

**HET KAN VERKEREN MET ADAPTEREN.**

Bas Kemp



**WAGENINGEN UNIVERSITEIT**

Inaugurele rede uitgesproken door prof.dr.ir. B. Kemp op  
16 november 2000, in de Aula van Wageningen  
Universiteit en Research Centrum.

## HET KAN VERKEREN MET ADAPTEREN

Meneer de Rector, leden van de Raad van Bestuur, dames en heren,

Dank U wel dat u hierheen bent gekomen om mijn inaugurele rede te beluisteren.

De meest gehoorde vraag sinds mijn nieuwe aanstelling is: Wat is dat eigenlijk, "Adaptatiefysiologie"? Dit is niet geheel verwonderlijk daar het een nieuwe leerstoel betreft die bij mijn weten niet op andere universiteiten bestaat. Ik wil dan ook van deze feestelijke gelegenheid gebruik maken om mijn visie te presenteren over wat adaptatiefysiologie is, wat deze leerstoel moet betekenen voor de dierhouderij en de dierwetenschappen en wat dat betekent voor onderwijs en wetenschapsbeoefening door de leerstoelgroep.

Kort gezegd bestudeert de adaptatiefysiologie de fysiologische processen welke een dier in staat stellen zich aan te passen aan de voortdurend veranderende omgeving.

De omgeving, of ook wel genoemd het milieu of habitat, is iets dat in de tijd continu aan verandering onderhevig is en dieren zijn toegerust met een set van regelsystemen die het dier of de diersoort in staat stelt om ondanks deze veranderingen te overleven en zich voort te planten, waardoor de genen die het dier draagt succesvol kunnen voortbestaan. Door de fysiologische reactie van een dier in een veranderende omgeving te bestuderen, leren we hoe een dier adapteert en welke omgevingsfactoren het dier nopen tot aanpassing.

### **Adaptatie op populatie- en op dierniveau**

In principe is adaptatie te verdelen in twee vrij arbitraire categorieën namelijk: adaptatie op populatieniveau en

adaptatie op individueel niveau.

De adaptatie op populatieniveau heeft meer betrekking op de overleving van de soort dan van het individu en wordt gerealiseerd door voortplanting. De voortdurende recombinitie van genen van verschillende ouders en daarbij optredende mutaties zorgen ervoor dat er een soort bestaat met een relatief grote variatie in aanpassingsmogelijkheden, waardoor er bij veranderingen in het milieu altijd wel enkele individuen zullen zijn die de mogelijkheid hebben zich aan sterk veranderende milieuomstandigheden aan te passen en zo te overleven en weer voort te planten. Een klassiek voorbeeld hiervan is de berkenmot, beschreven door Kettlewell in 1956. Deze mot komt voor in twee kleurvariëteiten: een witgrijs gevlekte en een zwarte vorm. De witgrijs gevlekte mot is goed gecamoufleerd op met korstmos bedekte bomen. De zwarte vorm is goed gecamoufleerd op met roetbedekte bomen. Kettlewell toonde aan dat in gebieden in het Verenigd Koninkrijk waar bomen waren beroet door roet en dampen van de sterk groeiende industrie, een sterke reductie van de grijs-witte mot optrad en de zwarte mot sterk in aantal toenam tengevolge van selectieve predatie door vogels. Voor 1850 was in bosgebieden rond Manchester minder dan 1% van de motten zwart, terwijl rond 1895 95% van de motten zwart was. Dit is dus een uitgesproken voorbeeld van adaptatie van een soort aan de veranderende omgeving die mogelijk is dankzij de bestaande genetische variatie. Deze adaptatie op populatieniveau is natuurlijk een fascinerend onderzoeksterrein, maar niet direct een veld waar we als adaptatiefysiologen induiken.

### **Adaptatie van het dier op korte en lange termijn**

Adaptatie van het individu is gericht op het overleven van

het individu zelf en bestaat uit kortere en langere termijn adaptatiereacties die tot doel hebben de homeostase in het dier te handhaven ondanks veranderingen in het milieu. De dynamiek van de fysiologie onder invloed van de omgeving, is een specifiek studieobject voor adaptatiefysiologen. Korte termijn adaptatiereacties zijn vaak een acute respons op veranderingen in de omgeving, terwijl lange termijn adaptatieresponsen worden ontwikkeld als de omgevingsstress langer aanhoudt. Het dier heeft dus een set van acute regelsystemen en meer langdurige regelsystemen paraat om te adapteren aan een veranderende c.q. ongunstige omgeving. Het duidelijkst is dit te illustreren aan de hand van thermoregulatorische responsen bij koude. Zo geeft koude bij warmbloedige dieren een acute thermoregulatorische respons die gericht is op het handhaven van de gewenste lichaamstemperatuur. In eerste instantie onderneemt het dier acties om warmteafgifte te minimaliseren en daarna indien nodig acties om de warmteproductie te verhogen. Reductie van warmteafgifte wordt bereikt middels gedrag (b.v. "huddling" bij biggen) en via maximalisatie van isolatie (bijvoorbeeld veren opzetten bij de kip en vasoconstrictie van perifere bloedvaten). Naast deze reductie van warmteafgifte kan ook stimulatie van het energiemetabolisme plaatsvinden hetgeen zorgt voor extra warmteproductie (via bibberen en 'metabole thermogenese'). Indien de koude langere tijd aanhoudt, zijn ook langere termijn adaptatiereacties op koude te zien. Zo kenmerken groeiende varkens die worden opgefokt in koude zich door kortere poten, kleinere oren, meer subcutaan vet en een verhoogd basaal metabolisme (Young et al. 1989). En andere voorbeeld van korte en lange termijn adaptatie, maar dan gedragsfysiologisch gezien, betreft de aangebonden

