen leveren voldoende argumenten voor een uitbreiding van de onderzoekcapaciteit.

Een tweede type van interactie tussen milieu en genotype treft men aan, wanneer milieu X bij elk ras betere resultaten geeft dan milieu Y, maar ras A in het beste milieu beter is dan ras B, terwijl in het ongunstige milieu ras B beter is dan ras A. Dit type van interactie is karakteristiek voor veel cultuurplanten en -dieren. Wat het pluimvee betreft, is deze constatering slechts schijnbaar in strijd met wat in het voorgaande is gezegd. In het merendeel van de gevallen zijn de milieuverschillen op de bedrijven, tot hoe grote produktieverschillen ze op zichzelf mogen leiden, niet zo verschillend, dat daardoor interacties van dit type gaan optreden. Wanneer er echter milieuverschillen gaan optreden, die afwijken van wat men kan aantreffen onder de omstandigheden waaronder geselecteerd wordt, dan ziet men veelal deze interacties te voorschijn komen. Met name kunnen we dit constateren bij factoren die van grote invloed zijn op gezondheidstoestand en algehele stofwisseling van het dier, zoals bij grote klimaatsveranderingen en ernstige infecties of voedingstekorten. Wat dit betreft zijn er talloze erfelijke verschillen in resistentie geconstateerd. Zo zijn er bij pluimvee erfelijke resistentieverschillen gevonden voor tekorten in de voeding aan aneurine, riboflavine, cobalamine, vitamine E en Mangaan; voor het optreden van hoge omgevingstemperaturen; voor infectie met darmparasieten als *Eimeria tenella*; voor infecties met bacteriën als *Salmonella pullorum*, *Salmonella gallinarum*, *Haemophilus gallinarum* en *Pasteurella avicida*; voor een gevaarlijke virusinfectie als Pseudo-vogelpest en voor de ziekten van het Leucosecomplex. Niet al deze erfelijke resistenties zijn voor de fokkerij van even veel belang, te meer omdat ze nooit absoluut zijn. Voor ziekten die op het ogenblik door hygiënische- of veterinaire maatregelen afdoende zijn uit te schakelen, zou selectie op resistentie niet economisch zijn, voor andere daarentegen wel. Er zijn frappante voorbeelden bekend geworden van stammen, die op niet of weinig besmette bedrijven topprestaties leveren, maar die bij blootstelling aan ernstige leucoseinfectie inferieur bleken. In deze gevallen schijnt de veronderstelling, door HALDANE geuit, waarheid te bevatten, dat onze selectie in veel gevallen meer is gericht op een variabele reactie op een weinig

variabel milieu, dan op een continu gunstige reactie op een variabel milieu.

Een derde type van interactie houdt in, dat ras A in beide milieus beter is dan ras B, maar dat bij ras A milieu X betere resultaten geeft dan milieu Y, terwijl bij ras B het omgekeerde het geval is. Een dergelijke interactie heeft meer betekenis voor de keuze van het meest geschikte milieu voor een bepaald ras, dan voor de richting van de selectie of de omstandigheden waaronder we selecteren.

Het vierde type van interactie door HALDANE omschreven houdt in, dat ras A in milieu X beter resultaat geeft dan ras B, terwijl in milieu Y de situatie omgekeerd is; voorts dat bij ras A milieu X beter resultaat geeft dan milieu Y, maar bij ras B milieu Y dat van X overtreft. In dit geval is dus ieder ras aangepast aan een bepaald milieu. Dergelijke aanpassingen zullen we binnen onze grenzen niet veel aantreffen, maar in wijder verband behoren ze toch zeker tot de mogelijkheden waarmee ernstig rekening dient te worden gehouden.

Deze verschillende mogelijkheden van interacties nemen, zoals door HALDANE werd uiteengezet, snel toe, wanneer men niet slechts met twee rassen en twee milieus werkt, maar het aantal rassen of het aantal milieus of beide vergroot. In dit verband is de term ras slechts bij wijze van voorbeeld gebruikt. Het zelfde geldt als men ras vervangt door stam, genotype of wat dan ook. Op deze mogelijkheden van interacties verder in te gaan, valt buiten het bestek van deze uiteenzetting.

