Utrecht University Library
Partner in Science
Universiteit Utrecht

Genetische analyse en structuur van de fokkerij van het Friese paard

https://hdl.handle.net/1874/33356

GENETISCHE ANALYSE EN STRUCTUUR VAN DE FOKKERIJ VAN HET FRIESE PAARD

Genetic analysis and breed structure of the Friesian Horse

Wiss. Utrecht Vf, 1969, 8.

Genetische Analyse en Structuur van de Fokkerij van het Friese Paard

GENETIC ANALYSIS AND BREED STRUCTURE OF THE FRIESIAN HORSE
(WITH A SUMMARY IN ENGLISH)

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DE GRAAD VAN DOCTOR IN DE DIERGENEESKUNDE
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT,
OP GEZAG VAN DE RECTOR MAGNIFICUS PROF. MR. J. J. M. VAN DER VEN,
VOLGENS BESLUIT VAN DE SENAAT
IN HET OPENBAAR TE VERDEDIGEN OP DONDERDAG 9 OCTOBER 1969
DES NAMIDDAGS TE 4.15 UUR

DOOR

REINIER HUBERT JOSEPH JULES GEURTS

GEBOREN OP 26 JUNI 1929 TE ECHT

Bibliotheek der
Rijksuniversiteit te Utrecht
Afd. Diergeneeskunde

1969
Drukkerij Stegen Maastricht

RIJKSUNIVERSITEIT UTRECHT
1469 7852

PROMOTOR

PROF. DR. P. HOEKSTRA

Dit Proefschrift kwam tot stand onder leiding van Ir D. Minkema, oud-buitengewoon Lector aan de Rijksuniversiteit te Utrecht, Faculteit der Diergeneeskunde.

Aan mijn ouders
Aan Vilma en de
kinderen



Cliché FPS

ALVA 113, als 4-jarige, op de Intern. Landbouwtentoonstelling 1903 te 's Gravenhage
ALVA 113, 4 years old, at the International Agriculture Show, The Hague 1903

INHOUD

INLEIDING

1. GESCHIEDENIS VAN HET RAS EN HET VERLOOP VAN DE FOKKERIJ IN STAMBOEKVERBAND 1

1.1. Inleiding 1
1.2. De Spaanse voorvader 1
1.3. Maatregelen van Staatswege ter bevordering van de paardenfokkerij 2
1.4. Het Stamboek 4
1.5. Het Friese paard als harddraver 9

Samenvatting 10
Summary 10

2. ENKELE KENMERKEN VAN HET EXTERIEUR 13

2.1. Algemeen 13
2.2. De schofthoogte 14
2.2.1. Historische gegevens 14
2.2.2. Stamboekeisen betreffende de schofthoogte 15
2.2.3. De gemiddelde schofthoogte 15
2.2.4. De erfelijkheidsgraad voor schofthoogte 19
2.2.5. Het effect van selectie op de schofthoogte 22
2.3. De haarkleur 22
2.3.1. Historische gegevens 22
2.3.2. Voorkomende haarkleuren in het begin der stamboekperiode 23
2.3.3. Het vóórkomen van aftekeningen bij het huidige Friese paard 27
2.3.4. De vererving der aftekeningen aan het hoofd 32

Samenvatting 42
Summary 44

3. DE INTEELT BIJ HET FRIESE PAARD 49

3.1. Inleiding 49
3.2. Methoden en materiaal 50
3.3. De te verwachten inteelt- en verwantschapsgraad bij toevalsparing 52
3.4. De berekende inteeltgraad 57
3.5. Het Hulpboek 62
3.6. De berekende verwantschapsgraad 63
3.7. Inteeltdepressie en recessieve afwijkingen 65

Samenvatting 68
Summary 70

4. ALGEMENE GEGEVENS OVER DE STRUCTUUR VAN DE FOKKERIJ 73

4.1. De leeftijdsopbouw van de ouders der steekproefdieren 73
4.2. Het totale bestand aan stamboekdieren en de leeftijdsopbouw 76
4.3. De gemiddelde fokloopbaan der merriën en het gemiddeld aantal veulens 78
4.4. De gemiddelde dekloopbaan en fokresultaten der hengsten 85
4.5. Paringssystemen 86
4.6. Het effectief aantal fokhengsten 93
Samenvatting 96
Summary 97

5. DE BELANGRIJKSTE MANNELIJKE BLOEDLIJNEN 105

5.1. Inleiding 105
5.2. Bloedlijn I: Graaf Adolf 21 105
5.3. Bloedlijn II: Prins Hendrik 24 107
5.4. Bloedlijn III: Landszoon 46 109
5.5. Bloedlijn IV: Nemo 51 111
5.5.1. De Frits 95-Prins 109 lijn 113
5.5.2. De Ulbe 100-Friso 117 lijn 115
a. Tak President 123-Ynte 130 115
b. Tak Paulus 121-Vredestichter 127 118
c. Tak Paulus 121-Arend 131 124
5.5.3. De verwantschap der hengsten met hun stamvaders 125
5.6. Conclusie 127
Samenvatting 129
Summary 129

ALGEMENE SAMENVATTING 131

MAIN SUMMARY 135

LITERATUUR 137

INLEIDING

Een uitgebreid onderzoek omtrent de structuur van paardenrassen werd in ons land tot nu toe nog niet verricht. Hierin te voorzien was de primaire opzet van dit onderzoek. Dat het onderzoek voorts werd uitgevoerd aan het Friese ras heeft verschillende redenen.

Het Friese paard is Nederlands oudste inheemse ras, dat als zodanig nog in vrijwel onveranderde vorm gefokt wordt. Het vertoont nog in sterke mate in exterieur en karakter de invloed van het oud-Spaanse paard, waarop het voor een belangrijk deel gebaseerd is. Andere rassen, die in eenzelfde tijdvak dezelfde invloed hebben ondergaan, zijn ofwel uitgestorven of niet meer in hun oorspronkelijke vorm aanwezig. Een verslag van de fokgeschiedenis van het Friese paard is derhalve niet op de laatste plaats een historisch document.

Verder maakte het feit, dat het Friese ras een vrij kleine, gesloten populatie vormt, een onderzoek bijzonder aantrekkelijk, waarbij het vooral interessant leek na te gaan hoe er werd en wordt gefokt sinds de oprichting van het Stamboek in 1879. Een belangrijk deel van deze studie is derhalve mede gewijd aan beschouwingen over de inteelt.

Naast een historisch overzicht van de fokkerij over de laatste 80 jaar, zal verder in een hoofdstuk over de kenmerken van het exterieur de berekening van de erfelijkheidsgraad worden gedemonstreerd aan de hand van de gegevens over de schofthoogte.

Het beschikbaar zijn van een nauwkeurig signalement, alsmede het voorkomen van een uniform zwarte robe, bood voorts gelegenheid nader in te gaan op de vererving van witte aftekeningen op het voorhoofd bij het huidige Friese paard.

In een hoofdstuk „Algemene gegevens over de structuur van de fokkerij" wordt aandacht besteed aan fokloopbaan, leeftijdsopbouw der fokdieren, paringssystemen en effectief aantal fokhengsten.

De invloed op het ras van belangrijke stamvaders zal worden geanalyseerd en afgemeten aan de intensiteit en de snelheid waarmee hun bloed in het ras werd verbreid. Hierbij mag naar onze mening een overzicht der mannelijke bloedlijnen, als illustratie bij een korte beschrijving der lijnen, niet ontbreken. In de buitenlandse literatuur hebben we dit te vaak gemist.

Wij zijn ons ervan bewust dat de resultaten van het onderzoek verschijnen in een periode, waarin de fokkerij van het landbouwtuigpaard aan sterke veranderingen onderhevig is, en waarin voor het behoud van het Friese paard, naar het schijnt, opnieuw een kritieke fase aanbreekt.

Sommige bevindingen zullen daarom minder van praktisch belang zijn, maar, naar we hopen, wel bijdragen tot een grotere kennis van het Friese paard.

1 GESCHIEDENIS VAN HET RAS EN HET VERLOOP VAN DE FOKKERIJ IN STAMBOEKVERBAND

1.1. INLEIDING

Reeds in vroeghistorische tijd werd de stam der Frisii door Julius Caesar vermeld als bezitters en fokkers van paarden. De veeteelt bedrijvende Frisii, uit het grote Germaanse stamverband ontstaan, waren toen reeds enige eeuwen woonachtig in het noordelijk deel der Nederlanden en aangrenzende gebieden. Van hun paarden geeft ook Tacitus (De situ ac moribus Germaniae, 98 n. chr.) een, niet erg gunstige, beschrijving. Omstreeks het jaar 150 n. chr. ontmoeten we bereden troepen, de Cuneus Frisiorum, in Brittannia bij de muur van Hadrianus, een verdedigingswal op de grens met Schotland (GOODALL 1964).

In dit verband moet genoemd worden het werk van LABOUCHÈRE (1927). Aan de hand van de gegevens der metingen, verricht aan paardenschedels uit de terpen van Friesland, komt hij tot de conclusie dat het inlandse paard uit de eerste eeuw van onze jaartelling, voorkomend in het noordelijk en westelijk deel van ons land, als een variëteit van het Germaanse paard moet worden gezien. Mogelijk een kruising tussen het zware paard van het Noord-Westen en het lichtere Tarpan-type der Kelten. Dit oer-Friese paard vormde min of meer de basis voor het latere type.

Over de fokkerij in de Middeleeuwen weten we slechts weinig. Het is wel zeker dat het inlandse paard een goede naam had, daar het werd verhandeld op grote en bekende markten, zoals in Münster en in Keulen. Het inlandse paard van Noord-Nederland kwam voor in het gebied van de huidige provincies Holland, Friesland, Groningen, Drenthe en Overijsel, terwijl in het Noord-Duitse kustgebied, met name in Ostfriesland, een nauw verwant type gevonden werd, dat nog tot de 18de eeuw vrijwel onveranderd gefokt werd (GROSS 1909).

Ook van het Friese paard wordt beweerd dat het in de Middeleeuwen een infusie heeft gekregen met oosters bloed. Hoewel niet bewijsbaar, is het niet helemaal uitgesloten dat, vooral na de laatste kruistochten, ook naar ons land oosterse paarden werden meegebracht. Hun invloed echter wordt waarschijnlijk sterk overschat.

1.2. DE SPAANSE VOORVADER

Van doorslaggevende betekenis voor de vorming van het Friese ras, zoals we het nu kennen, is echter de infusie geweest met oosters bloed in de 16de en 17de eeuw door kruising met het toenmalige Spaanse (Andalusische en Castiliaanse) paard, zoals gebruikelijk was in alle staten van Europa. Vooral het Andalusische paard (Jenetta) had, sinds de Moren in de 8ste eeuw het Barbarijsche paard in Spanje invoerden, een flinke dosis oosters bloed gekregen.

In de 16de eeuw ging men steeds meer waarde hechten aan het africhten van luxe rijpaarden met fraaie verheven gangen. In deze eeuw bloeit, onder Philips II, de fokkerij in Andalusië, maar ook in Castilië, waar men zich vooral

toelegt op bijzondere kleurschakeringen. Overal aan de pronklievende hoven van Europa speelde het Spaanse paard de hoofdrol. Ook in ons land zullen de adellijke heren naar de heersende mode hun krijgspaarden wel veredeld hebben met Spaans bloed.

Daarnaast moeten vooral tijdens de 80-jarige oorlog (1568-1648) veel Spaanse hengsten in de Nederlanden gekomen zijn. Tekeningen en etsen uit deze periode tonen ons duidelijk het Spaanse en gekruist Spaanse type, waarbij de gelijkenis met het huidige Friese paard direct opvalt. Men ziet deze paarden afgebeeld in het boek over de rijkunst van de Hertog van Newcastle (Nouvelle Méthode pour dresser les chevaux, Anvers 1658), geïllustreerd door Diepenbeecke, een leerling van Rubens. Verder kennen we de ets van Jan van der Straten (Stradamus 1523-1605) voorstellende een Friese hengst uit de stal van Don Juan van Oostenrijk. Ook uit de illustraties in het beroemde boek „Le Manège Royal" (1623) van de hand van Antoine de Pluvinel, rijleraar van Lodewijk XIII van Frankrijk, krijgt men een goede indruk van het Spaanse type. Een afbeelding uit de 17de eeuw is het schilderij van Th. de Keyzer (geboren in 1596) van de drost van Hagesteyn, gezeten op een prachtige Friese hengst.

Naast het Neapolitaanse en Deense werd het Friese paard geroemd om zijn geschiktheid voor het gebruik in de Hoge School der Rijkunst, zoals we lezen bij Simon Winters von Adlersflügel (Von der Stuterey oder Fohlenzucht, Nürnberg, 1687). En de Hertog van Newcastle, die naast andere paarden ook Friese africhtte in zijn rijschool te Antwerpen, zei over de Friese paarden dat ze weliswaar lichter van bouw waren, maar daarentegen een hogere knieactie bezaten. Hieruit mogen we opmaken dat het Friese paard op één lijn stond met andere rassen van Spaanse oorsprong of met sterk Spaanse inslag.

De beroemde Deense stoeterij te Frederiksborg, opgericht in 1562 met paarden van overwegend Spaanse afkomst, en onder Christiaan IV tot grote bloei gekomen, importeerde in de 17de eeuw ook hengsten uit Friesland; en voor de heroprichting van de stoeterij te Kladrub in 1771 werden, naast Deense en Duitse, ook enkele Friese hengsten aangekocht.

Hoewel in de 18de eeuw de fokkerij al tekenen van achteruitgang vertoonde, vermelden de Sauner (L'Art de la Cavallerie, 1756) en de la Guérinière (L'Ecole de Cavallerie, 1751) het Friese paard nog als goede karossier. Volgens MOTLOCH (1886) zouden er nog in 1811 twee Friese hengsten en een aantal merriën naar Kladrub gekomen zijn, alwaar ze tot 1840 zuiver werden gefokt, maar ook gekruist met Kladruber paarden. Ook de hofstoeterij te Salzburg (opgeheven in 1809) hield en fokte Friese paarden, die er geliefd waren wegens hun hoge gangen (MOTLOCH 1911).

1.3. MAATREGELEN VAN STAATSWEGE TER BEVORDERING VAN DE PAARDENFOKKERIJ

De achteruitgang van het ras kan worden afgemeten aan de talrijke en telkens herhaalde bepalingen van overheidswege als maatregelen ter bevordering en verbetering van de paardenfokkerij in Friesland (JONGSMA 1865).

De belangrijkheid van het paard als handelsartikel en uitvoerproduct bracht mee, dat de paardenfokkerij reeds vroeg een onderwerp van staatszorg uitmaakte. Hiertoe werden allereerst in 1610 in alle gewesten ordonnantiën afgekondigd betreffende de verplichte controle der dekhengsten. Voor Friesland betekende dit dat er slechts goedgekeurde vierjarige hengsten van Fries ras ter dekking mochten gesteld worden en het leidde tot de resolutie van 1658, waarin bepaald werd dat: „Noordse hitten en andere kleine buitenlandse hingsten" gecastreerd moesten worden, daar het gebruik hiervan mede als oorzaak van de achteruitgang werd gezien. In 1663 kwam daar nog bij dat ook de privé hengsten gekeurd moesten worden en dat niemand zijn merries buiten de provincie door vreemde hengsten mocht laten dekken. De dekhengsten moesten minstens drie jaar oud zijn en aan een minimum hoogtemaat voldoen. Merriën uit de Hoge Kwartieren (alle grietenijen behalve die in Doniawerstal, Engwirden, Gaasterland, Haskerland, Opsterland, Schoterland, Oost- en West-Stellingerwerf, welke de Lage Kwartieren genoemd werden) mochten niet door hengsten uit de Lage Kwartieren, waar een kleinere hoogtemaat gold, worden gedekt. Ook werd een minimum dekgeld vastgesteld en moesten voortaan deklijsten worden bijgehouden.