zeug. Aanbinden van zeugen houdt in dat ze met een korte ketting om nek of borst op hun plaats worden gehouden en zo sterk worden beperkt in hun bewegingsvrijheid. Zeugen die worden aangebonden zullen in eerste instantie reageren met een sterke poging aan dit systeem te ontsnappen. Bij langduriger aanbinden ontwikkelt zich in een aantal dieren een scala aan stereotypieën zoals looskauwen en kettingbijten. De beperking in de mogelijkheden om sociaal gedrag uit te voeren en de sterke beperking van dieren in hun bewegingsvrijheid leidt tot de ontwikkeling van schijnbaar functioneel gedrag. Dit gedrag resulteert in afgifte van endogene opiaten. Deze morfine-achtige stoffen hebben waarschijnlijk een sederend effect op de dieren. Verwonderlijk is dat ondanks deze toch sterke fysiologische reactie op de ongunstige omgeving, andere functies zoals bijvoorbeeld de voortplantingsfunctie nauwelijks geschaad lijken te worden zoals blijkt uit studies van onder andere Soede en Schouten. Hoewel op dit gebied nog veel onderzoek moet worden verricht, lijkt het niet ondenkbaar dat de ontwikkeling van stereotypieën de dieren in staat stellen belangrijke functies voor overleving en voortplanting te handhaven.

Ook voor andere effecten uit het milieu geldt dat het dier in principe is toegerust met een aantal adequate korte en langere termijn reactoren om ondanks wisselende omgevingsfactoren belangrijke setpoints in het lichaam te handhaven. Ziektekiemen vragen om een adequate afweerreactie, en interacties met andere soortgenoten in een groep vragen ook om adequate reacties.

Gezien de continu variërende omgeving en de veelheid van factoren in de omgeving die de homeostase bedreigen, is het dus begrijpelijk dat een dier druk in de weer is met het handhaven van de homeostase. De schijnbare 'steady

state' (homeostase) vergt dus een groot en flexibel aanpassingsvermogen van het dier op korte en langere termijn.

### **De kosten van adaptatie**

Nu gaat er niets voor niets. Adaptatieprocessen zoals deze vragen om bronnen van energie en eiwit en andere nutriënten.

Zo is bijvoorbeeld bekend (dit als toevoeging aan mijn eerdere voorbeeld van de aangebonden zeugen), dat de chronische stress van aanbinden bij zeugen de onderhoudsbehoefte aan energie met 16 % verhoogt. Aangezien de energiekosten voor onderhoudsprocessen bij bijvoorbeeld dragende zeugen meer dan 80% van de totale energiebehoefte van zeugen bedragen, is deze toegenomen behoefte voor onderhoud dus aanzienlijk.

Ook is de afgelopen jaren voor verschillende diersoorten in kaart gebracht wat de energiekosten zijn van een thermoregulatorische respons. Als voorbeeld noem ik weer even de zeug. Een dragende zeug die individueel is gehuisvest, heeft een onderste kritieke omgevingstemperatuur van ongeveer 18 graden Celcius. Dat houdt in dat het dier beneden deze temperatuur extra warmte moet gaan produceren om haar lichaamstemperatuur op het setpoint van ongeveer 38 graden Celcius te houden. Indien deze zeug bij 8 graden Celcius zou zijn gehuisvest stijgt de energiebehoefte voor onderhoud met ongeveer 40%. De onderste kritieke temperatuur en ook de extra warmteproductie die noodzakelijk is voor compensatie van lagere temperaturen, zijn afhankelijk van huisvestingssystemen, lichaamsconditie en mate van adaptatie aan een koude omgeving van het dier. Zo verlagen groepshuisvesting en systemen met stro als vloerbedekking de energetische kosten voor thermoregulatie aanzienlijk.

Over de nutriëntkosten van een immunologische respons is veel minder bekend.