Een belangrijk aspect van de interacties die tussen genotype en milieu kunnen optreden, betreft hun betekenis voor de keuze van het milieu waarin we onze selectie willen doorvoeren. Daarbij kunnen we aan het vraagstuk twee kanten onderscheiden.

In de eerste plaats betreft dit het niveau waarop zich het milieu bevinden moet. De praktijk leert, dat heel dikwijls op fokbedrijven de milieuomstandigheden gunstiger zijn dan op gewone bedrijven. Is dit nu een situatie die gewenst is? In de discussies die hierover worden gevoerd en die, dit moet worden opgemerkt, vrijwel niet kunnen steunen op experimentele ervaring, kan men drie verschillende standpunten onderkennen.

Als eerste kan genoemd worden de stelling, dat de optimale genotypische produktie-eigenschappen slechts tot uiting kunnen komen in het fenotype, wanneer het milieu optimale voorwaarden voor deze produktie verschaft. Als dit juist is, dan zou men dus op produktie moeten selecteren in een zo gunstig mogelijk milieu, omdat pas dan de beste genotypen de gelegenheid krijgen zich te manifesteren.

De tweede stelling staat hier diametraal tegenover. Zij houdt in, dat in een ongunstig milieu de genotypische verschillen het best tot uiting zullen komen en dat dieren, die in een ongunstig milieu de beste produkties leveren, dit ook in een gunstig milieu zullen doen,

maar dan met minder verschil met de slechtere genotypen, die in het ideale milieu hun zwakke zijden niet zullen vertonen.

Als derde en tussenweg heeft men de stelling, dat men de beste resultaten van de selectie kan verwachten, wanneer men de dieren onder selectie houdt in het milieu waarin ze in de praktijk worden gehouden, omdat men dan selecteert op de genotypen die in de praktijkomstandigheden de beste resultaten zullen geven.

Hoewel de laatste stelling misschien het meest plausibel klinkt, hebben ook de beide andere een logische gedachtengang, die men niet zonder meer op zij kan schuiven. Het experiment moet hier de gegevens verschaffen voor de juistheid van één of misschien zelfs van alle drie de stellingen, want het is zeer wel denkbaar, dat onder bepaalde voorwaarden nu eens de ene, dan weer de andere juist zal blijken. Helaas is de experimentele ervaring op dit gebied nog zeer beknopt. Proeven van FALCONER met muizen, schijnen steun te verlenen aan de derde stelling. Hij selecteerde een groep muizen van gemengde herkomst op groei, waarbij één groep werd geselecteerd onder omstandigheden van onbeperkte voeding, een tweede groep op voer van gelijke samenstelling, maar gerantsoeneerd. Bij omwisseling van de rantsoenen, die telkens na enige generaties werd toegepast, om na te gaan hoe elke groep zich zou gedragen op het voerregime van de ander, bleek dat elke groep op zijn eigen rantsoen betere resultaten gaf dan de andere groep op het voor hem vreemde rantsoen. De op beperkt rantsoen geselecteerde groep bleef op onbeperkt rantsoen slechts weinig achter in groei bij de op dat onbeperkte voer geselecteerde groep. In de resultaten van FALCONER kunnen we eigenlijk argumenten voor alle drie stellingen vinden.

Voor de derde stelling pleit, dat voor beide groepen selectie op het eigen voerregime het meest effectief was. We kunnen echter ook constateren, dat de optimale groei werd verkregen bij de groep die op het onbeperkte voer werd geselecteerd. Dit pleit dus voor de eerste stelling en men zou er argumenten uit kunnen putten, om de praktijkomstandigheden op te trekken tot het niveau van de selectiebedrijven in plaats van de laatste aan te passen aan de praktijkomstandigheden. Voor de tweede stelling pleit ten slotte, dat de selectie op beperkt rantsoen weinig minder effectief was dan op het onbeperkte rantsoen, terwijl daarentegen de op volledig rantsoen geselecteerde stam op het beperkte rantsoen sterk achter bleef.