Dit uitgebreide reglement bleef in wezen tot 1750 van kracht, zij het dat het herhaaldelijk op verschillende punten moest worden gewijzigd, daar de uitvoering ervan veel moeilijkheden met zich meebracht; begrijpelijk, daar het een vrij sterke inbreuk maakte op de persoonlijke vrijheid der fokkers. Daarna werd alleen nog vastgehouden aan de verplichte hengstenkeuring. Nadere bepalingen daaromtrent werden echter overgelaten aan de gemeentelijke besturen.

De steeds toenemende achteruitgang van de fokkerij maakte het noodzakelijk de oude bepalingen in 1761 weer in werking te stellen. Nieuw was het ontwerp voor een premiestelsel voor merriën in 1795, het eerste jaar van de Bataafse Republiek, en voor de uitgifte van merrieveulens op gunstige voorwaarden in 1799, geregeld in een nieuwe wet op de paardenfokkerij, die waarschijnlijk niet effectief in werking is geweest, daar ze in 1803 door het staatsbewind vervangen werd door een aantal nieuwe bepalingen, die op verschillende punten een verzachting betekenden. Zo hoefden de dekhengsten slechts éénmaal gekeurd te worden, maar ze mochten niet ouder zijn dan 12 jaar.

Nadat tijdens de inlijving bij Frankrijk alles bij het oude gebleven was, werden na het herstel der onafhankelijkheid nieuwe bepalingen van kracht, waarin de eisen betreffende de dekhengsten en het premiestelsel verscherpt werden. Deze wetten bleven in Friesland gehandhaafd tot 1865, nadat eerst in 1855 de eis: „Fries ras" werd geschrapt op voorstel van de commissie van landbouw, die meende dat het niet meer wenselijk was het oude inlandse ras te beschermen, daar het niet meer voldeed aan de behoeften van de tijd en de heersende smaak. Bovendien meende zij dat er geen verbetering van het ras meer mogelijk was door welke bepaling dan ook. Daarna werd, tenslotte, de verplichte hengstenkeuring afgeschaft.

Het is duidelijk dat nu de weg open lag voor een verdere achteruitgang in kwaliteit. Te meer, daar er in die jaren nog een aanzienlijke uitvoer bestond van enters tegen hoge prijzen, waardoor menig toekomstig goed fokdier buiten de provincie terecht kwam.

1.4. HET STAMBOEK

Dat het oude inlandse ras niet helemaal is uitgestorven, is zeker niet alleen te danken aan de traditiezin der Friese fokkers, maar ook aan de oprichting in 1879 van „Het (Friesch) Paardenstamboek", waardoor langzamerhand een kern van betere fokdieren kon ontstaan.

Het doel van het stamboek beoogde primair een verbetering van het paardenras en het trachtte deze te bevorderen door „registratie der aan de leden toebehorende uitmuntende paarden".

Over de te volgen fokrichting was men het echter niet eens. In het voorwoord van de eerste aflevering van het stamboek, verschenen in 1880, lezen we: „Sommigen meenden dat het Friesche type reeds genoegzaam was verdrongen, anderen daarentegen, ofschoon erkennende dat het Friesche ras weinig meer onvermengd werd aangetroffen, waren toch van oordeel dat het Friesche paard door meer stelselmatige fokking weêr was te verkrijgen". Als compromis besloot men tot een gescheiden registratie van Fries en gekruist of buitenlands ras.

Dit dualisme in opvatting, ofschoon begrijpelijk vanuit de doelstelling van het stamboek, heeft waarschijnlijk vertragend gewerkt op de kernvorming en heeft zeker bijgedragen tot het ontstaan van een nieuwe kritieke fase in het voortbestaan van het Friese paard in de jaren 1908-1918.

De fokkerij in stamboekverband kwam slechts langzaam van de grond. Gestart werd met de registratie van 8 hengsten en 10 merriën van Fries ras. Uit de beschrijving der opgenomen paarden blijkt dat er in die tijd toch nog een aantal zuiver Friese hengsten van redelijke kwaliteit te vinden was. Bij de merriën was echter het materiaal meer heterogeen en de kwaliteit niet zo best.

Hoe het ook zij, het begin was gemaakt en het streven vond ook weerklank in de provincies Groningen en Drenthe, die zich in 1883 aansloten. Op de duur bleek in deze provincies de positie van het inlandse paard niet houdbaar meer wegens andere opvattingen over de te volgen fokrichting, zodat zij in 1896 hun eigen weg gingen.

In Groningen, waar het merendeel der merriën reeds door verdringingskruising met Oldenburgs-Oostfries bloed was opgegaan in het bovenlandse type (zuiver Fries werd er de laatste jaren nog gefokt in het zuidelijk deel van het Westerkwartier), werden geen Friese hengsten meer opgenomen in het nieuwe provinciale stamboek, dat beheerd werd door de in 1888 door J. E. Scholten opgerichte Vereniging ter bevordering van de paardenfokkerij in Groningen.

Het Drentsch Paardenstamboek echter handhaafde aanvankelijk nog de gescheiden registratie, daar er vele liefhebbers waren van het inlandse paard, vooral in het gebied rondom Sleen, met als centrum dekstation E. Warning, waar de bekende hengst De Groninger 6 D.P.S. (71 F.P.S.) stond. Na de oprichting van een eigen stamboek bleef een 6-tal hengsten in Drenthe, de meeste van matige kwaliteit; ze verdwenen dan ook voor en na alle van het toneel zonder mannelijke afstammelingen na te laten. Het aantal dekkingen door hengsten van Fries ras bedroeg in 1896 nog 627. Van de opgegeven veulens stamden de meeste van De Groninger en van diens zoon De Ruyter 7

D.P.S. (die in 1905 nog 176 merriën dekte); verder van hengsten als Landszoon 5 D.P.S. (98 F.P.S.) en Garibaldi 4 D.P.S. (93 F.P.S.). Na 1905 werden er geen inlandse veulens meer geregistreerd en in 1909 werd de laatste hengst, de oude Drenthe I 91, afgekeurd.

In Friesland bleven na de afscheiding, volgens een telling in 1897, 133 stamboekmerriën en 7 hengsten, die in het jaar daarop in totaal 445 merriën dekten, terwijl er slechts 40 veulens werden opgegeven.

Door deze verkleining van het oorspronkelijk fokgebied en de steeds slechter wordende afzetmogelijkheden waren de voorwaarden voor een gezonde en levendige fokkerij niet bepaald gunstig, te meer daar ook in het noorden van Friesland het bovenlandse paard steeds meer terrein won. Voor velen was het doorgaan met het fokken van het Friese ras een twijfelachtige zaak. Men zag slechts weinig verbetering bij het vrouwelijk fokmateriaal, de veulens bleven in ontwikkeling achter bij die van het bovenlandse ras. Van stamboekzijde werd gewezen op het feit dat er te weinig veulens werden opgegeven en dat er nog te veel slechte hengsten dekten buiten stamboekverband. Een stap in de goede richting betekende, zo meende men, het besluit van de Staten van Friesland van 17 juli 1897, waarbij de keuring van dekhengsten verplichtend werd gesteld. Daar bij deze verplichte keuring slechts werd gelet op bepaalde gebreken en afwijkingen (cornage, dampigheid, stille kolder, maanblindheid en staar), maar niet op exterieur of ras, ontstond de ongewenste situatie dat door het stamboek afgekeurde hengsten wel op de verplichte keuring werden goedgekeurd, en als zodanig konden worden geadverteerd. Toen op deze keuring in 1898 naast de stamboekhengsten nog 30 andere, waaronder 10 door het stamboek afgekeurde, hengsten werden aangenomen, vroeg men zich terecht af of de verordening wel werkte in het belang van de verbetering van het paardenras.

Nadat in 1900 de verplichting verviel de geprimeerde merriën van inlands ras uitsluitend door inlandse hengsten te laten dekken, kwam er steeds meer oppositie tegen de keuring in gescheiden rubrieken: inlands en bovenlands, en tegen het subsidiebeleid van de provinciale commissie, waarvan men meende dat ze het Friese ras bevoordeelde bij de premieverdeling, terwijl er ook - in 1901 - voor het eerst stemmen opgingen om de gescheiden rubrieken van het stamboek te laten vervallen.

Voorstanders voor het behoud van het oude inlandse ras, zoals Timmer en Britzel, bepleitten het systeem der selectieve paring: het brengen van de beste fokmerriën bij de nog aanwezige goede hengsten. Anderen, waaronder Plet, argumenterend dat deze methode te duur, het Friese paard volkomen uit de mode, en de handel op een dieptepunt was, voelden meer voor kruising met een geschikt ras. Deze idee nam vaste vormen aan toen in 1903 met gelden uit het fonds van de Nederlandse Harddraverij- en Renvereniging twee Orloff-hengsten: Krolik en Blasgarasoumy werden aangekocht. Krolik werd opgenomen in het stamboek en dekte in 1904 63 inlandse merriën. De pogingen echter om hiermee het Friese paard te verbeteren zijn als volledig mislukt te beschouwen. De aankoopcommissie was er niet in geslaagd eerste klas fokmateriaal te bemachtigen. Bovendien was het Orloff-paard reeds te ver doorgefokt in de richting van de draver en kon, vooral in het fundament, niet de gewenste ver-

sterking geven. Als belangrijkste oorzaak echter moet gezien worden het feit dat de producten van Krolik, wat hun karakter betrof, zeer ongunstig afstaken bij het makke Friese paard, en daardoor minder goed bruikbaar waren als bedrijfspaard.

In 1906 besloot het stamboek de scheiding der registers inlands en bovenlands of gekruist op te heffen, daar men meende, door de vele kruisingen, bij de merriën geen eisen meer te moeten stellen wat het ras betrof. Alleen moest voldaan zijn aan het fokdoel: „een tuig- en tevens landbouwpaard met voldoende zwaarte en met vlotte en tevens voldoend krachtige gangen". Ook was men van mening: „dat de samenvoeging der registers de zuivere Friese teelt geenszins zou uitsluiten".

Het is duidelijk dat hierdoor de interesse voor het inlands ras nog verder afnam. Een indicatie voor de kritieke fase waarin de fokkerij geraakt was, is wel de afname van het aantal stamboekhengsten. Van 1907-1915 werden geen nieuwe Friese hengsten meer opgenomen. Stonden er in 1907 nog 9 hengsten ter dekking, in de jaren 1913-1916 waren er nog slechts 3 aanbevolen. De fokkerij werd in die jaren bedreven met de hengsten Frits 95, Prins 109, Friso 117 en Alva 113, die bovendien grotendeels merriën van niet-Fries ras dekten.

Ondanks dat in 1913 de gescheiden rubrieken weer werden ingevoerd, en na 1916 weer een aantal hengsten werden opgenomen, was de opbloei in de jaren van de eerste wereldoorlog slechts tijdelijk, en duurde het nog tot ongeveer 1930, voordat de waardering voor het Friese ras, ook bij het stamboekbestuur, begon toe te nemen. De fokkerij bewoog zich nu in opwaartse richting, met een sterke stijging die rond 1940 begon en aanhield tot 1960. Daarna valt er weer een geleidelijke en nog steeds aanhoudende daling van de fokactiviteiten te constateren.

Bij het 80-jarig bestaan van het stamboek in 1958 bleken sinds de oprichting te zijn ingeschreven: 202 hengsten en 4125 merriën in de stamregisters, 766 merriën in het hulpboek en 11428 afstammelingen in de veulenboeken. De rubriek B (niet-Fries ras) werd nog gevoerd tot in 1942; vanaf 1943 wordt het bovenlands ras geregistreerd in het N.W.P. (Noord-Nederlands Warmbloed Paardenstamboek), dat in elk der provincies Groningen, Drenthe en Friesland een afdeling heeft. Het stamboek is sindsdien slechts open voor paarden van zuiver Fries ras.

Hoewel er ook thans weer stemmen opgaan om door geschikte kruising het Friese paard modernere lijnen te geven, zodat het ook voor sportdoeleinden meer geschikt zou worden, wordt door het stamboek stelling genomen tegen iedere inkruising van niet-Fries bloed. Hierbij geldt de overweging dat het Friese paard met zijn geheel eigen exterieur en eigenschappen genetisch sterk zal verschillen van de groep der andere warmbloedpaarden. Het inkruisen van zelfs een beperkt aantal eigenschappen zal praktisch niet mogelijk zijn zonder verlies van het typisch Friese, dat men toch behouden wil. Gelet op de variatie binnen het ras acht men het zeker mogelijk door selectief fokken het wat lichtere type met rijpaardkwaliteiten naar voren te brengen.

Een overzicht van de fokactiviteiten in de loop der jaren, gemeten naar het aantal opgenomen dieren, het gemiddeld aantal jaarlijks gestationeerde hengsten en het gemiddeld aantal per hengst gedekte merriën, wordt weerge-

geven in tabel 1. Hierin representeren, in de laatste 25 jaar, het aantal opgenomen hengsten en merriën respectievelijk ongeveer 1 % en 50 % der geregistreerde hengst- en merrieveulens. In de aantallen gedekte merriën zijn ook de niet-stamboekmerriën begrepen. Het opnameverloop der stamboek- en hulpstamboekmerriën wordt grafisch weergegeven in fig. 1.

TABEL 1
Overzicht der fokactiviteiten per periode van 5 jaar

[1]) Omvatten in de jaren 1883-'96 ook de opnamen in de provincies Groningen en Drenthe.

Periode	*Opgenomen stamboek-merriën*	*Opgenomen hulpboek-merriën*	*Opgenomen hengsten*	*Jaarlijks gem. aantal aanwezige dekhengsten*	*Gem. aantal gedekte merriën per hengst p. jaar*
1880-'85	155 [1])		23 [1])	15,2	
1885-'90	490 [1])		46 [1])	23,0	
1890-'95	239 [1])		24 [1])	23,0	
1895-1900	130 [1])		10 [1])	11,0	44,7
1900-'05	94		14	10,4	66,1
1905-'10	80		1	7,8	64,0
1910-'15	48		0	3,6	120,8
1915-'20	165		9	5,8	119,8
1920-'25	60	54	6	5,6	53,8
1925-'30	70	55	8	7,8	43,8
1930-'35	84	64	3	7,2	87,2
1935-'40	172	156	14	10,2	94,5
1940-'45	382	211	9	14,2	98,3
1945-'50	648	114	16	19,0	58,5
1950-'55	759	87	11	18,4	64,0
1955-'60	809	36	13	21,6	57,0
1960-'65	674	36	19	21,0	46,2

Period	*No. of stud-book mares registered*	*No. of appendix mares registered*	*No. of sires registered*	*Yearly average no. of sires at stud*	*Average no. of covered mares per sire per year*

TABLE 1
Breeding activities per 5-years periods

[1]) Contain also the registrations in the provinces of Groningen and Drenthe during the years 1883-'96.

Fig. 1. Fokactiviteiten, gemeten naar het aantal opgenomen merriën per periode van 5 jaar.