In een recent overzichtsartikel postuleert Klasing (1998) dat de nutritionele kosten van een goed immuunsysteem relatief laag zijn in vergelijking tot de kosten voor bijvoorbeeld groei of eiproductie. Hij schat de cumulatieve massa van cellen en moleculen betrokken bij het immuunsysteem op minder dan 5% van de totale lichaamsmassa en leukocyten-activatie gedurende een immunologische 'challenge' zou minder dan 1% toename van het lichaamsgewicht van een groeiend dier betekenen. Deze toename van lichaamsgewicht wordt veroorzaakt door eiwitsynthese voor antilichamen en leucocyten. Men moet zich echter wel realiseren dat we ondanks de kwantitatief bescheiden bijdrage van immuuncellen aan de totale lichaamsmassa, te maken hebben met sterk energievragende cellen. Gebaseerd op in vitro zuurstof opnamesnelheid van cellen is door Newsholme en Newsholme (1989) berekend dat de ATP turnover van macrofagen 10 keer per minuut is hetgeen vrijwel vergelijkbaar is met een maximaal functionerende hartspier.

Toch lijken onze eigen studies te laten zien dat activering van het immuunsysteem in termen van veranderende eiwit- en energiebehoefte beperkt is. Verschillende onderzoeken met varkens (van Diemen, 1995; Gentry, 1997 en Sijben 1998) laten zien dat het eenmalig induceren van een immunologische challenge niet leidt tot een meetbare verhoging van de energiekosten voor onderhoud.

Wel moeten we ons realiseren dat in tegenstelling tot de directe kosten, de indirecte kosten van het ontwikkelen van een antigeengeïnduceerde immuunrespons aanzienlijk kunnen zijn. Indirecte kosten zijn kosten van reparatie van door antigeen beschadigd weefsel, koorts en anorexia.

Lochmiller en Deerenberg (2000) lieten op basis van literatuurgegevens bij diverse diersoorten en de mens zien dat de energiebehoefte bij een serieuze infectie met 10 tot 57 % toenam. In onze eigen studies leidden de immunologische challenges niet tot koorts of anorexia.

De nutritionele kosten van de verdediging tegen pathogenen hangen blijkbaar sterk af van de virulentie van het betreffende pathogeen en de immunocompetentie van de gastheer.

### **Reallocatie**

Naast adaptatieprocessen die het dier in staat stellen te overleven in een variabele omgeving zijn er ook productieprocessen die het dier in staat moeten stellen te groeien tot volwassenheid, te reproduceren en nakomelingen te verzorgen. Dit zijn processen zoals de groei bij jonge dieren en melk- of eierproductie bij oudere dieren. Wat we ons moeten realiseren is dat ook deze processen energie en eiwit kosten. Het produceren van eiwit en vet voor deze processen kost ongeveer 57 kJ metabolische energie per gram geproduceerd product en bij groeiende en lacterende dieren wordt vaak zo'n tweederde deel van de opgenomen metaboliseerbare energie gebruikt voor deze processen.

Deze groei en productie zijn belangrijk voor het voortbestaan van de soort, dus evolutionair gezien belangrijk. Dit blijkt ook uit het feit dat, indien groeiende dieren sterk in nutriëntopname worden beperkt, de eiwitaanzet (en daarmee de groei) vaak relatief hoog blijft. In melkgevende dieren wordt bij sterke voerrestrictie de melkproductie (zeker vroeg in de lactatie) behoorlijk op peil gehouden wat gepaard gaat met een aanzienlijke afbraak van lichaamseiwit en vet.

Dus naast het druk in de weer zijn met handhaven van de



homeostase in de continu variërende omgeving heeft het dier ook nog een aantal productieprioriteiten waarvoor aandacht en nutriënten gevraagd worden.

In 1993 presenteerde Beilhartz zijn 'resource allocation' theorie waarin hij bovengenoemde processen als afzonderlijke fitness kenmerken definieerde (A, B, C etc.). Van elk fitness kenmerk werd verondersteld dat deze een bepaalde hoeveelheid metabole 'resources' nodig heeft (a,b,c,..). De totale hoeveelheid beschikbare metabole resources werd gedefinieerd als R en is afkomstig uit voer of lichaamsreserves welke in het verleden zijn opgebouwd. Resources gealloceerd voor de ene functie kunnen niet worden besteed aan een andere functie. Zo kunnen bijvoorbeeld resources besteed aan groei niet meer worden besteed aan bijvoorbeeld een thermoregulatorische reactie.

De functie zie er als volgt uit:

$$R=(k_a \times A) + (k_b \times B) + (k_c \times C) + \dots,$$

waarbij A,B,C de fitness kenmerken representeren zoals bijvoorbeeld groei, lactatie en reproductie maar ook thermoregulatie, activiteit, immuunreacties en stress reacties etc.  $k_a$ ,  $k_b$ ,  $k_c$ , representeren de efficiëntie waarmee resources worden benut voor een bepaald fitness kenmerk. Deze functie heeft grote consequenties. In principe kan een dier als een bepaald fitness kenmerk veel aandacht vraagt de opname van resources verhogen en zo blijven de fitness kenmerken relatief onafhankelijk van elkaar adequaat verzorgd. Indien echter de resources beperkt zijn zullen de fitness kenmerken onderling in competitie moeten gaan en zal het dier prioriteiten moeten stellen en dus keuzes moeten maken ten aanzien van de prioritering

van zijn nutriëntbesteding aan kenmerken om in homeostase te blijven. We noemen dat ook wel 'trade offs' of reallocatie.