Met kippen werden proeven op dit gebied gedaan door GUTTERIDGE en O'NEIL. Zij fokten drie stammen Gestreepte Plymouth Rocks, elk onder andere klimaatsomstandigheden, die we in afdalende volgorde van gunstigheid als volgt kunnen rangschikken:

- A. vochtig, met zachte winters en koele zomers,
- B. met warme zomers en zachte winters,
- C. met koude winters en hete zomers.

Elk der drie stammen werd op alle drie plaatsen ter vergelijking

gehouden. Daarbij bleek, dat de groei van de kuikens in de eerste groeiperiode het beste was in klimaat B, daarna in C en het minst in A. Wat dit betreft was de volgorde dus wat anders, dan men op grond van de behoeften van het volwassen pluimvee zou stellen. Merkwaardig was, dat bij de stammen de groeivolgorde precies omgekeerd was, zodat de stam gefokt in het klimaat dat de minste groei gaf in de eerste groeiperiode, gemiddeld in alle drie de milieus samen juist de snelste groei vertoonde. Dit is een uitkomst die zou pleiten voor selectie onder minder gunstige omstandigheden. Bij de volwassen dieren, waren de resultaten niet voor alle kenmerken dezelfde. Wat plaats betreft, waren de resultaten in grote trekken overeenkomstig de boven aangegeven verwachting wat de volgorde van de klimaten betreft. Het klimaat, dat naar men zou verwachten het gunstigst moest zijn, gaf inderdaad de beste resultaten bij de drie stammen gemiddeld, wat betreft eigewicht, lichaamsgewicht en sterftepercentage. Het als het minst gunstig beschouwde klimaat, gaf inderdaad de minste resultaten bij eiproduktie, lichaamsgewicht en sterftepercentage.

Wat de volgorde van de geselecteerde groepen betreft, waren de resultaten zeer wisselend. Wat betreft de sterfte, gaven de stammen slechter resultaten, naarmate ze in gunstiger milieu waren geselecteerd. Hier bleek dus een ongunstig milieu bij de selectie, de resistentieverschillen het best naar voren te brengen. Wat de eiproduktie en het eigewicht betreft bleek, dat de groep die in het gunstigste milieu was geselecteerd, gemiddeld de slechtste resultaten gaf, terwijl voor lichaamsgewicht selectie in het slechtste klimaat gemiddeld tot de hoogste gewichten voerde. Slechts voor leeftijd bij het begin van de leg bleek, dat de stamvolgorde naar resultaten overeen kwam met de theoretische volgorde naar gunstigheid van de klimaten, maar hier bleek nu de werkelijke volgorde der milieus vrijwel tegengesteld aan de theoretische. Uit één en ander blijkt wel, dat het niet eenvoudig is, om tot een onaanvechtbare uitspraak te komen wat betreft het niveau van het milieu waarin we willen gaan selecteren. Er zal op dit gebied nog veel meer onderzoek nodig zijn.

Een vraagpunt waaromtrent nog minder positiefs is te zeggen, is de keuze van het milieu wat betreft de variabiliteit. De door selectie te verkrijgen vooruitgang is recht evenredig met de erfelijkheidsgraad van het kenmerk onder selectie. Deze erfelijkheidsgraad is hoger, naarmate de milieuvariantie geringer is. Men zou dus kunnen stellen, dat door rigoureuze vermindering van deze milieuvariantie, de erfelijkheidsgraad van het kenmerk en daarmee de bij selectie te bereiken vooruitgang zou kunnen worden vergroot. We mogen ons echter met reden afvragen of de zaak wel zo eenvoudig voorgesteld mag worden. Het is zeker niet uitgesloten te achten, dat bij het vereffenen van alle milieuverschillen, verschillende genotypische verschillen zich niet meer zullen kunnen manifesteren en