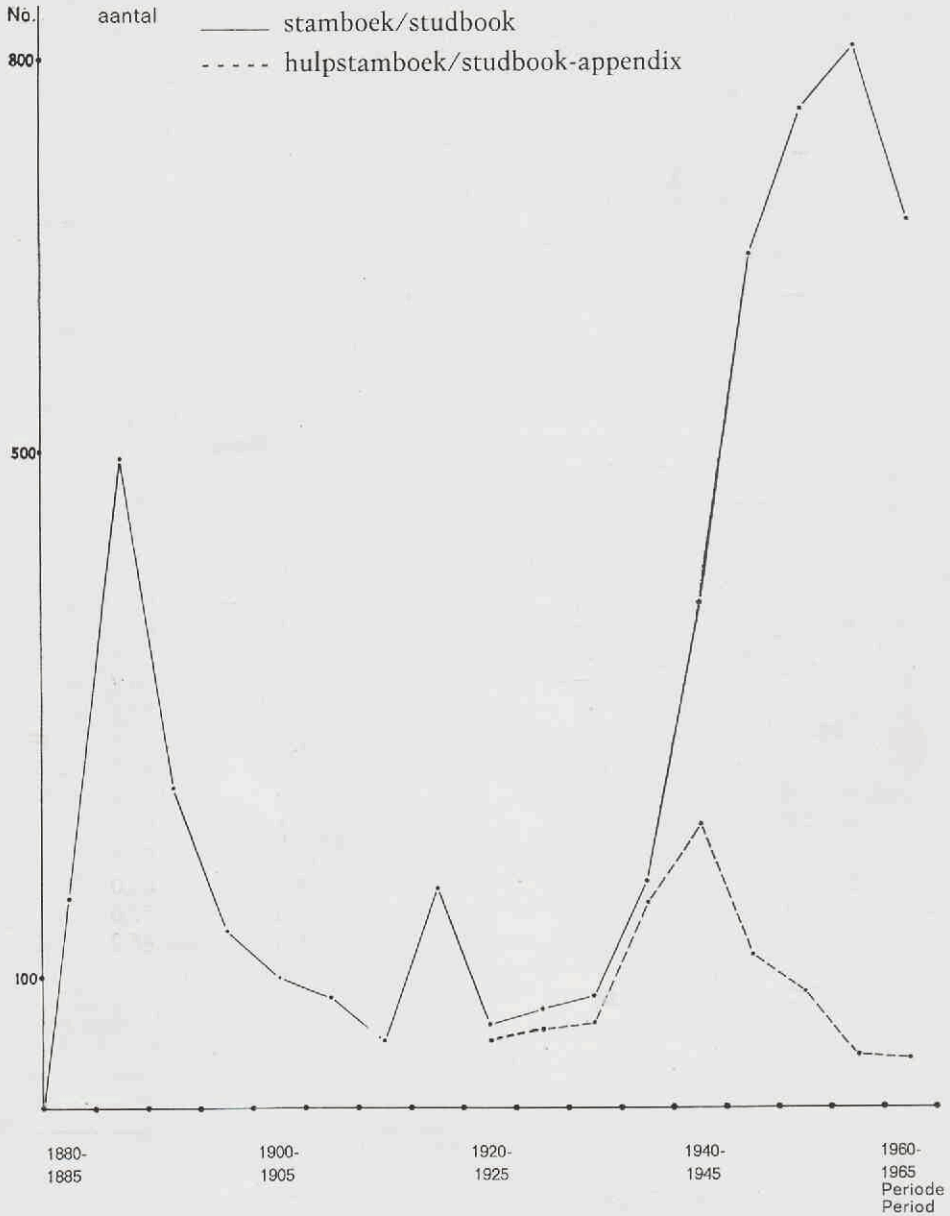


Fig. 1. Breeding activities as measured by the number of female registrations per 5-years periods.

1.5. HET FRIESE PAARD ALS HARDDRAVER

Enkele opmerkingen over het Friese paard als harddraver zijn hier op hun plaats. De oorsprong der draverijen gaat mogelijk terug tot de 17de eeuw en kan men zich ontstaan denken uit persoonlijke weddenschappen tussen eigenaars van goeddravende en voor die tijd snelle paarden. Al gauw schijnen de draverijen zich ontwikkeld te hebben tot een vorm van echt volksvermaak zoals we dit kennen uit het midden der 18de eeuw, waarin niet alleen in Friesland en Groningen, maar ook in Holland vele harddraverijen gehouden werden. Het is niet duidelijk of de uitvinding van lichte tweewielige wagens in de 17de eeuw, waardoor meer vraag kwam naar snellere paarden, nog heeft bijgedragen tot de ontwikkeling van de harddraver.

In de 19de eeuw werden draverijen vaak gehouden op initiatief van herbergiers, verder op jaarmarkten en kermissen. De grootste en bekendste draverij werd gehouden op de eerste maandag van de Leeuwarder kermis om de gouden zweep, geschonken door de koning. Gedraafd werd er onder de man, en pas op het eind der 19de eeuw ook voor de sjees, op een recht stuk straatweg over afstanden die varieerden van 250-400 meter, en soms met wenden over de dubbele afstand. In iedere rit kwamen telkens 2 paarden tegen elkaar uit.

De harddraverijen hebben sterk bijgedragen tot de bekendheid van het Friese paard in het buitenland, waar meer dan 100 jaar lang de naam Fries paard synoniem was met harddraver. Naast de geheel eigen drafactie van het Friese paard, die mogelijk ook van Spaanse origine is, werd van sommige dieren meestal toevallig ontdekt dat ze heel hard konden gaan. Gezien de korte steppende draf, waarbij de voorbenen bij hoge actie slechts weinig vooruit worden gebracht, is dit slechts te begrijpen uit de snelheid en de regelmaat der bewegingen. Deze snelle actie kon slechts volgehouden worden over korte afstand (300-600 m). Om ook op langere afstanden goed mee te komen ontbrak het het Friese paard aan de juiste gangen, maar ook aan uithoudingsvermogen en hardheid. Voor zover bekend is er nooit geselecteerd op drafvermogen en is de invloed van harddravers op de fokkerij niet groot geweest.

In de jaren 1860-1880 werd het harddraven met inlandse paarden nog intensief bedreven; tegen het eind der 19de eeuw echter verdween het Friese paard geleidelijk van de banen, toen er steeds meer gelopen werd met Russische en Amerikaanse dravers op de mijl of langere afstand. Van slechts enkele paarden, die rond 1880 op de korte afstand liepen, zijn tijden bekend. Op de 330-340 m werden tijden gemaakt van 30-35 sec. In de 90-er jaren slaagden Russische paarden in ons land er al in onder de 30 sec. te blijven en liepen zij de 630-650 m in een tijd van 1 min. 03 sec.—1 min. 20 sec. Door de inlander werd de 900 m gelopen in ongeveer 1 min. 40 sec., terwijl op langere afstanden de km.-tijd 2 min. 07 sec.—2 min. 11 sec. bedroeg. Tijden over de lange afstand waren b.v. 3 min. 13 sec. over de mijl, 4 min. 50 sec.—5 min. 46 sec. over de 2400 m (de snelste tijd over deze afstand was 4 min. 41 sec. gelopen door de bruine ruin Prins in 1883 op 6-jarige leeftijd). De Russische paarden liepen de 2100 m in 3 min. 36 sec.—4 min. 10 sec. en bleven op de 1000 m net onder de 1 min. 50 sec. De recordlijst in die jaren stond op 2 min. 30 sec. of korter voor de mijl.

Tot ongeveer 1895 komt men in de stamboekafleveringen nog vele harddravermerriën tegen, alle geboren in de jaren 1870-1875 en opvallend veel met bruine robe.

Rest ons nog te vermelden dat het Friese paard belangrijk heeft bijgedragen tot het ontstaan van de Russische Orloff-draver op het einde van de 18de eeuw en mogelijk ook van invloed geweest is op de vorming van de Amerikaanse draver via het Morgan-paard.

Bovendien hebben Friese paarden, in het laatste kwart van de vorige eeuw in Zuid-Afrika ingevoerd, aldaar in sterke mate hun stempel gedrukt op het zgn. Bolandse tuigpaard, dat uitsluitend gefokt wordt in de zuidwestelijke districten van de Kaapprovincie (KREUZ 1957). Door aankoop van Fries fokmateriaal in de laatste jaren tracht men het Bolandse paard, dat o.a. ook Hackney-bloed voert, te verbeteren.

Samenvatting

Het Friese paard van het huidige type ontstond in de 16e en 17e eeuw, vooral gedurende de 80-jarige oorlog (1568-1648), door de sterke invloed van het Spaanse paard op het inlandse ras van het Noorden en Noord-Westen van ons land. Het Friese paard dat men vaak afgebeeld vindt op ruiterportretten van die tijd toont duidelijk de kenmerken van het Spaanse paard. Ook werd het geroemd, o.a. door de Hertog van Newcastle, als rijpaard voor de Hoge School der Rijkunst. Later was het Friese paard gedurende meer dan 100 jaar bekend als hooggaande karossier en werd het gehouden in de stoeterijen te Kladrub en Salzburg. Als harddraver op de korte afstand (300-600 m) werd het gebruikt tot het einde van de 19e eeuw. Ofschoon onderworpen aan reglementen en bepalingen van overheidswege vanaf het begin van de 17e eeuw, was het ras in het midden van de 19e eeuw reeds sterk achteruitgegaan en stond op het punt uit te sterven daar het niet meer voldeed aan de moderne eisen.

In 1879 werd toen door een aantal fokkers, die het oude inlandse ras behouden wilden, opgericht de Vereniging „Het (Friesch) Paardenstamboek". Hoewel oorspronkelijk ook de provincies Groningen en Drenthe aangesloten waren bij dit stamboek, gingen zij in 1896 hun eigen weg, daar men in deze provincies een andere fokrichting nastreefde. De verkleining van het fokgebied, de toenemende populariteit van het bovenlandse paard en het gebrek aan belangstelling om het inlandse ras methodisch te verbeteren, moeten gezien worden als de belangrijkste oorzaken voor de depressie in de fokkerij in de periode 1908-'18. Een opleving van de stamboekfokkerij kan men daarna constateren in de periode 1930-'60.

Bij het 80-jarig bestaan van het stamboek in 1958 bleken sinds de oprichting te zijn ingeschreven: 202 hengsten, 11428 veulens, 4125 merriën in het stamboek en 766 merriën in het hulpstamboek. In het algemeen (volgens een berekening over de jaren 1953-'58) worden gemiddeld 1 % der hengstveulens en 50 % der merrieveulens later opgenomen in de stamregisters.

Tabel 1 geeft een indruk van de fokactiviteiten en fig. 1 een grafische weergave van het opname-verloop der stamboek- en hulpstamboekmerriën.

Summary

On the history of the breed

The Friesian Horse of the present day type originated in the 16th-17th century, especially during the socalled 80 years' war (1568-1648), by the large use of Spanish (mainly Andalusian) blood on the old indigenous stock of the northern parts of the Netherlands. Dutch paintings of horsemen of that period, frequently representing the

Friesian Horse, clearly show the typical Spanish characteristics. It also was mentioned as a good schoolhorse by masters of equitation e.g. the Duke of Newcastle, who for some time kept a riding school at Antwerp. Later on the Friesian Horse was known for more than a century as a high actioned carriage and harness horse and held in famous studs as Kladrub and Salzburg. It was successfully used in trotting races on short distances (300-600 m) till the end of the 19th century.

Although subjected to governmental regulations from the early 17th century until 1865, the breed began to deteriorate in the middle of the 19th century and was well on its way to extinction, as it could not comply with changed requirements and fashion.

In 1879, however, some breeders, anxious to preserve the old Friesian Horse, founded the Studbook Association. The Studbook had, till 1943, also a division for other than Friesian horses, as the aims of the Society were to promote the breeding of an improved horse. The Studbook acted at first in the provinces of Friesland, Groningen and Drenthe until 1896, when the last two provinces went their own way, owing to diversities of breeding policy. The breeding of the Friesian Horse then became limited to Friesland. This factor in combination with the increasing popularity of Oldenburg and East-Friesian horses, and the failing interest to improve the breed, was largely responsable for the Friesian Horse to face its extinction for the second time - in fact the number of sires was reduced to three during the years 1913-'18. After 1918 breeding activities slowly increased again, reaching a top around 1960. By the end of 1958 202 sires, 4125 mares and 11428 foals had been registered, while 766 mares, which could not meet studbook requirements, had been entered in the studbook-Appendix.

Generally about 50 % of all fillies and 1 % of the colts are registered from an average yearly produce of 500-600 foals (as calculated for the period 1953-'58).

Table 1 gives an impression of the studbook breeding activities as measured by the number of male and female registrations, average number of covered mares and average number of sires at stud per 5-years periods.

Figure 1 gives a graphical representation of the number of female registrations per 5-years periods.

2 ENKELE KENMERKEN VAN HET EXTERIEUR

2.1. ALGEMEEN

In de 16de en 17de eeuw had het ideale krijgs- en schoolpaard van Spaanse afkomst een geheel eigen en typisch exterieur, waarvan vooral opvielen de hoog opgezette, gebogen hals met lang nekgedeelte, en de machtige, ronde en vaak gespleten croupe. Vooral de Hoge School der Rijkunst eiste een sterke achterhand en een lichte voorhand, die een hoge actie toeliet. De heersende mode verlangde tevens een droog en edel hoofd en een brede, eerder iets steile schouder.

Vele van deze kenmerken bleven bij het Friese paard min of meer bewaard en men kan vaak een frappante gelijkenis zien in oude afbeeldingen van Friese paarden met het Spaanse type. Het zware behang is waarschijnlijk van koudbloedige oorsprong. Georg Simon Winters schrijft hierover op het eind van de 17de eeuw: „de Friezen zijn koudbloediger dan het Vlaamse paard, grover van botten en met een sterker behang, maar overigens zijn ze lichter gebouwd dan de paarden der nabuurlanden". Veelal ziet men op de afbeeldingen van Spaanse en Neapolitaanse paarden eveneens een weelderig behang, dat ook een kwestie van mode was.

Een indruk van het Friese paard op het eind van de 19de eeuw geeft een analyse, aan de hand van de beschrijvingen in de stamboeken, van het fokmateriaal in het eerste decennium der stamboekvoering: verheven gangen kwamen slechts voor bij de helft der opgenomen dieren, terwijl de gewenste tonronde romp en zwanenhals bij de hengsten in goed 15 % werden gevonden. Als koetspaard worden 50 % der dieren getypeerd, terwijl bij de merriën ruim 20 % als type landbouwpaard wordt beschreven.

Het „rank gebouwd zijn" kwam voor bij de helft der hengsten en bij een kwart der merriën. De meest voorkomende tekortkomingen waren: te fijne benen, te sterk hellende croupe, te slappe rug en te weinig diepte. Nog in 1910 klaagde men over de langzame vooruitgang in kwaliteit en dat er bij de hengsten weinig dieren te vinden waren van topklasse. In vergelijking met de bovenlandse stonden de Friese veulens nog ver achter in algemene ontwikkeling. De langzame vooruitgang was deels te wijten aan het feit dat het ras inderdaad veel tekortkomingen had, deels waarschijnlijk ook aan het feit dat men niet sterk genoeg kon of wilde selecteren.

De typeverandering naar een paard met meer massa en forser beenwerk wordt het eerst duidelijk in de twintiger jaren (de hengst Paulus 121, geboren 1913, wordt in het algemeen als eerste versterker gezien), terwijl tussen 1940 en 1950 de Obscurant 150-lijn extra zware hengsten opleverde.

De karakteristieke kenmerken van het hedendaagse Friese paard zijn, naast de uitsluitend zwarte kleur, de sierlijk gebogen hals, het kleine hoofd met vaak iets ingebogen neusbeen, de kleine oren en het overvloedig behang van manen, staart en benen. Zijn grote makheid en intelligentie gaan gepaard met een temperamentvolle en actieve houding en een van nature hoge drafactie. Ook achter zijn tegenwoordig de gangen krachtig. Bij het zware behang ziet men af

en toe het optreden van een snor op de bovenlip. De hengsten Nanne 197 en zoon Hindrik 222, Fedde 219 en zoon Pibe-Bouke 233 vertonen dit kenmerk, dat ook bij merries voorkomt: het werd namelijk vermeld in het signalement van Trijntje 263, geboren in 1878. Een snor komt overigens ook voor bij andere rassen, zoals het Nederlands Trekpaard (eigen waarneming) en het Shirepaard (BIDDELL 1910).

2.2. DE SCHOFTHOOGTE

De schofthoogte is de enige maat die van oudsher genomen wordt bij het Friese paard. Ze geeft ons, sinds de stamboekvoering, een indruk van de gemiddelde hoogte van het ras (uiteraard voor zover de dieren voldoen aan de hoogte-eisen door het stamboek gesteld).