Van Dam et al. (1996) voerden een onderzoek uit met West-Afrikaanse dwerggeiten die werden geïnfecteerd met de parasiet *Trypanosa vivax*. De infectie leidde tot een verlaagde voeropname en koorts. De resources waren dus beperkt en de onderhoudsbehoefte was ten gevolge van de infectie sterk gestegen. Zij toonden aan dat geïnfecteerde dieren een langere periode van de dag liggen en op deze manier een significante besparing in hun activiteitgebonden warmteproductie realiseren. Het is maar zeer de vraag of dieren dit bewust of onbewust deden maar het is wel een voorbeeld van een slimme 'trade off' die op de korte termijn een goede strategie lijkt om te besparen op activiteit ten bate van kosten voor de immuunrespons. In het onderzoek waaraan ik eerder refereerde en waarin geconcludeerd werd dat de onderhoudsbehoefte niet veranderde tengevolge van een immunologische challenge, werd ook gezien dat er een reallocatie optrad van energie. In een aantal onderzoeken kon worden aangetoond dat dieren die waren geïnfecteerd minder activiteit vertoonden. Dieren zullen niet altijd in staat zijn tot het leveren van dergelijke slimme 'trade off's'. Met name als dieren aan meerdere adaptatieprocessen tegelijkertijd aandacht moeten besteden en de resources beperkt zijn is het de vraag of adaptatie altijd succesvol zal zijn. In dit scenario zou de adaptieve capaciteit wel eens geschaad kunnen worden, met name als de omgeving vraagt om adaptatie aan meerdere fitness kenmerken (bv koude en ziekte tegelijkertijd). Verhagen et al. (1987) infecteerden mestvarkens die al dan niet waren geadapteerd aan een klimaatstress met

*Actinobacillus pleuropneumoniae*. De controlegroep werd gehuisvest bij een constante temperatuur van 25 graden Celsius terwijl bij de klimaatstress groep 's nachts de temperatuur werd verlaagd naar 15 graden Celsius en er tocht werd opgewekt. Verhagen voerde een tweetal experimenten uit. In het eerste experiment viel het infecteren van beide groepen samen met de start van de koudestress en bij het tweede experiment konden de dieren 12 dagen adapteren aan de klimaatstressor voordat zij werden geïnfecteerd.

In het eerste experiment waarbij de dieren in de behandelingsgroep dus met twee stressoren tegelijk moesten omgaan (de klimaatstress en de infectie) bleek dat er in de koudestress groep meer mortaliteit was, de koortsreactie later op gang kwam en de antilichaam titers sterker verhoogd waren. In het tweede experiment waar dieren eerst konden adapteren aan de klimaatstress waren er geen verschillen tussen de groepen. Nu zijn het twee separate experimenten en dus is het trekken van harde conclusies toch wel wat gevaarlijk maar het lijkt er op dat adaptatie aan meerdere fitnessparameters tegelijkertijd toch afwijkende fysiologische responsen geeft. In het verleden is bij het bestuderen van effecten van omgeving op bepaalde fitness kenmerken altijd uitgegaan van een dier in homeostase met zijn omgeving. Het effect van één stressfactor wordt dan bestudeerd. Op basis van experimenten als van Verhagen lijkt het echter nuttig om adaptatieresponsen onder meerdere omgevingsbelastingen tegelijkertijd in kaart te gaan brengen. Dit komt meer overeen met het echte leven.

Het adaptatievermogen van dieren aan een variabele omgeving kan met name in de knel komen als resources beperkt zijn en de behoefte aan resources voor één of

meerdere fitness kenmerken sterk stijgt. Je zou je kunnen voorstellen dat een dier in dergelijke situaties er in ieder geval ervoor kiest om qua reallocatie te besparen op veel resources vragende processen en de relatief weinig resources vragende processen ongemoeid laat. Zo blijven dan in ieder geval een aantal 'goedkope' processen ongemoeid. Dit lijkt echter niet te gebeuren. Ook fitness processen die maar weinig energie kosten lijken te worden beperkt door limitering van resources. De productie van sperma door beren is een proces dat ongeveer 275 kJ metaboliseerbare energie kost en 4 gram eiwit per dag. Dit is minder dan 1% van de totale energiekosten voor onderhoud, groei en reproductie van dergelijke beren. Bij een sterke verlaging van de voergift daalt echter de sperma output sterk (zo'n 30%). Zoals eerder in het betoog al aangegeven lijken de kosten van het immunologische afweersysteem ook niet erg hoog en ook hier zien we weer dat in situaties van metabole stress het immuunsysteem negatief beïnvloed lijkt te worden. Bij runderen vroeg in de lactatie is de energiebalans negatief hetgeen ondermeer tot uiting komt in hogere ketonlichaam-concentraties in het bloed. Hoge ketonlichaam-concentraties blijken zowel in vivo als in vitro gerelateerd met een verlaagd chemotactisch functioneren van leukocyten. Dieren zullen dus bij een beperking van de resources niet alleen besparen op veel energievragende fitness kenmerken maar ook op weinig energie vragende fitnesskenmerken. Het dier lijkt voor bijna al haar fitness kenmerken op het scherpst van de snede te gaan werken. Dit maakt het risico voor ontsporingen in het adaptief functioneren van dieren veel groter.