in dat geval zou met de milieuvariantie ook het aandeel van de genotypische verschillen in de fenotypische variantie terug lopen, zodat over het veranderen van de erfelijkheidsgraad niets met zekerheid te voorspellen valt. Dat een dergelijke interactie tussen milieu en genotype zeer wel tot de mogelijkheden behoort, moge met een enkel voorbeeld worden toegelicht. Bij een onderzoek op het Instituut voor de Pluimveeteelt te Beekbergen werd gevonden, dat selectie op serielengte voor de eiproduktie belangrijk effectiever was, dan selectie op aantal eieren. Dit wees er dus op, dat de serielengte naar verhouding weinig door het milieu werd beïnvloed. Bij een recente verlichtingsproef op het zelfde Instituut echter, waarbij de verlichtingsduur werd gestandaardiseerd op een 26 uren dag met afwisselend 14 uur licht en 12 uur duisternis, bleek dat door deze ingreep de serielengte sterk kon worden beïnvloed. Deze werd namelijk van betekenis vergroot, hetgeen gepaard ging met kenmerkende veranderingen in de tijdsopvolging van de eieren in de serie. Daarentegen bleek deze ingreep op het aantal gelegde eieren weinig of geen invloed te hebben. Hoewel bij deze proef de erfelijkheidsgraad van de desbetreffende kenmerken niet kon worden bepaald, bleek er toch uit dat een eigenschap die onder normale variërende verlichtingsomstandigheden zoals deze in de loop van het legjaar bij gewoon daglicht voorkomen, weinig milieuvariantie vertoonde, onder bepaalde omstandigheden sterk door het milieu kon worden beïnvloed, een invloed tevens waartegen een kenmerk als aantal eieren dat normaal een grote milieuvariantie vertoont een vrij grote resistentie vertoonde. Dergelijke ervaringen manen tot de uiterste voorzichtigheid in het formuleren van stellingen omtrent de invloed van het milieu op de effectiviteit van selectiemethoden. Experimentele ervaringen hieromtrent ontbreken nog geheel en hier ligt dus nog een groot terrein van onderzoek geheel ongerept.

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

Mijne Heren Leden van het Bestuur van de Landbouwhogeschool,

Voor het in mij gestelde vertrouwen, waarvan U hebt blijk gegeven door mij voor benoeming in deze functie voor te dragen, ben ik U zeer erkentelijk. Het feit, dat mij daarbij is toegezegd, dat speciale voorzieningen zullen worden getroffen ten dienste van het onderwijs en het fundamentele onderzoek op het gebied van de pluimveeteelt, stemt mij tot grote dankbaarheid. Ik ben er mij van bewust, dat voor de verwezenlijking van deze voorzieningen nog moeilijkheden op velerlei gebied zullen moeten worden overwonnen. Het begrip en de steun, die ik hierin Uwerzijds mocht ontmoeten.

ten, doen mij wat dit betreft de toekomst met vertrouwen tegemoet zien. De mij toevertrouwde verantwoordelijke taak zal ik naar beste krachten vervullen.

Dames en Heren Hoogleraren, Lectoren en Docenten,

Dat zo velen, aan wie ik mijn vorming aan de Landbouwhogeschool te danken heb, thans niet meer in ons midden kunnen zijn, vervult mij met een zekere weemoed. Temeer gevoel ik daardoor behoefte, mijn dankbaarheid te uiten, voor de hartelijke wijze, waarop U mij in Uw midden hebt opgenomen.

Hooggeleerde Brouwer,

De tijd die ik bij U als assistent heb mogen werken, is van bijzondere waarde geweest, voor mijn latere onderzoektaak en zal mij bij deze nieuwe taak op het gebied van het onderwijs opnieuw van veel nut zijn. Hoewel in de loop der jaren mijn werkterrein zich verder van het Uwe heeft verwijderd, blijven er nog vele aanrakingspunten over. Het verheugt mij bijzonder, thans opnieuw met U in contact te komen.

Hooggeleerde De Jong,

De aanrakingspunten tussen de teelt van het grote vee en die van het pluimvee zijn vele, al kunnen vooral ook om bedrijfseconomische redenen, de te volgen wegen voor beide veelal niet dezelfde zijn. Zo iets, dan is het juist de noodzaak, zich van deze bedrijfs-economische bindingen voortdurend bewust te blijven, die een belangengemeenschap tussen deze beide gebieden van wetenschap vormt. Uw kritische geest en rechtlijnige denkwijze zullen mij een voortdurende aansporing zijn, het contact met deze grondslagen niet uit het oog te verliezen.