2.2.1. HISTORISCHE GEGEVENS

In de oude reglementen op de paardenfokkerij van de 17de en 18de eeuw (JONGSMA 1865) komt men meerdere bepalingen tegen omtrent de vereiste hoogte der dekhengsten. Zo moest volgens de resolutie van 1658 de hengst 15-16 palmen hoog zijn (ongeveer 1,45-1,55 m). In 1663 werd voor de Hoge Kwartieren een minimumhoogte voorgeschreven van 5 houtvoeten en 4 duim (1,58 m) stokmaat, terwijl deze voor de Lage Kwartieren 5 houtvoeten (1,48 m) bedroeg, in 1697 nog verlaagd tot 4 voet en 10 duim (1,43 m). Nadat in 1712 aan sommige grietenijen toegestaan werd kleinere hengsten te houden, verlangde men van 1718-1750 voor de Hoge Kwartieren een hoogte van 5 voet en 2 duim (1,53 m). (Bij de omrekening werd uitgegaan van de Friese houtvoet van 29,6 cm. Zie STARING 1902.) Bij de invoering van het premiestelsel voor merriën in 1819 werd de minimumhoogte, welke 3-jarige merriën moesten hebben om voor primering in aanmerking te komen, gesteld op 4 voet en 8 duim Rijnlands (146,5 cm, na 1836 ook opgegeven als 1 el en 465 strepen). In de tijdelijke opbloei van de fokkerij vonden de Staten een aanleiding om in 1836 de eisen voor dekhengsten weer te verhogen en als minimumhoogte aan te houden 5 voet en 1 duim Rijnlands (159,5 cm of 1 el en 595 strepen). Enige speling werd toegestaan voor hengsten jonger dan 5 jaar.

In het licht van de gegevens uit de stamboekperiode (zie later) moet deze laatste eis als vrij streng worden beschouwd en lijkt de bepaling uit de 18de eeuw meer aangepast aan de gemiddeld voorkomende maten. Het doel der resolutiën was ongetwijfeld de bevordering der fokkerij en de verbetering van het ras uit een oogpunt van handel. Het fokken van een paard van groter formaat was hierbij een belangrijke factor, waarbij men inging op een suggestie van buitenlandse afnemers, die het Friese paard te klein vonden.

Mogelijk was ook de - relatief - geringe hoogte van het Friese paard, ondanks dat het goede eigenschappen als koetspaard bezat, een der redenen waarom het als bloedvernieuwer in de keizerlijke stoeterij te Kladrub niet kon voldoen aan de daar gestelde eisen (MOTLOCH 1886).

2.2.2. STAMBOEKEISEN BETREFFENDE DE SCHOFTHOOGTE

De eisen ten aanzien van de schofthoogte voor opname in het stamboek werden in de loop der jaren nogal eens veranderd. Gegevens uit de beginjaren zijn hieromtrent niet beschikbaar, echter in 1895 vindt men voor de minimale schofthoogte de volgende eisen vermeld: Hengsten op 3-jarige leeftijd: 1,54 m en op een leeftijd van 4 jaar en ouder: 1,56 m. Merriën op 3-jarige leeftijd: 1,52 m en op oudere leeftijd 1,54 m. In de praktijk blijken deze voorschriften bij de hengsten nogal soepel gehanteerd te zijn. Van de 3-jarige hengsten, opgenomen in de periode 1880-1900, bleek 2,56 % kleiner te zijn dan 1,54 m; van de op oudere leeftijd opgenomen hengsten bleek 10,34 % kleiner dan 1,54 m en 27,59 % kleiner dan 1,56 m. Van de 3-jarige merriën was in deze periode slechts 0,85 % kleiner dan 1,52 m, van de oudere merriën 0,40 % kleiner dan 1,52 m, terwijl 3,34 % viel in de maten onder 1,54 m.

In 1901 werden de bepalingen verscherpt. Als minimale schofthoogte bij opname gold voor hengsten op 3-jarige leeftijd: 1,56 m en op een leeftijd van 4 jaar en ouder: 1,57 m. Voor merriën vanaf 3-jarige leeftijd: 1,54 m. Deze eisen boden zeker mogelijkheden om door selectie een wat groter paard te fokken, maar werden als te zwaar ervaren; reden waarom ze in 1906 weer werden afgeschaft.

Sinds 1950 worden van stamboekzijde de volgende minimummaten aangehouden: Voor hengsten op 3-jarige leeftijd: 1,53 m, op oudere leeftijd 1,55 m. Voor merriën van 3 jaar of ouder: 1,50 m. Dit geldt voor stamboekopname. Voor de predicaten Ster- en Modelmerrie wordt sinds 1960 en schofthoogte van 1,53 m verlangd.

2.2.3. DE GEMIDDELDE SCHOFTHOOGTE

Om een indruk te krijgen van de gemiddelde schofthoogte, werden aan de hand van de stamboekgegevens in twee perioden: I, 1880-1900 en II, 1950-1955 de hoogten nagegaan van alle opgenomen fokdieren. Zowel merriën als hengsten werden daarbij gescheiden in 3-jarige en oudere (tabel 2). In beide perioden blijkt het verschil in gemiddelde hoogte tussen 3-jarige en oudere merriën minder te bedragen dan de in het algemeen aangenomen 2 cm.

De frequentiepolygoon der hoogten bij de 3-jarige merriën laat in beide perioden een benadering zien van de normale toevalskromme, vooral wanneer de curve éénmaal geëffend wordt (fig. 2.1. en 2.2. Geëffend werd met de formule: $f_{x'} = \frac{f_{x-1} + f_x + f_{x+1}}{3}$, waarin f_x = de frequentie der hoogten in klasse x, en f_{x-1} de frequentie in de voorafgaande klasse, etc.).

De scheefheid naar links van curve I is waarschijnlijk te wijten aan de selectie tegen merriën onder 1,52 m bij stamboekopname. Relatief komen lage waarden in periode I minder vaak voor dan in periode II: in periode I was slechts 0,85 % der merriën kleiner dan 1,52 m, in periode II bedroeg het percentage 15,08. Hierdoor wordt de gemiddelde hoogte beïnvloed: deze bedroeg in periode I 155,7 cm en in periode II 154,9 cm. Bij de hoge waarden is er geen duidelijk verschil: groter dan 1,60 m waren in periode I 3,81 %, in periode II 5,34 % der merriën.

De invloed van de selectie bij stamboekopname op de gemiddelde schofthoogte in de jaren 1950-'55 is slechts gering, daar de stamboekreglementen op dit punt nauwelijks selectief werken en bovendien niet al te streng worden toegepast. In de periode 1945-'50 (dus voorafgaande aan de nieuwe eisen betreffende de minimumhoogte) viel 5,84 % der opgenomen merriën in de klasse van 1,50 m, terwijl 3,60 % kleiner was dan 1,50 m. Voor de periode 1950-'55 waren deze percentages respectievelijk 4,96 en 2,10, terwijl bij de oudere merriën 1,31 % kleiner was dan 1,50 m en 4,37 % in de klasse van 1,50 m viel.

TABEL 2
Gemiddelde schofthoogte (stokmaat) in cm van opgenomen merriën en hengsten.

		Merriën		*Hengsten*	
	Leeftijd	*3 jaar*	*4 j. en ouder*	*3 jaar*	*4 j. en ouder*
Periode I opgenomen 1880-1900	Gemiddelde Mean	155,7	156,8	157,6	157,5
	Aantal/No.	236	778	78	29
Period 1 registered 1880-1900	Spreiding Standard-deviation	2,3	2,4	2,6	2,8
	Variatie-breedte Range	150-163	148-165	151-165	152-163
Periode II opgenomen 1950-1955	Gemiddelde Mean	154,9	155,6	160,0	158,0
	Aantal/No.	524	229	6	6
Period II registered 1950-1955	Spreiding Standard-deviation	3,0	3,5	2,3	1,7
	Variatie-breedte Range	145-164	146-166	156-162	155-160
	Age	*3 years*	*4 yr. a. older*	*3 years*	*4 yr. a. older*
		Mares		*Sires*	

TABLE 2
Average height at the withers (in cm) of registered mares and sires.

Uit tabel 3, die de leeftijdsverdeling der oudere fokdieren weergeeft, blijkt dat de in tabel 2 vermelde gemiddelde schofthoogten voor de beide perioden, vooral bij de merriën, niet direct vergelijkbaar zijn. De grotere gemiddelde hoogte in periode I wordt niet alleen door de selectie veroorzaakt, maar ook door het hogere percentage oudere (en volgroeide) merriën.

Fig. 2. 1. Frequentiepolygoon der schofthoogten van 3-jarige merriën opgenomen in:
periode I: 1880-1900 (n = 236)
periode II: 1950-1955 (n = 524)
2. Idem, éénmaal geëffend.

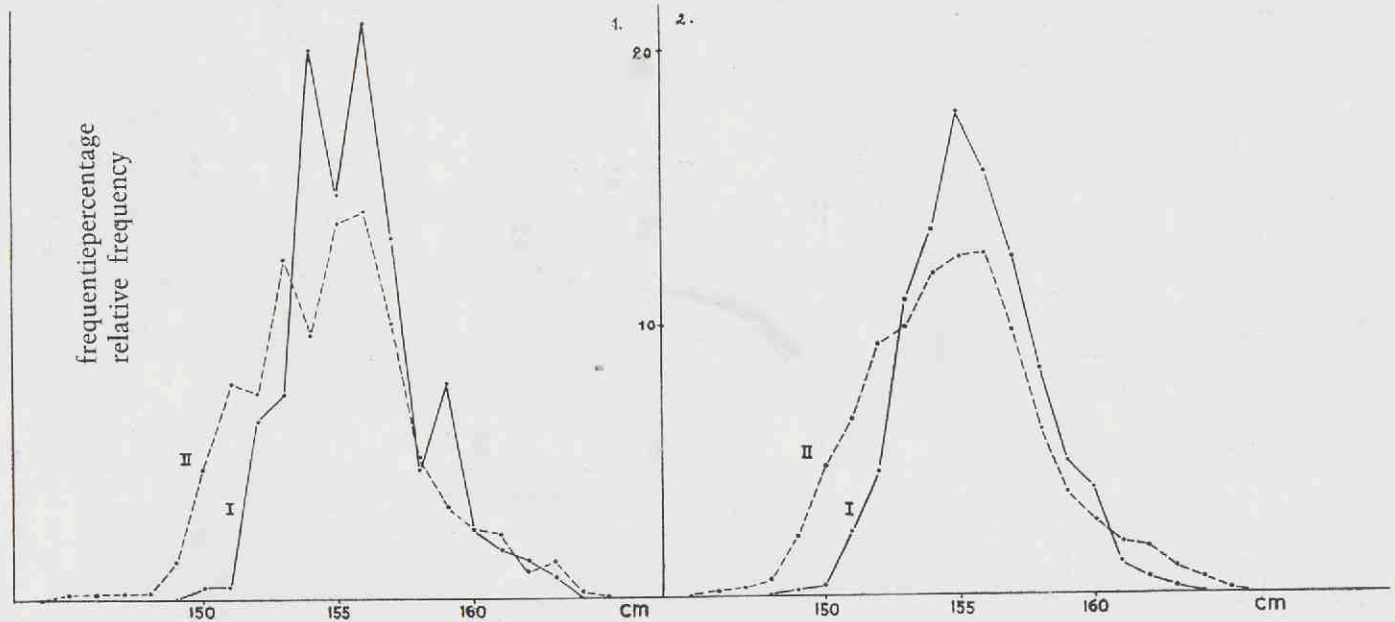


Fig. 2. 1. Frequency polygon of the heights in 3-years old mares registered in:
period I: 1880-1900 (n = 236)
period II: 1950-1955 (n = 524)
2. Idem, smoothed once.

Schofthoogte
Height at the withers

TABEL 3

Leeftijdsverdeling (in %) der merriën en hengsten van 4 jaar en ouder bij hun opname in het stamboek.

Leeftijd in jaren	*Opgenomen*	*1880-1900*	*Opgenomen*	*1950-1955*
	Merriën (778)	*Hengsten (29)*	*Merriën (229)*	*Hengsten (6)*
4	18,77	58,62	64,63	50,0
5	18,38	13,79	23,14	50,0
6-10	52,06	27,59	12,23	
11-15	9,77			
> 15	1,02			
Age in years	*Mares*	*Sires*	*Mares*	*Sires*
	Registered	*1880-1900*	*Registered*	*1950-1955*

TABLE 3

Age distribution (in %) in mares and sires aged 4 years and older at the time of entering the studbook.

De gemiddelde schofthoogte der 3-jarige hengsten in periode II wordt sterk beïnvloed door de toenemende neiging der fokkers om te selecteren op de grotere maten, die ver boven de door het stamboek gestelde eis liggen. In de jaren 1945-'50 was de schofthoogte der opgenomen 3-jarige hengsten gemiddeld nog 158,0 cm, in de periode 1950-'55 gemiddeld 160,0 cm, terwijl bij voortzetting van het onderzoek over de jaren 1955-'65 de gemiddelde schofthoogte 160,2 cm bleek te bedragen ($n = 31$, $sd = \pm 2{,}5$ cm). Het lagere gemiddelde der oudere hengsten in periode II (tabel 2) is waarschijnlijk toevallig en veroorzaakt door het kleine aantal. Daarnaast is het begrijpelijk dat hengsten die op 3-jarige leeftijd nog wat weinig formaat hebben door de fokker een jaar later ter keuring worden aangeboden.

Onder de 3-jarige merriën, opgenomen in de jaren 1950-'55, bleek de gemiddelde schofthoogte der merriën die later het predicaat Ster kregen 156,4 cm te bedragen ($n = 88$, $sd = \pm 2{,}6$ cm). Hieruit zou, met enige voorzichtigheid wegens het geringe aantal, geconcludeerd kunnen worden dat een gemiddeld grotere schofthoogte een der factoren is van het totaalbeeld dat aanleiding geeft tot een hogere exterieur-waardering.

Daar alleen merriën, die op oudere leeftijd gekeurd worden voor de predicaten Ster en Model, nogmaals worden gemeten, was het slechts bij een kleine groep mogelijk de gemiddelde groei ná het derde jaar na te gaan. Tabel 4 geeft de gemiddelde leeftijd en hoogte van 104 merriën, aan welke in de jaren 1961-'65 (dus na het vaststellen van de eis van een minimumhoogte van 1,53 m) het predicaat Ster en Model werd toegekend. De gemiddelde toename in schofthoogte over 2,8 jaren bleek 1,5 cm te bedragen.

TABEL 4
Gemiddelde toename in schofthoogte van 104 Ster- en Modelmerriën na hun 3e levensjaar.

	Bij 1e meting (stamboekopname)	*Bij 2e meting (keuring voor predicaat)*
Gemiddelde leeftijd in jaren Average age in years	3,4	6,2
Gemiddelde hoogte in cm Average height in cm	156,3 (Spreiding Standarddeviation ± 2,7)	157,8 (Spreiding Standarddeviation ± 2,9)
	At 1st measuring (studbook entry)	*At 2nd measuring (judged for predicate)*

TABLE 4
Average increase in height after 3rd year of age in 104 mares presented for higher rating (predicates Star and Model).

2.2.4. DE ERFELIJKHEIDSGRAAD VOOR SCHOFTHOOGTE

Om een indruk te krijgen van de nog aanwezig zijnde genetische variatie in schofthoogte, werd voor dit kenmerk de erfelijkheidsgraad bepaald. Wanneer men de variatie uitdrukt in eenheden van variantie (σ^2) dan kan men deze variantie als volgt opgebouwd denken: de fenotypische variantie = de additieve genotypische variantie (ofwel variantie in fokwaarde) + de milieuvariantie. Of $\sigma^2_P = \sigma^2_A + \sigma^2_E$, waarbij alle genotypische variantie, die geen fokwaarde-variantie is, tot de milieuvariantie gerekend wordt, evenals de eventuele variatie, die het gevolg is van interacties tussen genotype en milieu, en waarbij bovendien aangenomen is dat er geen correlatie tussen genotype en milieu bestaat. Onder de erfelijkheidsgraad, in deze engere zin, verstaat men nu dát deel der totale of fenotypische variantie dat veroorzaakt wordt door verschillen in fokwaarde, zodat de erfelijkheidsgraad

$$= h^2 = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_A + \sigma^2_E} = \frac{\sigma^2_A}{\sigma^2_P}.$$

De h^2-waarde geeft dus aan tot op welke hoogte verschillen in fenotype verschillen in fokwaarde weerspiegelen. Hoe groter de verschillen in fokwaarde, dus hoe hoger de h^2-waarde is, hoe meer mogelijkheden tot selectie er zijn: de erfelijkheidsgraad kan men dus ook zien als een maat voor de selectiemogelijkheden; hij geeft aan het selectiepotentieel.