### **Reallocatie in onze productiedieren**

Het bestuderen van 'trade off' ofwel adaptatieprocessen is

zeer relevant bij onze moderne productiedieren. De dieren zijn zeer succesvol geselecteerd op kenmerken die ook voor het dier als belangrijke fitness kenmerken worden beschouwd, zoals melkproductie, eiproductie en groei en ontwikkeling. Ten gevolge van selectie stijgt de gemiddelde melkproductie van een melkkoe met 130 kg per jaar en de productie van biggen stijgt bij de zeug met 0.4 big per zeug per jaar. Het moge duidelijk zijn dat de ontwikkelingen enorm zijn en er zijn nog geen aanwijzingen dat wat deze kenmerken betreft de selectieplafonds bereikt zijn.

Daarnaast heeft er een behoorlijke selectie plaats gevonden op efficiëntie hetgeen betekent dat resources beschikbaar voor andere processen beperkter zijn dan vroeger.

Luiting (1991) liet zien dat de hoeveelheid voer nodig om een kg eieren te produceren vanaf 1967 tot 1988 daalde met ongeveer 550 gram tot een niveau van 2.25 kg.

Dieren zijn in die tijd dus een stuk efficiënter geworden tengevolge van een continue selectie. Ook heeft de selectie op efficiëntie geleid tot dieren die minder metabole reserves hebben, met name in termen van lichaamsvet. Volgens Knap (2000) was de volwassen vet:eiwit verhouding van een varken in 1965 ongeveer 5:1 terwijl de huidige varkens een ratio hebben van ongeveer 1. De volwassen eiwitmassa van een dier is door de jaren heen gelijk gebleven. Er zijn ook aanwijzingen dat de voeropnamecapaciteit van dieren is afgenomen ten gevolge van een continue selectie op efficiëntie hetgeen de flexibiliteit om extra resources aan te wenden in tijden van nood waarschijnlijk ook behoorlijk heeft beperkt. De huidige landbouwhuisdieren zijn door hun sterke selectie op productiviteit én efficiëntie ware metabole atleten geworden (Elsasser et al. 1999). Al met al zullen moderne productiedieren dus vaak voor de vraag komen te zitten: waar besteed ik in deze continu variëren-

Indien de milieu omstandigheden gunstig zijn, d.w.z. voldoende resources en de omgeving voldoende gecontroleerd waardoor andere fitness parameters weinig worden aangesproken, kan eenzijdige selectie op productie lang goed gaan. Daar hebben we ons ook lang op gericht. Huisvesting, voeding en verzorging zijn zo veel mogelijk geoptimaliseerd om het genetisch potentieel in termen van productie tot uiting te laten komen. Optimalisatie van klimaat, goede hygiëne, vaccinatie, voer met antibiotica zijn allemaal maatregelen, gericht op een minimalisatie van de noodzakelijkheid tot adaptatie. Op zich een goede strategie om efficiëntie van productie van dierlijk eiwit te optimaliseren. Uit dat oogpunt blijft optimalisatie van huisvesting en verzorging natuurlijk een belangrijk aspect in de dierwetenschappen. Het is echter ook zo dat neven-effecten van deze productiewijze gevonden worden in restrictie van bewegingsvrijheid van dieren en een soms onnatuurlijke manier van huisvesten van dieren. De consument vraagt op dit moment echter om een meer natuurlijke manier van huisvesten van dieren en antibiotica in voeders zijn ook niet meer gewenst. Zeugen in groepshuisvesting en kippen uit de batterij zijn duidelijke wensen van de consument. Het spanningsveld tussen een efficiënte en beheersbare productie en consumenteseisen wordt misschien wel aardig geïllustreerd door het feit dat de eieren van batterijkippen kort na introductie van de batterij 'gezondheidseieren' werden genoemd. Dit vanwege de meer hygiënische omstandigheden waaronder deze eieren geproduceerd konden worden, terwijl er uit ethologisch oogpunt genoeg argumenten zijn te vinden om kippen niet op batterijen te houden. De ontwikkeling van meer welzijnsvriendelijke huisvesting zal ontegenzeggelijk betekenen dat de omgeving van het dier variabeler wordt en dat we dus

in toenemende mate aan dieren zullen moeten vragen een beroep te doen op hun adaptatievermogen. De vraag is dus om een robuust dier dat goed met een variërende omgeving om kan gaan.

Robuuste dieren moeten hun resources makkelijker kunnen aanwenden voor andere processen dan productie. Knap en Luiting (1999) redeneerden dat dieren die zeer efficiënt zijn en dus een lage onderhoudsbehoefte hebben hun flexibiliteit om adequaat te adapteren op ongunstige omgevingscondities zouden hebben verloren.