Hooggeleerde Stegenga,

Het nog kortstondige contact, dat ik als gast in Uw afdeling met U mocht hebben, heeft mij er van overtuigd, dat van Uw kant de meest prettige samenwerking tot stand zal komen. Naarmate de voorbereidingen voor mijn nieuwe taak bij onderwijs en onderzoek mij daartoe de gelegenheid zullen geven, hoop ik ook mijnerzijds tot een goede werkgemeenschap naar beste vermogen bij te dragen.

Hooggeleerde Prakken,

In de afgelopen jaren mocht ik reeds op de meest aangename wijze met U en Uw medewerkers samen werken. Het reeds samen begonnen onderzoek, zal naar ik hoop in de naaste toekomst tot een goed

einde gebracht kunnen worden. Naar ik hoop zal er ook verder een nauwe samenwerking met U blijven bestaan.

Hooggeleerde Kuiper, Hoogedelgestrengte Justesen,

De wiskundige problemen die zich bij het fokkerijonderzoek voordoen, zullen mij in de toekomst stellig vele malen nopen, een beroep op Uw medewerking te doen. Dat deze contacten niet uitsluitend mij tot voordeel zullen strekken is mijn oprechte wens.

Hoogedelgestrengte Iwema,

Ons beider werk op het gebied van het onderwijs, zal een voortdurende samenwerking meebrengen. De voorkomende wijze waarop U deze samenwerking hebt ingeleid en waarop U mij hebt geholpen mijn weg te vinden in de nieuwe werkgemeenschap, heeft mij bijzonder getroffen.

Hoogedelgestrengte Ubbels,

Van de negentien jaren die sinds mijn afstuderen zijn verlopen, heb ik er zestien als een van Uw naaste medewerkers onder Uw leiding mogen werken. Mijn specialisatie op het gebied van de pluimveeteelt is geheel onder Uw hoede tot stand gekomen. Ik beschouw het daarom als een voorrecht, Uw taak bij het Hoger Onderwijs in de Pluimveeteelt te mogen overnemen. Het verheugt mij daarbij bijzonder, dat dit niet het einde van onze samenwerking zal betekenen, doch dat deze op andere wijze intensief zal worden voortgezet.

Dames en Heren Medewerkers aan het Instituut voor de Pluimveeteelt te Beekbergen,

De prettige wijze, waarop U mij bij mijn werk hebt terzijde gestaan en de toewijding die U daarbij steeds hebt getoond, stemt mij tot grote dankbaarheid. Het verheugt mij, ook in de toekomst met U in regelmatig contact te kunnen blijven.

Dames en Heren Studenten,

Het eigen karakter van de pluimveeteelt noodzaakt tot een afzonderlijke behandeling in het veeeltonderwijs van vele facetten van deze zo belangrijke bedrijfstak. Het zal mijn streven zijn, daarbij zo veel mogelijk de mogelijkheden te gebruiken, die de ontwikkeling van het kritisch denken in zich houdt, om U de noodzakelijke leerstof eigen te maken en U aldus te wapenen voor de problemen, waarvoor U, eenmaal afgestudeerd zijnde, gesteld zult worden. De wetenschap, dat de maatschappij meer en meer academisch gevormde pluimveeteeltdeskundigen vraagt, moge U verzoenen met

de uitbreiding van de leerstof op dit gebied en de daarmee gepaard gaande verzwaring van het studieprogramma. U kunt er van overtuigd zijn, dat ik ook buiten de college-uren, U naar beste vermogen bij Uw studie ter zijde zal staan en ik hoop, dat U niet zult aarzelen, waar nodig, een beroep op mij te doen. Dat de mogelijkheden om door praktisch onderricht de stof voor U meer levend en mede daardoor gemakkelijker opneembaar te maken, spoedig aanwezig zullen zijn, is mijn oprechte wens.

Ik heb gezegd.