Voor de berekening van de h^2-waarde werd uitgegaan van 310 vergelijkbare moeder-dochterparen, moeder en dochter beide gemeten op 3-jarige leeftijd. De dochters stamden van 25 hengsten, en werden opgenomen in het tijdvak 1958-'62. De erfelijkheidsgraad werd bepaald via de berekening van de regressie-coëfficient en daarna met de variantie-analyse.

Wanneer de h^2-waarde geschat wordt uit de regressie (b) van de gemiddelde fenotypische waarde der dochters (y) op de fenotypische waarde der moeders (x) dan geldt:

$$h^2 = 2\, b_{yx}$$

De regressie werd berekend binnen hengsten. (Hierbij werden de productsommen en de kwadraatsommen berekend per vader en daarna gesommeerd over alle vaders.) Hierdoor wordt vermeden dat de schatting der h^2-waarde beinvloed wordt door de mogelijkheid dat de moeders per hengst een geselecteerde groep vormen (in welk geval niet aan de voorwaarde voldaan zou zijn, dat de nakomelingen uit willekeurige paring ontstaan moeten zijn). *De erfelijkheidsgraad bleek volgens deze berekening 0,61 (sd = ± 0,11) te bedragen, hetgeen betekent dat er nog ruime mogelijkheid tot selectie op schofthoogte aanwezig is.*

Ter vergelijking werd de erfelijkheidsgraad eveneens geschat door middel van paternale halfzustervergelijking (variantie-analyse). Wanneer s^2_{TH} de variantiecomponent tussen hengsten en s^2_{BH} de variantiecomponent tussen halfzusters binnen hengsten voorstelt dan geldt:

$$h^2 = \frac{4\, s^2_{TH}}{s^2_{TH} + s^2_{BH}}$$

Volgens deze schatting bedroeg de erfelijkheidsgraad 0,08. Dit is erg laag. Statistisch bleek er geen significante variatie tussen de dochtergroepen onderling. Zoals uit onderstaand variantieschema blijkt is de variantieverhouding $F = \frac{S^2_{TH}}{S^2_{BH}} = 1{,}26$; dit is niet significant ($p > 0{,}5$).

Variantieschema

Variantiebron	*Kwadraatsom*	*Vrijheidsgraden*	*Variantie*	*Variantie-component*
Tussen hengsten Between sires	217,99	24	$S^2_{TH} = 9{,}08$	$s^2_{BH} + 12{,}09\, s^2_{TH}$
Binnen hengsten Within sires	2055,88	285	$S^2_{BH} = 7{,}21$	s^2_{BH}
Source of variance	*Sum of squares*	*Degrees of freedom*	*Variance*	*Component of variance*

Scheme of variance

Het kan deels toeval zijn dat de groepsgemiddelden dicht bij elkaar liggen (de gemiddelde grootte der dochtergroepen was 12,4), deels moet men rekening houden met het feit dat meestal niet voldaan is aan de voorwaarde van wille-

keurige paring en dat in de praktijk vaak disassortatieve paringen plaatsvinden. Dit kan door de kleine aantallen dochters per hengst moeilijk bewezen worden aan de hand van het materiaal.

TABEL 5

Gemiddelde schofthoogte van de moeders en dochters (310 paren) en de eigen schofthoogte der hengsten (25) in cm.

Eigen hoogte der vaders	*Hoogte der moeders per groep*	*Hoogte der dochters per groep*	*Aantal paren per hengst*
154	154,0	159,5	2
156	155,9	156,0	20
156	154,0	156,0	10
156	155,6	156,6	14
157	154,7	156,5	22
157	155,2	156,0	6
157	155,1	156,8	14
158	155,3	156,9	20
158	154,3	155,6	21
158	154,6	155,8	10
158	158,5	159,0	4
158	156,0	158,0	5
159	156,3	156,8	49
159	155,6	157,2	18
159	156,8	156,3	16
159	157,0	158,5	4
160	153,8	157,8	12
160	154,7	155,1	7
160	152,3	157,0	3
161	155,5	157,6	8
161	154,6	158,0	14
161	156,3	158,1	8
161	154,1	157,5	8
162	157,0	158,0	4
163	155,1	158,5	11
Height of the sires	*Height of the dams per group*	*Height of the daughters per group*	*No. of pairs per sire*

TABLE 5

Average height (in cm) in 310 dam-daughter pairs and height of 25 sires.

Tabel 5 geeft een overzicht van de gemiddelde hoogten der moeder- en dochtergroepen per hengst en de eigen schofthoogte der hengsten. Het is mogelijk dat grotere hengsten vaker gepaard worden met kleinere merriën en omgekeerd. Zou er een dergelijke disassortatieve paring bestaan, dan zou men een negatieve correlatie verwachten tussen de schofthoogte der vaders en de gemiddelde schofthoogte der bijbehorende moedergroepen. Dit is niet het geval: de correlatie bleek +0,03 te bedragen, zodat er noch van disassortatieve, noch van assortatieve paring sprake is geweest.

In het licht van de gegevens van de (eveneens hoge) erfelijkheidsgraad voor hoogtematen bij andere diersoorten, lijkt de waarde van 0,61, verkregen met behulp van de regressie van dochter op moeder de meest aannemelijke.

2.2.5. HET EFFECT VAN SELECTIE OP DE SCHOFTHOOGTE

Daar de erfelijkheidsgraad aangeeft in hoeverre de fenotypische waarde een betrouwbare maat is voor de fokwaarde, kan men met behulp van de h^2-waarde de genetische vooruitgang voorspellen, wanneer men gaat selecteren. Gezien de vrij hoge waarde van de erfelijkheidsgraad zou een individuele selectie (grotere hengsten paren met grotere merriën) de aangewezen fokmethode zijn, wanneer men een grotere schofthoogte wenst. In de praktijk zal men minder extreem te werk gaan en compenserende paring toepassen of alleen op de hengsten selecteren. Als men onder het selectieverschil S het verschil verstaat tussen het gemiddelde der geselecteerde dieren en het gemiddelde van de populatie, dan geldt in het algemeen voor het selectie-effect R (het verschil tussen het gemiddelde van de nakomelingen-generatie en het gemiddelde van de niet-geselecteerde ouder-populatie): $R = h^2S$.

Wanneer men slechts selecteert op één der beide partners, dan bedraagt het selectie-effect de helft: $R = \frac{1}{2} h^2S$.

Wordt een hengst met een schofthoogte van 1,62 m gepaard met merriën van gemiddeld 1,55 m (het populatiegemiddelde), dan is het selectie-effect, wanneer het populatiegemiddelde der hengsten 1,60 m is en de h^2-waarde 0,6: $R = \frac{1}{2} \times 0{,}6 \times (1{,}62\text{-}1{,}60) = 0{,}6$. De nakomelingen zullen dan gemiddeld 155,6 cm zijn.

Wordt er tevens op de merriën geselecteerd en fokt men b.v. met merriën van gemiddeld 1,57 m schofthoogte dan is de gemiddeld te verwachten vooruitgang bij de nakomelingen-generatie: $R = \frac{1}{2} \times 0{,}6 \times (1{,}62\text{-}1{,}60) + \frac{1}{2} \times 0{,}6 \times (1{,}57\text{-}1{,}55) = 1{,}2$. Zodat de gemiddelde schofthoogte der afstammelingen 156,2 cm zal bedragen.

2.3. HAARKLEUR EN AFTEKENINGEN

2.3.1. HISTORISCHE GEGEVENS

Het is aannemelijk dat in de 17de eeuw bij het inlandse paard naast de gewone robes ook de toenmalige modekleuren voorkwamen: schimmel, valk, bont en zelfs panterbont, zoals oude gravures ons laten zien. Langzamerhand zijn echter zwart en bruin, mede onder invloed van de handel, de kleuren geworden die bij voorkeur werden gefokt. Zeker is het dat reeds in de 17de eeuw, door de reglementen op de paardenfokkerij, van overheidswege zekere beperkingen, wat de robe betreft, werden nagestreefd (JONGSMA 1865).

De eerste resolutie, waarin, naast andere eisen waaraan dekhengsten moesten voldoen, een bepaling voorkomt over de haarkleur, is die van 1697. Hierin wordt verordend dat in alle grietenijen in de Hoge Kwartieren minstens één donkergrauwe hengst moest staan met witte manen en staart en zwarte benen, zijnde éénharig of met kleine kol. Daarnaast waren alle robes toegestaan. Belangrijk in deze bepaling is dat men ook grotere aftekeningen aan hoofd en benen als ongewenst beschouwde.

Merkwaardig is het reglement van 1795, waarin het verboden werd in Friesland rood- en blauwschimmelhengsten te houden. Uitgebreider waren de voorschriften, neergelegd in het reglement van 1849 der Provinciale Staten, dat bepaalde dat de kleur der dekhengsten diende te zijn: „geheel gitzwart of roodbruin, met zwarte staart, manen en benen. Een kol of teekentje voor de kop mag worden toegestaan". Iedere hengstenhouder was verplicht minstens twee hengsten te houden: twee zwarte of een zwarte en een bruine. Voor een eventuele derde hengst waren er, voor wat betreft de robe, geen beperkingen. In Groningen echter werden witte, bonte en hengsten met grote witte aftekeningen afgekeurd (verordening der Staten van 1854). Verder mochten, om voor een premie in aanmerking te komen, de hengsten slechts zijn: „gitzwart en roodbruin met zwart behang, porceleinblauw, appelgrauw of zwartbles". Hoewel dit reglement in 1857 weer werd afgeschaft, was toch de stoot gegeven in de richting van een zwarte of bruine robe en kan men zeggen dat reeds op het einde der 19de eeuw het fokken van een zwarte inlander traditie geworden was.

2.3.2. VOORKOMENDE HAARKLEUREN IN HET BEGIN DER STAMBOEKPERIODE

Het is dan ook interessant na te gaan welke robes, en in welke verhouding, nog voorkwamen rond de eeuwwisseling, aan de hand van de stamboekgegevens.

Tabel 6 geeft een overzicht der voorkomende haarkleuren bij 855 merriën, opgenomen in het stamboek in de jaren 1880-'95, waarbij onder schimmel zowel veranderlijk als onveranderlijk schimmel moet worden verstaan. Tevens werd nagegaan het percentage aftekeningen per robe, onderscheiden in aftekeningen aan het hoofd (totaal), aan de benen (totaal), terwijl in de laatste kolom wordt weergegeven in welk percentage aftekeningen gecombineerd aan hoofd én benen voorkomen. Berekend over alle robes te samen komen aftekeningen aan het hoofd voor in 33,22 % en aan de benen in 6,18 %. Daar in de eerste jaren bij stamboekopname nog niet gelet werd op aftekeningen, geven de cijfers waarschijnlijk een vrij goede benadering der percentages in de populatie.

Men ziet ook hier weer het verschijnsel dat reeds lang bekend was (WALTHER 1913), namelijk dat bij zwarte en bruine robes aftekeningen veel minder frequent voorkomen dan bij de voskleur. Het is bovendien niet onmogelijk dat de gevonden lage percentages de invloed vertonen van de vroegere selectie tegen aftekeningen. Over de aard van dit verschijnsel heeft men nog geen duidelijk inzicht. Men zou hierbij kunnen denken aan koppeling van factoren (waarbij bepaalde genen groepsgewijs worden overgeërfd) of ook aan pleiotrope genwerking (in die zin dat de genen die de haarkleur bepalen ook

TABEL 6

Haarkleur en aftekeningen (in %) bij 855 stamboekmerriën opgenomen in de periode 1880-'95.

Kleur	*In %*	*Aftekeningen in %*		
		Hoofdaftekeningen (totaal)	*Beenaftekeningen (totaal)*	*Gecombineerde aftekeningen*
Zwart Black (641)	74,97	29,61	3,43	2,65
Bruin Bay/brown (174)	20,35	36,20	8,05	6,89
Vos Chestnut (11)	1,29	72,72	18,18	18,18
Schimmel Grey/roan (29)	3,39	79,31	51,72	51,72
Colour	*(%)*	*Face markings (total)*	*Leg markings (total)*	*Combined leg-face markings*
		White markings in %		

TABLE 6

Percentages of coat colours and white markings in 855 mares registered in the period 1880-'95.

in meer of minder sterke mate ingrijpen in het tot stand komen van de aftekeningen). Intussen varieert de frequentie der aftekeningen sterk bij de verschillende rassen, ook wanneer een zwarte of (en) bruine robe domineert. Zo werd bij het Noorse Dölepaard het volgende gevonden (overgenomen uit het STAMBOK OVER DOLEHEST, band 37 en 38):

Hengsten (280)	zwart	45,00 %,	hierbij aftekeningen in 68,25 %
geb. 1932-'54	bruin	50,36 %,	hierbij aftekeningen in 66,67 %
	vos	3,57 %,	hierbij aftekeningen in 90,00 %
Merriën (490)	zwart	37,07 %,	hierbij aftekeningen in 71,35 %
geb. 1926-'53	bruin	54,11 %,	hierbij aftekeningen in 72,22 %
	vos	6,01 %,	hierbij aftekeningen in 96,67 %

Wat betreft de vorm der hoofdaftekeningen bij het Friese paard met zwarte robe, komen (in de periode 1880-'95) kol en e.w.h. (enige witte haren voor het hoofd) het meest voor. Slechts 5 % van alle hoofdaftekeningen is bles, terwijl bijzondere vormen zoals sneb, witte snuit en onderlipvlek alleen sporadisch voorkomen.

Beenaftekeningen vindt men het meest aan het achterbeen, een verschijnsel dat eveneens door WALTHER (1913) gevonden werd en onlangs nog eens door BRIQUET (1959) werd bevestigd. De laatste onderzoeker wijst ook nog op de positieve correlatie die er bestaat tussen hoofd- en beenaftekeningen. In tabel 6 komt dit tot uitdrukking in het feit dat bij vos en schimmel aftekeningen aan de benen niet voorkomen zonder het gelijktijdig optreden van aftekeningen aan het hoofd.

Opvallend is het lage percentage voskleur. Vaak vindt men de vermelding: lichte of witte manen en staart, en geappeld. Daar de afstamming niet of onvolledig in de stamboeken stond aangegeven, kon niet worden nagegaan uit welke paringen de voskleurige paarden stamden. Aangezien vossen, behalve uit voskleurige ouders, bij een overwegen van zwart en bruin in de populatie vooral zullen voortkomen uit paringen van heterozygoot zwarte en heterozygoot bruine onder elkaar en van heterozygoot zwart × heterozygoot bruin, is aan te nemen dat zwart (en bruin) op dit tijdstip reeds grotendeels homozygoot waren.

Waarschijnlijk stamden de voskleurige paarden echter uit vosouders, te meer daar buiten stamboekverband in deze periode nog enkele voshengsten dekten. In 1901 werden op de rijkskeuring aangeboden en goedgekeurd: William, 5-jarige zweetvos van T. Tjalma te Wychen; Frans, 3-jarige geappeld vos van de Winter te Balk; de 4-jarige geappeld vos Sifax van Y. J. Boersma te Oudega; Siegfried, 10-jarige geappeld vos van J. Hoven te Idskenshuyzen en Alexander, 3-jarige geappeld vos van H. A. de Vries te ter Idzard. Verder nog de bekende zweetvos van M. Groen te Oldeholtwolde, die ondanks afkeuring jarenlang dekte en minstens, volgens de eigenaar, 600 veulens verwekte. Hij werd in 1908 nog aangeboden op de rijkskeuring te Leeuwarden. De laatste vosmerrie werd opgenomen in het hulpboek in 1920. Dit was Flora 17H, geboren in 1910, zweetvos met grijze staart en manen van W. A. Frankena te Heeg.