In 1991 introduceerde Ella Luiting het concept van residuele voeropname. Residuele voeropname van een dier wordt berekend door de voeropname te corrigeren voor het metabole gewicht van het dier, de eiproductie en de lichaamsgroei. De variatie die niet verklaard kan worden door deze drie factoren is behoorlijk groot. Vervolgens heeft ze kippen gefokt met een hoge en met een lage residuele voeropname. Uit nadere metabole studies bleek het verschil in residuele voeropname met name verklaard te kunnen worden door verschillen in onderhoudsbehoefte. Relatief inefficiënte dieren (een hoge residuele voeropname) bleken meer energie te besteden aan activiteit en hadden een iets slechtere bevedering. Daarnaast bleken er nog onverklaarde kosten voor onderhoud over te blijven. Theoretisch zou men zeggen dat dieren met een hoge residuele voeropname meer resources beschikbaar hebben voor adaptatieprocessen. Het zou dan ook interessant zijn om dergelijke selectielijnen in een uitdagende omgeving te plaatsten waarin hun adaptatievermogen wordt beproefd. Dergelijke experimenten zijn echter nog niet uitgevoerd en helaas bestaan deze geselecteerde kippenlijnen ook niet meer. Anekdotisch is wel dat bij het plaatsen van deze dieren in klimaat respiratiekamers voor metabolisme-

onderzoek, werd geconstateerd dat met name de dieren met een lage residuele voeropname stopten met de legproductie en gingen ruïen.

Het blijft dus nog de vraag of dieren die geselecteerd zijn op een hoge efficiëntie en dus een lage onderhoudsbehoefte echt minder flexibel zijn geworden. Flexibiliteit noodzakelijk om goed te kunnen adapteren is een onderzoeksgebied waar nog weinig studie naar is verricht maar is voor een dier toch heel belangrijk. Er zijn aanwijzingen voor het belang van een flexibel adaptatievermogen van onze moderne hoogproductieve dieren. Proefondervindelijk is er echter nauwelijks bewijs.

Over hoe dieren reageren op één stressor in een constante omgeving weten we aardig wat. Maar de omgeving is complex en hoe een dier zijn prioriteiten stelt in deze complexe omgeving en hoe het dier hierin adapteert en realloceert, daar is weinig van bekend. Zaken als flexibele regulatie van voeropname, mobilisatie en functie van lichaamsreserves in adaptatie en snel en adequaat kunnen reageren op een veranderende omgeving is in dit opzicht van belang en wordt voor de adaptatiefysiologie een belangrijk terrein van onderzoek.

Een andere vraag is wat de kritische punten in zo'n complexe omgeving zijn. Welke interacties tussen omgevingsfactoren zijn niet door het dier te tolereren en drijven het dier buiten de range van zijn adaptatievermogen? Bij onderzoek hiernaar zijn de ernst en de duur van de omgevingsstressor en de interactie met andere omgevingsstressors in de tijd van belang. Kennis hierover levert de bouwstenen aan voor een goede verzorging en huisvesting van landbouwhuisdieren waarbij rekening wordt gehouden met de adaptatiecapaciteit van dieren.

Mogelijk kunnen we ook via fokkerij dieren selecteren die



in staat zijn beter met een flexibele omgeving om te gaan. In plaats van gefixeerde genkenmerken zou gezocht kunnen worden naar gen-regulerende genen en hun rol in adaptatieprocessen.

Daarnaast kunnen we mogelijk via voersamenstelling prioriteitstelling van dieren beïnvloeden. Van den Brand (2000) toonde aan dat het voeren van koolhydraatrijke voeders aan zeugen tijdens de lactatie resulteerde in minder energie output in de melk en dat deze dieren minder lichaamsreserves behoeften te mobiliseren in vergelijking tot zeugen die vetrijke voeders kregen. Uit promotie-onderzoek van Sijben blijkt het mogelijk via verhoudingen en hoeveelheden van meervoudig onverzadigde vetzuren in het dieet de immuunrespons en cytokine-afgifte van kippen te moduleren. Mogelijk kun je ook door de opfok van jonge dieren in een meer variabele omgeving dieren verkrijgen die uiteindelijk als productiedier beter kunnen adapteren aan wat de omgeving vraagt.

Er zijn dus meer dan genoeg vragen te stellen voor adaptatiefysiologen en de adaptatiefysiologie is een fascinerend onderzoeksterrein.

### **Tot besluit**

Dames en heren, ik hoop u duidelijk gemaakt te hebben dat er nog veel te leren is op het gebied van de adaptatiefysiologie en dat het soms kan verkeren met adapteren bij onze moderne landbouwhuisdieren. De adaptatiefysiologie is een uitdagend vakgebied waarin fundamenteel onderzoek antwoorden kan geven op vragen uit de praktijk.

In het licht van wat ik u tijdens deze inauguratie heb beschreven zal het duidelijk zijn geworden dat adaptatiefysiologie een multidisciplinair karakter heeft. Ik prijs me

dan ook gelukkig dat ik binnen de leerstoelgroep een enthousiaste groep medewerkers heb met verschillende disciplinaire achtergronden die bereid zijn zich in te zetten voor de adaptatiefysiologie. Ik prijs me ook gelukkig dat de leerstoel is ingebed in het departement dierwetenschappen. Het departement kenmerkt zich doordat er graag en gemakkelijk wordt samengewerkt.

Onderzoekssamenwerking staat, gebundeld in het WIAS voorop en dat zorgt voor een hechte club. Ook samenwerking met praktijkonderzoek, de Faculteit Diergeneeskunde van Utrecht en de DLO-instituten maakt veel operationele kennis en technieken beschikbaar om adaptatieprocessen te bestuderen. De randvoorwaarden om te werken zijn dan ook zeer goed te noemen.

Ik prijs me voorts gelukkig dat ik aan een universiteit mag werken met studenten en promotieonderzoekers. Het is een uitdaging om deze mensen de wetenschappelijke en praktische kennis en vaardigheden bij te brengen om succesvol in hun latere carrière te zijn.

Beste studenten, de nieuwe leerstoel Dierhouderij waarin de leerstoelen adaptatiefysiologie, kwantitatieve veterinaire epidemiologie en ethologie samenwerken aan een nieuwe specialisatie Gezondheid, welzijn en verzorging, zal jullie in staat stellen de behoefte van dieren beter te doorgronden. Op basis daarvan verkrijgen we de handvaten om te komen tot een goede en maatschappelijk verantwoorde huisvesting en verzorging van onze landbouwhuisdieren.

### **Dankwoord**

Mijnheer de rector, geachte leden van de Raad van Bestuur en leden van de benoemingsadviescommissie. Ik wil u danken voor het in mij gestelde vertrouwen dat aanleiding heeft gegeven tot mijn benoeming. Het verplicht mij een

forse bijdrage te leveren aan de dierhouderij en het wetenschappelijk onderwijs en onderzoek, iets wat ik gaarne zal doen.

Vele mensen hebben bijgedragen aan mijn ontwikkeling resulterend in deze aanstelling en op het gevaar af dat ik er veel vergeet zal ik er toch een paar met name noemen.

Ik ben mijn wetenschappelijke carrière begonnen bij Veevoeding aan de Haagsteeg. Ik kreeg een aanstelling van een jaar om drie dingen te doen: een onderzoek uit te voeren met KI-beren, Leo den Hartog te vervangen die op sabbatical leave in Canada was en om een projectvoorstel te schrijven over voeding van KI-beren welke mij in staat zou stellen een promotieonderzoek te gaan doen. Dankzij de inzet van een goede leerstoelgroep en in het bijzonder mijn begeleidingsteam Martin Verstegen, Leo den Hartog en Henk Grooten van de Bond KI is het gelukt en kón ik dit onderzoek doen. Het was een fantastisch begeleidingsteam met elk hun sterke kanten.

Hooggeleerde Verstegen, beste Martin, jij hebt mij geleerd om altijd te vragen: hoe kan ik uit deze databrij uitvinden wat de dieren mij proberen te vertellen? Naast alle andere zaken die je mij geleerd hebt, is dit toch wel heel belangrijk. Beste Leo, jij hebt mij geleerd datgene wat we vonden ook netjes op te schrijven en je hield de vaart in het onderzoek door elke week te vragen: en, is het al af?

Henk, jij hebt mij geleerd hoe je er voor zorgt dat je onderzoek ook qua implementatie in de praktijk goed verloopt. En je hebt natuurlijk voor de centjes gezorgd zonder welke mijn wetenschappelijke carrière al in de kiem gesmoord zou zijn.

Na enige jaren Veevoeding ben ik bij de leerstoelgroep Veehouderij gaan werken als UHD voortplanting. Hooggeleerde Noordhuizen, beste Jos, jij hebt me de

mogelijkheid gegeven om me daar verder te ontwikkelen en altijd gezorgd dat de voorwaarden om te werken optimaal waren. Veehouderij was voor mij een nieuw gebied en met name de fysiologische aspecten van de voortplanting hebben voor mij een enorme verdieping van mijn kennis betekend. De enorm enthousiaste repro-groep is mede verantwoordelijk voor het feit dat ik hier nu sta. Nicoline Soede, Wouter Hazeleger, Frits Rietveld en Emmy Bouwman, en onze promotie assistenten Peter Vesseur, Dorothé Ducro, Henry van der Brand, Pieter Langendijk en Jorine Rommers: Jullie fanatisme en werklust is een voorbeeld voor velen.

Niet in de laatste plaats wil ik mijn familie, in het bijzonder mijn vader en moeder, bedanken. De normen en waarden in je leven leer je toch van hen en bepalen voor het grootste deel wie je bent. Mijn vader heeft deze oratie helaas niet meer mee kunnen maken maar als ik deze oratie aan iemand zou kunnen opdragen zou hij het zijn.

Chantal en Bastiaan, Pieter en Gijs, we gaan vandaag niet alleen vieren dat ik hoogleraar ben geworden maar ook dat we bij elkaar opgeteld dit jaar de 100 jaren grens gepasseerd zijn en gelukkig zijn met elkaar.

Dames en heren ik dank u voor uw aandacht.