Zwart komt in verschillende nuances voor. Vaak heeft de robe een rossigbruine gloed, afhankelijk van de lichtval op het haar. Gitzwart en diepzwart vindt men maar zelden. Gitzwart waren de hengsten De Jonge Onsta 89 en Sultan 105. De hengst Jan 188 was diepzwart en tevens geappeld. Volgens CASTLE (1940) zou hieraan een aparte factor (E^d, een mutant van het uitbreidings-gen E) ten grondslag liggen.

In de periode onder beschouwing wordt ongeveer 0,5 % der merriën opgegeven als vaalzwart. Hieronder wordt verstaan de bruine verkleuring der haren op de romp, naar men meent door de blekende werking van de zon. Het verschijnsel wordt echter al vroeg in het jaar geconstateerd bij sterk transpireren. In de winter zijn deze paarden geheel zwart. Vaalzwart komt nog steeds voor bij een aantal paarden, maar het wordt niet meer in het signalement vermeld.

Als schakeringen van bruin werden gevonden: gewoon bruin in 68,38 %, donkerbruin in 27,01 %, kastanjebruin in 1,73 %, lichtbruin in 1,73 % en geelbruin in 1,15 %. Van de 90 stamhengsten, opgenomen in de jaren 1880-'95, werden er 5 (5,56 %) als bruin opgegeven. Het waren David 11 en De Keizer 18 kastanjebruin; Membrino 34, Bruno 38 en Radboud 67 donkerbruin. Alleen de laatste hengst kon met zekerheid als heterozygoot worden onderkend, daar hij ook zwarte veulens gaf.

TABEL 7

Haarkleur (in %) bij 535 merriën opgenomen in de periode 1895-1918.

	Zwart	*Bruin*	*Vos*	*Schimmel*
Periode Period 1895-1908 (306)	83,01	15,03	1,31	0,65
Periode Period 1908-1918 (229)	93,45	6,11	0,44	0,0
	Black	*Bay/brown*	*Chestnut*	*Grey/roan*

TABLE 7

Percentages of coat colours in 535 mares registered in the period 1895-1918.

De toename van de zwarte kleur in de volgende jaren blijkt uit tabel 7, waarin men de percentages der robes vindt van de merriën geregistreerd in de 2 perioden 1895-1908 en 1908-'18. In de eerste periode is bij de zwarte robe het percentage hoofdaftekeningen reeds gedaald tot 17,72 % en bij de bruine robe tot 21,74 %.

De laatste 8 bruine volbloedmerriën werden opgenomen in 1918, terwijl in 1928 nog werd ingeschreven in het hulpboek de merrie Nelly 90H, lichtbruin, geboren in 1916. Daarna komt uitsluitend zwart voor. De stringente eis: zwart voor stamboekopname dateert uit het begin der dertiger jaren. Voshengsten werden nooit opgenomen.

Stekelharigheid komt voor in 2,10 % (1880-1895) en in 2,63 % (1895-1908). Daarna is ze geleidelijk aan verdwenen. Het is bekend dat er van de hengsten Cremer 136 en Plutus 156 nogal eens veulens kwamen met witte haren verspreid over het lichaam, mogelijk op te vatten als een lichte vorm van stekelharigheid.

Het is nog niet duidelijk hoe stekelharigheid genetisch moet worden gezien. Sommigen (SCHWARK 1965) denken hierbij aan een allel van de bontfactor, anderen (MERKENS 1953) wijzen op een mogelijke relatie met onveranderlijk schimmel (roan). Het is in dit verband zeker merkwaardig dat men vroeger stekelharigheid in een hoog percentage genoteerd vindt in het signalement van het Nederlands Trekpaard, voordat roan de modekleur werd.

Interessant is verder dat ook twee zwartbonte merries werden geregistreerd, namelijk Emma 2501, geboren in 1905 en van onbekende afstamming, dus mogelijk niet-Fries, en Emma 2977, geboren in 1908, opgegeven als zijnde van Fries ras. Van deze laatste merrie werden 5 geheel zwarte afstammelingen opgenomen. Een van hen is de stamhengst Colijn 135 van Paulus 121, geboren in 1923. Het is niet bekend of in deze merriestam, die nog steeds bestaat en 14 opgenomen dieren omvat, verder nog bonte paarden zijn voorgekomen.

TABEL 8
Aftekeningen bij 4300 veulens, geboren in de periode 1943-'53. Tussen ( ) in %.

	Hengstveulens		*Merrieveulens*	
	1943-'48	*1948-'53*	*1943-'48*	*1948-'53*
Kol Star	27 (2,68)	24 (2,65)	23 (2,08)	27 (2,10)
Kolletje Small star	29 (2,88)	23 (2,54)	41 (3,72)	29 (2,26)
Vlekje Small patch	9 (0,89)	6 (0,66)	9 (0,82)	9 (0,70)
Stip Stip	13 (1,29)	11 (1,21)	15 (1,36)	13 (1,01)
Streepje Small stripe shaped star	3 (0,30)	1 (0,11)	3 (0,27)	1 (0,08)
e.w.h. few white hairs on forehead	49 (4,86)	37 (4,08)	53 (4,80)	68 (5,30)
Beenaftekeningen Leg markings only	21 (2,08)	11 (1,21)	9 (0,82)	26 (2,03)
Aft. aan hoofd + been Combined face-leg markings	2 (0,20)	2 (0,22)	9 (0,82)	9 (0,70)
Geen aftekeningen No markings	855 (84,82)	791 (87,31)	941 (85,31)	1101 (85,81)
Totaal aantal veulens Total no. of foals	1008 (100,00)	906 (99,99)	1103 (100,00)	1283 (99,99)
	Colts		*Fillies*	

TABLE 8
White markings in 4300 foals born in the period 1943-'53. Between ( ) in %.

2.3.3. HET VOORKOMEN VAN AFTEKENINGEN BIJ HET HUIDIGE FRIESE PAARD

Daar tegenwoordig voor opname in het stamboek slechts een kleine aftekening op het voorhoofd is toegestaan, is het van praktisch belang een inzicht te verkrijgen in het voorkomen, maar vooral in de erfelijkheid der aftekeningen.

In het algemeen zijn bij het paard aftekeningen aan hoofd en benen, bij een min of meer constante plaats van optreden, nogal variabel in vorm en uitbreiding. Aan het hoofd komen ze voor op 4 plaatsen (BLUNN/HOWELL 1936):

voorhoofd, neusrug, neus en bovenlip en (of) onderlip, en zijn vaak symmetrisch gelocaliseerd ten opzichte van de mediaanlijn van het gelaat. In vergelijking met andere rassen (BLUNN/HOWELL 1936, SALISBURY 1941, DREUX 1966) komen aftekeningen bij het Friese paard voor in slechts enkele, weinig uitgebreide vormen.

Voor een beter inzicht in de voorkomende vormen, werd het signalement nagegaan van 4300 opgegeven veulens uit de jaargangen 1943-'53 (tabel 8). In tegenstelling tot DREUX (1966), die 16 mogelijke, in een serie gerangschikte, fenotypen onderscheidt, blijken bij het Friese ras in hoofdzaak de volgende, naar afnemende grootte gerangschikte, vormen voor te komen: kol, kolletje, vlekje, streepje (= streepvormig kolletje), stip en e.w.h. (enige witte haren voor het hoofd). Deze aftekeningen komen alle voor op het voorhoofd boven de lijn die de ogen verbindt. Daar de in het signalement opgegeven omschrijving primair door de fokker wordt gegeven (een controle op foutieve opgave is slechts mogelijk bij de dieren die later in het stamboek worden opgenomen), zal de onderscheiding in kol, kolletje en vlekje in veel gevallen arbitrair zijn, te meer door de vloeiende overgangen die tussen deze vormen bestaan. De aftekening e.w.h. (waartoe ook het sporadisch voorkomend bloempje behoort) wordt in bovenstaande serie beschouwd als de lichtste vorm van hoofdaftekening, komt relatief vrij vaak voor, en is niet specifiek voor het Friese ras (e.w.h. werd b.v. gevonden in 4,23 % bij 500 dieren geregistreerd in het HACKNEY STUDBOOK, vol. 43, 1960).

DREUX (1966) wijst in dit verband op de mogelijkheid van het bestaan van 2 series aftekeningen aan het hoofd, waarvan de vormen toenemen in grootte en uitbreiding. In de ene serie gaat de aftekening uit van één centrum op het voorhoofd en breidt zich uit naar beneden, in de andere serie zijn er klaarblijkelijk 2 centra, één op het voorhoofd en één in het gebied neus-bovenlip, die bij uitbreiding in elkaar overgaan, zodat aan het eind van beide series dezelfde aftekening (een doorlopende bles) ontstaat.

Een aanduiding voor het bestaan van de 2e serie vindt men bij het Friese paard maar zelden: in slechts 9 gevallen (0,21 %) werd een aftekening op het voorhoofd gepaard gaande met een aftekening op neus of bovenlip gevonden. Het betrof 6 gevallen van kol en 3 van e.w.h., gepaard gaande met eenmaal wit snuitje, eenmaal sneb, eenmaal e.w.h. en tweemaal wit vlekje op de neus, en verder tweemaal vlekje en tweemaal e.w.h. op de bovenlip. Een uitgesproken bles schijnt tegenwoordig zeldzaam te zijn; ze kwam niet voor in het onderhavige materiaal. (Slechts 1 veulen met bles werd verder gevonden onder de 2598 veulens, geregistreerd in de jaren 1953-'61.)

Tabel 8 geeft een overzicht van de voorkomende aftekeningen bij hengsten merrieveulens, geboren in de jaren 1943-'48 en 1948-'53.

Daar bekend is dat vanaf ongeveer 1950 in toenemende mate niet meer alle (hengst)veulens worden opgegeven door de fokker, kan door deze indeling worden nagegaan in welke mate dit het geval is en verder of de fokker reeds een voorselectie toepast, in die zin dat hij minder geneigd is hengstveulens met aftekeningen te laten registreren.

Het blijkt nu dat in de periode 1948-'53 minder hengstveulens zijn geregistreerd. De verhouding hengstveulens: totaal aantal veulens is in de jaren 1943-'48 0,48, in de periode 1948-'53 echter 0,41. Deze laatste verhouding ver-

schilt significant ($\chi_1^2 = 25{,}72$; $p < 0{,}005$) van de in het algemeen bij het paard voorkomende waarde van 0,49. Een verdere afname van deze ratio tot 0,39 werd geconstateerd over de jaren 1953-'61, waarin 2598 veulens werden opgegeven.

Beenaftekeningen komen voor bij de hengstveulens in 1,88 % (met de verdeling 1,67 % uitsluitend aan de benen en 0,21 % gecombineerd met een hoofdaftekening), bij de merrieveulens in 2,22 % (1,46 % uitsluitend aan de benen en 0,76 % gecombineerd aan hoofd en benen). Hoewel per periode de frequentie der beenaftekeningen bij hengst- en merrieveulens nogal uiteenloopt, is het verschil tussen het aantal aftekeningen bij het totaal der hengst- en merrieveulens niet significant (tabel 10.1). Naar uit tabel 9 blijkt, komen beenaftekeningen overwegend voor aan het achterbeen (75 tegen 8 aan het voorbeen) en met een voorkeur voor links (55 tegen 33 rechts).

TABEL 9
Beenaftekeningen naar uitgebreidheid en localisatie.

Uitgebreidheid der beenaftekeningen		*Localisatie der beenaftekeningen*	
Kleine aftekeningen (wit a.d. kroonrand, witte bal, witte haren in de koot) Smal markings	56	Links achter Left hind leg	38
Sokje Half pastern	19	Links voor Left fore leg	2
Sok Pastern	10	Rechts achter Right hind leg	19
Witvoet Sock	2	Rechts voor Right fore leg	1
Wit been Stocking	2	Links achter + rechts achter Left hind + right hind leg	13
Totaal Total	89	Links achter + links voor Left hind + left fore leg	1
		Links achter + links voor + rechts voor Left hind + left fore + right fore leg	3
		Rechts achter + rechts voor Right hind + right fore leg	1
		Aan 4 benen On all 4 legs	2
		Niet nader aangegeven Not specified	9
Extension of leg markings		*Location of legmarkings*	

TABLE 9
Legmarkings according to extension and location.

TABEL 10

Overzicht der uitgevoerde toetsen.

Getoetste verschillen	χ_1^2	*P*	*Significantie*
1. Beenaftekeningen bij merrieveulens tegen beenaftekeningen bij hengstveulens Leg markings in fillies against leg markings in colts	0,002	> 0,95	—
2. Beenaftekeningen in combinatie met hoofdaftekeningen tegen beenaft. zonder hoofdaft. Leg markings combined with face markings against leg markings without face markings	11,92	< 0,001	+
3. Beenaftekeningen bij veulens uit H-boekmerriën tegen beenaft. bij veulens uit stamboekmerriën Leg markings in foals out of Appendix-mares against leg markings in foals out of Studbook-mares	4,45	< 0,05	+
4. Hoofdaftekeningen bij merrieveulens tegen hoofdaftekeningen bij hengstveulens Face markings in fillies against face markings in colts	0,43	> 0,50	—
a. Kol bij merrieveulens tegen kol bij hengstveulens Star in fillies against star in colts	0,12	> 0,50	—
b. e.w.h. bij merrieveulens tegen e.w.h. bij hengstveulens f.w.h. in fillies against f.w.h. in colts	2,24	> 0,10	—
5. Hoofdaftekeningen bij de ouders tegen hoofdaft. bij de veulens Face markings in the parents against face markings in their offspring	1,33	> 0,20	—
Tested differences	χ_1^2	*P*	*Significance*

TABLE 10

Review of χ^2 – tests done.

TABEL 11
Verdeling der aftekeningen op het voorhoofd bij 4300 veulens.

	Hengstveulens Aantal	(%)	*Merrieveulens* Aantal	(%)	*Totaal* aantal	(%)
Kol Star	54	(2,82)	53	(2,22)	107	(2,49)
Kolletje Small star	53	(2,77)	75	(3,14)	128	(2,98)
Vlekje Small patch	24	(1,25)	29	(1,21)	53	(1,23)
Stip Stip	15	(0,78)	18	(0,75)	33	(0,76)
Streepje Small stripe shaped star	4	(0,21)	4	(0,17)	8	(0,18)
e.w.h. f.w.h.	86	(4,49)	130	(5,45)	216	(5,04)
Geen hoofdaft. No face markings	1678	(87,67)	2077	(87,05)	3755	(87,32)
Totaal aantal veulens Total no. of foals	1914	(99,99)	2386	(99,99)	4300	(100,00)
	No. Colts	(%)	*No. Fillies*	(%)	*Total no.*	(%)

TABLE 11
Distribution of markings on the forehead in 4300 foals.

Zoals bij andere rassen (BRIQUET 1959, DREUX 1966) kon ook bij het Friese paard een verband worden aangetoond tussen hoofd- en beenaftekeningen: beenaftekeningen komen significant vaker voor in combinatie met hoofdaftekeningen dan zonder hoofdaftekeningen (tabel 10.2).

Voorts bleken veulens met beenaftekeningen significant vaker af te stammen van H-boekmoeders (tabel 10.3). Bij de H-boekmerriën blijkt dus een hogere frequentie van het (de) gen(en) voor beenaftekeningen. Dit is geheel volgens de verwachting, daar vanaf 1940 een gedeelte der H-boekmerriën geheel zwarte afstammelingen zijn van merriën die niet opgenomen werden wegens ongewenste beenaftekeningen.

Hoofdaftekeningen komen voor in 12,68 % (zie tabel 11). In beide perioden worden bij hengst- en merrieveulens overeenkomstige waarden gevonden, die slechts geringe fluctuaties vertonen. Zo bestaat er bij hengst- en merrieveulens geen significant verschil in het voorkomen van hoofdaftekeningen in totaal (tabel 10.4), en evenmin wanneer de hoofdaftekeningen worden gesplitst in kol (+kolletje etc.) enerzijds en e.w.h. anderzijds (tabel 10.4a en 10.4b).

De bij de ouders der betreffende veulens gevonden frequentie der hoofdaftekeningen (het betrof 253 merriën en 3 hengsten met aftekening en 1578 merriën en 34 hengsten zonder aftekening) verschilt niet significant van die welke bij de veulens gevonden werd (tabel 10.5), zodat aangenomen mag worden dat, zo er al een voorselectie wordt toegepast door de fokker bij het opgeven van de veulens, deze niet afhankelijk is van het al of niet voorkomen van een hoofdaftekening bij het veulen.

Uit tabel 11 blijkt verder dat kleine aftekeningen overwegen. De aftekeningen kolletje, vlekje, streepje en stip (5,15 %) zijn ruim tweemaal zo frequent als kol (2,49 %) en komen ongeveer even vaak voor als e.w.h. (5,04 %). Hier tegenover vond DREUX (1966), die slechts onderscheid maakt in kol en bles, bij 2019 Franse draverveulens: alleen kol (zonder rekening te houden met eventuele aftekeningen op de neus en bovenlip) in 45,66 %; kol + bles in 29,62 % en hoofdaftekeningen in totaal in 76,81 %.

BLUNN en HOWELL (1936) vonden in hun materiaal (Arabische paarden) kol in 25,37 %; kol + bles in 58,31 % en hoofdaftekeningen in totaal in 96,98 %.

2.3.4. DE VERERVING DER AFTEKENINGEN AAN HET HOOFD

Over de vererving der aftekeningen vindt men in de literatuur verschillende meningen. WALTHER (1913) toonde voor het eerst de erfelijke natuur der aftekeningen aan en kwam tot de conclusie dat aftekeningen afhankelijk zijn van één enkel genpaar. MUNCKEL (1929) nam één dominant gen + modificerende genen aan. Een remmende factor H (mogelijk samenhangend met de zwartfactor B) zou het optreden der aftekeningen beïnvloeden. De onderzoekers CREW en SMITH (1930) namen eveneens een dominant basisgen (M) aan voor de hoofdaftekeningen en eveneens modificerende genen die vorm en uitbreiding beïnvloeden. Hier tegenover zouden volgens KLEMOLA (1933) alle aftekeningen, ook de meer uitgebreide (die men bijvoorbeeld vindt bij het Clydesdale paard), recessief worden overgeërfd. SALISBURY en BRITTON (1941) namen een polymere erfelijkheid aan en meenden dat er naast dominante ook recessieve vormen bestaan. Het belangrijkste onderzoek op dit gebied is dat van BLUNN en HOWELL (1936) die tot de conclusie kwamen dat kol, bles en sneb ieder veroorzaakt worden door een dominant gen met volledige penetrantie, en dat de vlek op onderlip en kin recessief is. Zij vonden verder geen verband tussen aftekening en de kleur der robe. BRIQUET (1959) meent dat er ook hoofdaftekeningen zijn die onafhankelijk van beenaftekeningen worden overgeërfd en verder dat de vorm der aftekeningen afhankelijk is van de werking van modificerende genen.

Aan de hand van de veulens, geboren in de jaren 1943-'53, werd nu getracht nadere informatie te krijgen over de vererving van hoofdaftekeningen bij het Friese paard. Bij alle veulens (4300) kon het fenotype der ouders worden vastgesteld. Wanneer men de indeling: kol, kolletje, vlekje, streepje, stip, e.w.h. en geen aftekening aanhoudt, ontstaan 28 mogelijke paringstypen. Daar verschillende klassen niet of slechts weinig bezet waren, en de verschillende vormen van kol waarschijnlijk irrelevant zijn met betrekking tot de te toetsen hypothesen, werden de aftekeningen: kol, kolletje, vlekje, streepje en stip

TABEL 12

Overzicht der gevonden paringen, waarbij kol, kolletje, vlekje, stip en streepje samengevoegd zijn tot één klasse „kol". Tussen ( ) in %.

Paringstype en -frequentie der ouders		*Type en frequentie der afstammelingen* Kol	e.w.h.	Geen aft.	*Totaal*
Kol × kol Star × star	4	2 (50,00)	1 (25,00)	1 (25,00)	4
Kol × e.w.h. Star × f.w.h.	20	8 (34,78)	3 (13,04)	12 (52,18)	23
Kol × geen aftekening Star × no marking	320	84 (19,22)	37 (8,47)	316 (72,31)	437
e.w.h. × e.w.h. f.w.h. × f.w.h.	17	6 (28,57)	3 (14,29)	12 (57,14)	21
e.w.h. × geen aft. f.w.h. × no marking	404	59 (10,21)	54 (9,34)	465 (80,45)	578
Geen aft. × geen aft. No mark. × no mark.	2283	170 (5,25)	118 (3,64)	2949 (91,11)	3237 4300
Mating type and frequency in parents		*Star*	*f.w.h.*	*No markings*	*Total*
		Type and frequency in offspring			

TABLE 12

Matings and results. Star, small star, small patch, stip and small stripe-shaped star are combined into one class, called „star". Between ( ) in %.

samengevoegd tot één klasse: „kol" genaamd. De aftekening e.w.h., die duidelijk af te grenzen is van kol, wordt voorlopig nog gehandhaafd in een aparte klasse, zodat in totaal 6 paringsmogelijkheden werden aangehouden (zie tabel 12). Desondanks valt het op dat de rubriek aftekening × aftekening erg klein is ten opzichte van de rubrieken aftekening × geen aftekening en geen aftekening × geen aftekening, en dat in alle rubrieken naast kol telkens ook e.w.h. ontstaat.

Het totaal aantal aftekeningen uit kol × geen aftekening is significant hoger dan dat uit e.w.h. × geen aftekening (tabel 13.1), hetgeen veroorzaakt wordt door de aftekening kol die significant vaker ontstaat uit de eerste paring (tabel 13.1a), terwijl het aantal e.w.h. uit beide paringstypen niet significant verschilt (tabel 13.1b). Vergeleken met de rubriek geen aftekening × geen aftekening resulteert uit de paring e.w.h. × geen aftekening niet alleen een significant groter aantal aftekeningen in het algemeen (tabel 13.2), maar ook de onderdelen kol en e.w.h. ontstaan significant vaker uit de laatste paring (tabel 13.2a en 13.2b). Blijkbaar hoort e.w.h. eveneens tot de erfelijke vormen van aftekening, maar is kol de vorm die sterker penetreert. Het totaal aantal aftekeningen uit de paringen kol × e.w.h. en e.w.h. × e.w.h. verschilt niet significant (tabel 13.3).

TABEL 13
Overzicht der uitgevoerde toetsen.

Getoetste verschillen	χ_1^2	*P*	*Significantie*
1. Hoofdaftekeningen (totaal) uit kol × geen aft. tegen hoofdaft. uit e.w.h. × geen aft. Face markings (total) out of star × no marking against face markings out of f.w.h. × no marking	9,74	< 0,01	+
a. Kol uit kol × geen aft. tegen kol uit e.w.h. × geen aft. Star out of star × no marking against star out of f.w.h. × no marking	15,97	< 0,001	+
b. e.w.h. uit kol × geen aft. tegen e.w.h. uit e.w.h. × geen aft. f.w.h. out of star × no marking against f.w.h. out of f.w.h. × no marking	0,35	> 0,50	—
2. Hoofdaftekeningen uit e.w.h. × geen aft. tegen hoofdaft. uit geen aft. × geen aft. Face markings out of f.w.h. × no marking against face markings out of no marking × no marking	58,04	< 0,001	+
a. Kol uit e.w.h. × geen aft. tegen kol uit geen aft. × geen aft. Star out of f.w.h. × no marking against star out of no marking × no marking	20,47	< 0,001	+
b. e.w.h. uit e.w.h. × geen aft. tegen e.w.h. uit geen aft. × geen aft. f.w.h. out of f.w.h. × no marking against f.w.h. out of no marking × no marking	35,67	< 0,001	+
3. Hoofdaftekeningen (totaal) uit kol × e.w.h. tegen hoofdaft. uit e.w.h. × e.w.h. Face markings (total) out of star × f.w.h. against face markings out of f.w.h. × f.w.h.	0,001	> 0,95	—
Tested differences	χ_1^2	*P*	*Significance*

TABLE 13
Review of χ^2 – tests done.

Uitgaande van de gegevens uit tabel 12 kunnen nu verschillende hypothesen omtrent de vererving worden getoetst. Wanneer wordt aangenomen dat hoofdaftekeningen veroorzaakt worden door één basisgen dan zijn er theoretisch de volgende mogelijkheden:

a. Recessieve vererving met complete penetrantie.
b. Volledig dominante vererving met complete penetrantie.
c. Onvolledig dominante vererving met complete penetrantie.
d. Recessieve vererving met incomplete penetrantie.
e. Volledig dominante vererving met incomplete penetrantie.
f. Onvolledig dominante vererving met incomplete penetrantie.

Onder hypothese a. worden uit de paring aftekening × aftekening uitsluitend nakomelingen verwacht met aftekening, hetgeen niet het geval is (zie tabel 12).

Onder hypothese b. worden uit de paring geen aftekening × geen aftekening uitsluitend nakomelingen zonder aftekening verwacht, hetgeen duidelijk niet het geval is.

Onder hypothese c. geldt hetzelfde als onder hypothese b.. Bovendien zouden de heterozygoten herkenbaar moeten zijn aan hun fenotype. Zou men kol (alle vormen) als de homozygote vorm aannemen en e.w.h. als de heterozygote vorm, dan zou de paring kol × kol uitsluitend kol moeten geven. Daar dit paringstype zeer weinig voorkomt in het onderhavige materiaal, werd dit laatste uitgebreid met de afstammelingen (geregistreerd in de jaren vóór 1943) van 2 hengsten met kol. Ook uit deze gegevens (zie tabel 14) blijkt duidelijk dat kol × kol niet altijd kol geeft maar ook e.w.h. en geen aftekeningen.

TABEL 14

Paringsresultaten van 2 hengsten met kol.

Paringstype en -frequentie ouders		*Type en frequentie der afstammelingen* *Kol*	*e.w.h.*	*Geen aft.*	*Totaal*
Kol × kol Star × star	17	18	3	8	29
Kol × e.w.h. Star × f.w.h.	9	6	1	6	13
Kol × geen aft. Star × no marking	163	89	24	175	288
Mating type and frequency in parents		*Star* *Type and frequency in offspring*	*f.w.h.*	*No mark.*	*Total*

TABLE 14

Matings and results in 2 sires with star.

Bovenstaande argumenten gelden ook voor de hypothese f., waarbij uit kol × kol uitsluitend de fenotypen „kol" en „geen aftekening" verwacht worden, hetgeen volgens tabel 14 ook niet het geval is. Samenvattend kan men dus

stellen dat de hypothese van één gen met volledige penetrantie te verwerpen is, zowel bij recessieve als dominante vererving. Wat betreft de hypothesen met onvolledige penetrantie zijn er nu nog twee mogelijkheden waarop nader zal worden ingegaan.

Onder hypothese d. (recessieve vererving met incomplete penetrantie) kan een populatiemodel worden opgesteld, mits aan de voorwaarden van willekeurige paring is voldaan. Aan deze voorwaarde zal niet voldaan zijn, wanneer blijkt dat tegen aftekening gefokt is doordat merriën met aftekening bij voorkeur gepaard werden met hengsten zonder aftekening en vice versa. Een onderzoek naar de frequenties van deze paringen leverde op:

	Gepaard met merriën		
	Met aftekening	*Zonder aftekening*	
Hengsten met aftekening Sires with marking	41 (12,97 %)	275 (87,03 %)	316
Hengsten zonder aftekening Sires without marking	449 (16,43 %)	2283 (83,57 %)	2732
	490	2558	3048
	With marking	*Without marking*	
	Mated with mares		

Aan de hand van deze gegevens kan een duidelijke fenotypische voorkeursparing niet worden aangetoond ($\chi_1^2 = 2{,}78$; $p > 0{,}05$).

Verder moet worden nagegaan of het(de) gen(en) voor hoofdaftekening gekoppeld is(zijn) aan het geslachtschromosoom. Een vergelijking van de frequenties van hoofdaftekening bij de veulens uit de reciproke paringen: hengsten met aftekening × merriën zonder aftekening en vice versa:

	Afstammelingen		
	Met aftekening	*Zonder aftekening*	
Hengsten met aftekening × merriën zonder aftekening Sires with marking × Mares without marking	80 (21,51 %)	292 (78,49 %)	372
Hengsten zonder aftekening × merriën met aftekening Sires without marking × mares with marking	154 (23,95 %)	489 (76,05 %)	643
	234	781	1015
	With marking	*Without marking*	
	Offspring		

leverde geen significant verschil op ($\chi_1^2 = 0{,}94$; $p > 0{,}25$), zodat aangenomen mag worden dat het(de) gen(en) voor hoofdaftekening niet gelegen is(zijn) in het geslachtschromosoom.

Worden uit tabel 12 alle aftekeningen samengevoegd tot één klasse dan is het vereenvoudigde schema:

	Aftekening	*Geen aftekening*	*Totaal*
Aftekening × aftekening Marking × marking	23 (47,92 %)	25 (52,08 %)	48
Aftekening × geen aftekening Marking × no marking	234 (23,24 %)	781 (76,76 %)	1015
Geen aftekening × geen aftekening No marking × no marking	288 (8,88 %)	2949 (91,12 %)	3237
	Marking	*No marking*	*Total*

Stel verder dat de frequentie van het f-gen (aftekening) = q, en de frequentie van het F-gen (geen aftekening) = 1 − q = p, en dat x = de penetrantie van hoofdaftekeningen in het algemeen. Het populatiemodel kan nu als volgt worden voorgesteld:

Fenotype	*Genotype*	*Verwachte relatieve frequentie*	*Gevonden relatieve frequentie*
Aftekening Marking	ff	q^2x	0,1268
Geen aftekening No marking	ff Ff FF	$q^2(1-x)$ 2pq p^2	0,8732
Phenotype	*Genotype*	*Expected frequency*	*Observed frequency*

De penetrantie (x) kan nu geschat worden uit de resultaten van de rubriek aftekening × aftekening : $x = \frac{23}{48} = 0{,}479$. Voor de genfrequenties volgt dan: $q = 0{,}514$ en $p = 0{,}486$, en voor de verwachte relatieve genotype-frequenties: $q^2(1 - x) = 0{,}1376$, $2pq = 0{,}4996$ en $p^2 = 0{,}2361$.

De berekening van het aantal verwachte recessieve afstammelingen met aftekening uit de paringstypen die recessieve afstammelingen kunnen geven en de toetsing hiervan met de gevonden aantallen worden hieronder uitgebreid weergegeven:

Paringstype	*Verwacht aantal aftekeningen*	*Gevonden aantal aft.*	χ_1^2	*P*
Aftekening × geen aftekening Marking × no marking				
ff × ff	$(\frac{0{,}1376}{0{,}8732})$. 1015 × 0,479 = 76,33			
ff × Ff	½ $(\frac{0{,}4996}{0{,}8732})$. 1015 × 0,479 = 139,05			
	Totaal Total 215,38	234	1,62 >	0,20
Geen aftekening × geen aftekening No marking × no marking				
ff × ff	$(\frac{0{,}1376}{0{,}8732})^2$. 3237 × 0,479 = 38,22			
Ff × Ff	¼ $(\frac{0{,}4996}{0{,}8732})^2$. 3237 × 0,479 = 126,82			
2ff × Ff	$(\frac{0{,}1376}{0{,}8732})$ $(\frac{0{,}4996}{0{,}8732})$. 3237 × 0,479 = 139,25			
	Totaal Total 304,29	288	0,87 >	0,30
Mating type	*Expected no. of markings*	*Observed no. of markings*	χ_1^2	*P*

Vergelijking van de verwachte en gevonden aantallen veulens met aftekeningen levert dus geen significante verschillen op, hetgeen ook het geval is wanneer men aanneemt dat slechts het fenotype „kol" (voorkomend in de populatie met een frequentie van 7,64 %) een aftekening is

$$(\text{zodat } x = \frac{2}{4} = 0{,}5 \text{ en } q^2x = 0{,}0764).$$

Uit tabel 14 blijkt dat de penetrantie groter kan zijn dan die welke berekend werd uit de gegevens van tabel 12. Wanneer men uitgaat van een gemiddelde penetrantie (x = 0,559), geschat uit de gecombineerde gegevens van de paringsrubriek aftekening × aftekening van tabel 12 en 14, dan geeft de uitgevoerde toetsing aan de hand van de gegevens van tabel 12 eveneens een goede, en zelfs nog betere overeenkomst tussen de verwachte en gevonden aantallen veulens met aftekening, zoals uit het volgende overzicht blijkt:

Paringstype	*Aantal aftekeningen* *Verwacht*	*Gevonden*	χ_1^2	*p*
Aftekening × aftekening Marking × marking	26,83	23	0,55	> 0,30
Aftekening × geen aftekening Marking × no marking	232,83	234	0,01	> 0,90
Geen aft. × geen aft. No marking × no marking	293,91	288	0,12	> 0,70
Mating type	*Expected* *No. of markings*	*Observed*	χ_1^2	*p*

(Test based on penetrance x = 0.559, based on joined data from table 12 and 14)

Uit de hierboven uitgevoerde toetsingen blijkt dat op grond van de bevindingen de hypothese der recessieve vererving met incomplete penetrantie (nog) niet verworpen kan worden.