## Literatuur

Beilharz, RG, Luxford, BG, and Wilkinson, JL. 1993. Quantitative genetics and evolution: Is our understanding of genetics sufficient to explain evolution? *J. Anim. Breed. Genet.* 110/3: 161-170

De Greef, KH, Janss, LLG, Vereijken, ALJ, Pit, R, and Gerritsen, CLM. 2000. Disease-induced variability of genetic correlations: Acites in broilers as a case study. *J. Anim. Sci.*: Submitted.

Gentry, JL, Swinkels, JWGM, Lindemann, MD, and Schrama, JW. 1997. Effect of hemaglobin and immunization status on energy metabolism of weanling pigs. *J. Anim. Sci.* 75: 1032-1040.

Klasing, KC. 1998. Nutritional modulation of resistance to infectious diseases. *Poultry Science* 77:1119-1125

Knap, PW, and Luiting, P. 1999. Selection limits and fitness constraints in pigs. 50th Annual meeting EAAP. Zürich. paper GPh 5.2

Lochmiller, RL. and Deerenberg C. 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? *OIKOS* 88: 87-98.

Luiting, P. 1991. The value of feed consumption data for breeding in laying hens. Thesis Wageningen University.

Newsholme, P. and Newsholme, EA. 1989. Rates of utilization of glucose, glutamine and oleate and formation of end-products by mouse peritoneal macrophages in culture. *Biochem. J.* 261: 211-218

Sijben, JWC, van Vught, PNA, Swinkels, JWGM, Parmentier, HK and Schrama, JW. 1998. Energy metabolism of immunized weanling piglets is not affected by dietary yeast. *J. Anim. Physiol. a. Anim. Nutr.* 79: 153-161.

Parmentier, HK, Nieuwland, MGB, Rijke, E, De Vries Reilingh, G, and Schrama, JW. 1996. Divergent antibody responses to vaccines and divergent body weights of chicken lines selected for high and low humoral responsiveness to sheep red blood cells. *Avian Diseases* 40: 634-644.

Van Dam, JTP, Schrama, JW, Van der Hel, W, Verstegen, MWA and Zwart, D. 1996. Heat production, body temperature and body posture in West African Dwarf goats infected with *Trypanosoma vivax*. *Veterinary Quarterly* 18: 55-59.

Van den Brand, H, Heetkamp, MJW, Soede, NM, Schrama, JW and Kemp, B. 2000. Energy balance of lactating primiparous sows as affected by feeding level and dietary energy source. *J. Anim. Sci.* 78: 1520-1528.

Van Diemen, PM, Henken, AM, Schrama, JW, Brandsma, HA, and Verstegen, MWA. 1995. Effects of atrophic rhinitis induced by *Pasteurella multocida* toxin on heat production and activity of piglets kept under different climatic conditions. *J. Anim. Sci.* 73: 1658-1665.

Verhagen, JMF, Groen, A, Jacobs, J, and Boon, JH. 1987. The effect of different climatic environments on metabolism and its relation to time of App infection in pigs. *Livestock. Prod. Sci.* 17: 365-379.

Young, BA, Walker, B, Dixon, AE, and Walker, VA. 1989. Physiological adaptation to the environment. *J. Anim. Sci.* 67: 2426-2432

de omgeving en met de hoge productiebehoefte mijn beperkte resources aan? Het is duidelijk zaak om spaarzaam om te springen met de resources en tot een prioritering te komen die voor de overall fitness van het dier zo min mogelijk schadelijk is.

Men begint zich dan ook geleidelijk aan te realiseren dat fitness van dieren in het gedrang kan komen, met name in de perioden wanneer er een te grote aanspraak moet worden gedaan op resources voor andere processen dan productie. In een studie van de Greef et al. (2000) waarin genetische relaties tussen groeisnelheid van slachtkuikens en hun gevoeligheid voor acites werden bestudeerd, bleek dat sneller groeiende dieren een hogere gevoeligheid hebben voor acites. De gevoeligheid voor acites kwam alleen tot uiting indien dieren in een ongunstige omgeving werden gezet. Acites (buikwaterzucht) wordt veroorzaakt door een tekort in zuurstofopnamecapaciteit ten opzichte van de zuurstofbehoefte. In een ongunstige omgeving die vraagt om adaptatie (koude, tekort aan ventilatie etc.) blijken dieren niet in staat adequaat te reageren. Sterker nog: de groei van juist deze dieren met een hoge genetische potentie voor groei werd beperkt doordat de dieren acites kregen.

Door via selectie een sterke nadruk te leggen op productiekenmerken én efficiëntie wordt de mogelijkheid om voor andere fitness kenmerken adequaat te zorgen beperkt. Het omgekeerde lijkt echter ook waar. Onderzoek van Parmentier et al. (1996) toonde bij kippen aan dat een sterke selectie op een antilichaamrespons tegen rode bloedcellen van schapen resulteerde in een minder snelle groei. Sterke selectie op het ene fitness kenmerk zal dus ontegenzeggelijk leiden tot negatieve effecten op een ander kenmerk indien de totale hoeveelheid resources beperkt is.