Nadere beschouwing van het materiaal, waarbij de veulens gerangschikt werden naar de vader, geeft echter aanleiding tot de volgende opmerkingen.

Alle veulens stamden af van 37 hengsten, waarvan 3 met en 34 zonder aftekening. Onder de 34 hengsten zonder aftekening, die dus volgens hypothese d. genotypisch kunnen zijn ff, Ff en FF, waren er 6 die geen aftekening gaven bij de veulens uit merriën met aftekening (genotypisch ff). Zij zouden dus kunnen zijn Ff of FF. Het aantal veulens van elk der 6 hengsten was nu zo klein (variërend van 1-7) dat het niet geven van een aftekening bij hun veulens nog geheel toevallig kon zijn. Wanneer men uitgaat van een penetrantie van 0,479 zal de kans op „geen aftekening" bij alle afstammelingen van n paringen zijn: bij de paring ♂ ff × ♀ ff : $(1 - 0{,}479)^n$, en bij de paring ♂ Ff × ♀ ff : $(\frac{1}{2} \times 0{,}521 + \frac{1}{2} \times 1)^n = (\frac{1}{2} \times 1{,}521)^n$, zodat respectievelijk ongeveer 5 en ongeveer 11 veulens zonder aftekening achtereenvolgens geboren moeten worden om met een risico van 5 % of minder te mogen aannemen dat de hengst genotypisch FF is.

Bovendien werden de 6 hengsten ook nog gepaard met merriën zonder aftekening. Levert deze paring een veulen op mét aftekening dan moet aangenomen worden dat de hengst minstens één f-gen bezit. Ieder van de 6 hengsten gaf nu bij merriën zonder aftekening één of meer veulens met aftekening. Samenvattend werd dus gevonden dat alle hengsten zonder aftekening veulens met aftekening gaven, hetzij bij merriën met aftekening, hetzij bij merriën zonder aftekening, zodat alle hengsten genotypisch Ff of ff zouden zijn.

Dit is zeer onwaarschijnlijk, daar bij de gegeven waarde van p (de relatieve frequentie van het F-gen = 0,486) gemiddeld 8 hengsten met genotype FF verwacht worden (sd = ± 1,42; het 95 % waarschijnlijkheids-interval = 5 – 11 hengsten).

Op grond van deze overwegingen moet de bij de toetsing gevonden aanpassing als een schijnaanpassing beschouwd worden en kan de hypothese der recessiviteit met incomplete penetrantie verworpen worden.

Onder hypothese e: dominantie met onvolledige penetrantie, kan eveneens een populatiemodel worden opgesteld, waarbij rekening gehouden moet worden met de penetrantie (x) der homozygoten en met de penetrantie (y) der heterozygoten. x en y hoeven niet gelijk te zijn en in onderstaande toetsing wordt aangenomen dat $x > y$.

Wanneer wederom alle aftekeningen samengenomen worden in één klasse dan is het populatiemodel als volgt:

Fenotype	*Genotype*	*Verwachte relatieve frequentie*	*Gevonden relatieve frequentie*
Aftekening Marking	FF	p^2x	} 0,1268
	Ff	$2pqy$	
No marking Geen aftekening	FF	$p^2(1-x)$	} 0,8732
	Ff	$2pq(1-y)$	
	ff	q^2	
Phenotype	*Genotype*	*Expected frequency*	*Observed frequency*

De grootheden x, y, p, en q kunnen nu niet berekend worden aan de hand van een der paringsrubrieken. De waarden van x en y aan de ene kant en die van p en q aan de andere kant zijn onafhankelijk van elkaar, maar blijken empirisch slechts te variëren binnen nauwe grenzen. De volgende toetsing gaat uit van de gekozen waarden:

$p = 0{,}2$,$q = 0{,}8$ hieruit $p^2x = 0{,}028$
$x = 0{,}7$,$y = 0{,}3$ volgt: $2pqy = 0{,}096$

$p^2(1-x) = 0{,}012$
$2pq(1-y) = 0{,}224$
$q^2 = 0{,}640$

De berekening en toetsing van het aantal dominante afstammelingen met aftekening uit de paringstypen die dominante afstammelingen kunnen geven is nu als volgt:

Paringtype	*Verwacht aantal aftekeningen*		*Gevonden aantal aft.*	χ^2	*P*
Aftekening × aftekening Marking × marking					
FF × FF	$(\frac{0{,}028}{0{,}124})^2 . 48 \times 0{,}7 =$	1,71			
Ff × Ff	$\frac{1}{4}(\frac{0{,}096}{0{,}124})^2 . 48 \times 0{,}7 +$				
	$\frac{1}{2}(\frac{0{,}096}{0{,}124})^2 . 48 \times 0{,}3 =$	9,34			
2FF × Ff	$(\frac{0{,}028}{0{,}124})(\frac{0{,}096}{0{,}124}) . 48 \times (0{,}7 + 0{,}3) =$	8,39			
	Totaal Total	19,44	23	0,65	> 0,30

Aftekening × geen aftekening
Marking × no marking

FF × FF	$(\frac{0{,}028}{0{,}124})(\frac{0{,}012}{0{,}876}).1015 \times 0{,}7 =$	2,25			
Ff × FF	$\frac{1}{2}(\frac{0{,}096}{0{,}124})(\frac{0{,}012}{0{,}876}).1015 \times (0{,}7 + 0{,}3) =$	5,50			
FF × ff	$(\frac{0{,}028}{0{,}124})(\frac{0{,}640}{0{,}876}).1015 \times 0{,}3 =$	49,67			
Ff × ff	$\frac{1}{2}(\frac{0{,}096}{0{,}124})(\frac{0{,}640}{0{,}876}).1015 \times 0{,}3 =$	86,14			
FF × Ff	$\frac{1}{2}(\frac{0{,}028}{0{,}124})(\frac{0{,}224}{0{,}876}).1015 \times (0{,}7 + 0{,}3) =$	65,11			
Ff × Ff	$\frac{1}{4}(\frac{0{,}096}{0{,}124})(\frac{0{,}224}{0{,}876}).1015 \times 0{,}7 +$				
	$\frac{1}{2}(\frac{0{,}096}{0{,}124})(\frac{0{,}224}{0{,}876}).1015 \times 0{,}3 =$	29,25			
	Totaal Total	237,92	234	0,06	> 0,80

Geen aftekening × geen aftekening
No marking × no marking

FF × FF	$(\frac{0{,}012}{0{,}876})^2.3237 \times 0{,}7 =$	0,44			
2FF × Ff	$(\frac{0{,}012}{0{,}876})(\frac{0{,}224}{0{,}876}).3237 \times (0{,}7 + 0{,}3) =$	11,56			
2FF × ff	$2(\frac{0{,}012}{0{,}876})(\frac{0{,}640}{0{,}876}).3237 \times 0{,}3 =$	19,65			
Ff × Ff	$\frac{1}{4}(\frac{0{,}224}{0{,}876})^2.3237 \times 0{,}7 +$				
	$\frac{1}{2}(\frac{0{,}224}{0{,}876})^2.3237 \times 0{,}3 =$	68,40			
2Ff × ff	$(\frac{0{,}224}{0{,}876})(\frac{0{,}640}{0{,}876}). \times 0{,}3 =$	181,01			
	Totaal Total	281,06	288	0,14	> 0,70

Mating type	*Expected no. of markings*	*Observed no. of markings*	χ_1^2	*p*

Bij toetsing blijkt dus geen significant verschil tussen de gevonden en de op grond van hypothese e. verwachte waarden. Neemt men aan dat alleen het fenotype „kol" een aftekening is, en houdt men de in bovenstaand populatiemodel aangenomen waarden aan voor de genfrequenties ($p = 0{,}2$ en $q = 0{,}8$), dan wordt eveneens, bij empirisch gekozen waarden van $x = 0{,}7$ en $y = 0{,}15$, een overeenstemming gevonden tussen verwachte en gevonden aantallen aftekeningen. Niet is dit het geval wanneer men de gekozen waarden voor de penetrantie ($x = 0{,}7$ en $y = 0{,}3$) handhaaft en op grond hiervan de genfrequenties berekent.

Concluderend kan men stellen dat zowel onder een recessieve als onder een dominante hypothese de penetrantie van het gen voor hoofdaftekening niet volledig is. De één —gen hypothese bleek niet zonder moeite te toetsen aan het onderhavige materiaal. Recessieve vererving lijkt op logische gronden niet aannemelijk, terwijl de hypothese van dominante vererving niet op grond van andere overwegingen te verwerpen is.

Betreffende de penetrantie kan nog het volgende worden opgemerkt. Zelden zal een kenmerk slechts door één gen worden bepaald. Neemt men nu aan dat de kenmerkontwikkeling (naast door niet-genetische factoren) beïnvloed wordt door een of meerdere bijgenen of modificerende genen (het „rest-genotype") die naast de werking van het hoofdgen, waarvan de kenmerkontwikkeling hoofdzakelijk afhangt, zelf een versterkende of verzwakkende werking hebben, dan kan men zowel de penetrantie (de frequentie van voorkomen van het kenmerk in een bepaald genotype) als de expressiviteit (de graad van voorkomen van het kenmerk bij dat genotype) opvatten als een functie van het restgenotype.

De penetrantie zal onvolledig zijn wanneer de expressiviteit een bepaalde drempelwaarde niet overschrijdt.

Gaat men dus uit van de werking van meerdere genen (polymerie) dan kan men hoofdaftekeningen ook zien als een kwantitatief kenmerk, waarvan het mogelijk is de erfelijkheidsgraad te berekenen.

Uitgaande van de gegevens van tabel 12 werd de erfelijkheidsgraad berekend uit de regressie van afstammeling op oudergemiddelde, waarbij aan de aftekeningen de volgende waarde werd toegekend: geen aftekening = 0, e.w.h. = 1 en kol = 2. ($h^2 = b_{NO}$ = de regressie van Nakomelingen op het gemiddelde der Ouders). Uit de gevonden waarde van $h^2 = 0{,}35$ (sd = $\pm$ 0,02) blijkt dat de beselecteerbare variatie van het kenmerk hoofdaftekening nog vrij groot is.

Samenvatting

Het Friese paard doet ons op vele punten denken aan het oude Spaanse paard door zijn fijn besneden hoofd met kleine oren en de sierlijk gebogen hals. Naast een temperamentvolle en fiere houding bezit het een hooggaande drafactie. De croupe is tamelijk rond en iets afvallend, hetgeen temeer opvalt door de laag ingeplante staart, die niet gedragen wordt. Het behang van staart, manen en benen is zwaar. Het Friese paard, dat volgens de stamboekreglementen slechts zuiver gefokt mag worden, wordt voornamelijk gebruikt als landbouw-tuigpaard.

Tussen de jaren 1658 en 1836 vindt men meerdere bepalingen omtrent de vereiste schofthoogte van hengsten en premiemerriën. Deze eisen moesten herhaaldelijk worden verzacht daar ze als te zwaar werden ondervonden. In tabel 2 worden de gemiddelde hoogten vergeleken van hengsten en merriën, opgenomen in het stamboek in de perioden 1880-1900 en 1950-'55. De gemiddelde schofthoogte van het huidige Friese paard op 3-jarige leeftijd bedraagt voor hengsten: 1,60 m en voor merriën: 1,55 m. Fig. 2 laat zien dat de gemiddelde hoogte bij 3-jarige merriën niet veel veranderde in de loop der jaren en dat verschillen veroorzaakt worden door selectie bij stamboekopname tegen merriën kleiner dan 1,52 m in de periode 1880-1900. De gemiddelde hoogte bij 3-jarige hengsten nam echter 2,5 cm toe sinds deze periode, voornamelijk door selectieve keuze van de opfokkers van hengstveulens. Uit tabel 3 blijkt dat de gemiddelde hoogten bij oudere merriën in beide perioden niet direct vergelijkbaar zijn door verschil in leeftijdsopbouw.

Sinds 1950 eist het stamboek, voor opname, bij hengsten een minimumhoogte van 1,53 m op 3-jarige en van 1,55 m op 4-jarige of oudere leeftijd. Merriën van 3 jaar of ouder dienen minimaal 1,50 m te zijn. Een aantal merriën dat nogmaals werd gemeten bij de keuring voor de predicaten Ster en Model toonde een gemiddelde toename van de schofthoogte van 1,5 cm tussen het 3e en 6e levensjaar (tabel 4).

De erfelijkheidsgraad (h^2) voor schofthoogte, berekend met behulp van de regressie van dochter op moeder, bedroeg 0,61 (sd. = $\pm$ 0,11). De berekening van de h^2-waarde door middel van een variantie-analyse leverde een waarde op van 0,08. Deze lage waarde wordt veroorzaakt door niet-significante verschillen tussen de groepsgemiddelden per hengst, die mogelijk toevallig zijn, daar er noch disassortatieve, noch assortatieve paring kon worden aangetoond (tabel 5).

Het Friese paard is uitsluitend zwart met weinig witte aftekeningen, terwijl slechts een kleine aftekening aan het hoofd wordt toegestaan voor opname in het stamboek. Een donkere robe werd vroeger reeds gaarne gezien. De voorkeur voor de zwarte robe komt men voor het eerst tegen in het reglement van 1849 en tegen het einde van de 19e eeuw was het fokken van een zwart paard reeds traditie.

In tabel 6 en 7 vindt men de verdeling der robes van de merriën opgenomen in het stamboek in de jaren 1880-'95, en de toename van de zwarte robe in de periode 1895-1918. Aftekeningen komen bij zwart en bruin minder frequent voor dan bij vos en schimmel. Vosmerriën waren er maar weinig, voshengsten (niet-stamboek) stonden nog tot 1910 ter dekking. Van de bruine robes is 68,38 % gewoon bruin en 26,02 % donkerbruin. In de jaren 1880-'95 werden slechts 5 bruine hengsten opgenomen en de laatste bruine merriën werden opgenomen in 1918.

Omtrent het voorkomen van aftekeningen bij het huidige Friese paard werd een uitgebreide analyse gemaakt aan de hand van het signalement van 4300 veulens, geboren in de jaren 1943-'53 (tabel 8, 9, 11). Beenaftekeningen werden gevonden in 2,07 % en komen vooral voor aan het linker achterbeen (tabel 9). De frequentie van beenaftekeningen bij hengst- en merriënveulens verschilt niet significant (tabel 10.1). Zoals bij andere rassen het geval is, werd ook bij het Friese paard een correlatie gevonden tussen hoofd- en beenaftekeningen (tabel 10.2). Hoofdaftekeningen komen voor in 12,68 % en kunnen gerangschikt worden naar 6 fenotypen: kol, kolletje, vlekje, streepje, stip en e.w.h. (enige witte haren voor het hoofd). In slechts 9 gevallen (0,21 %) kwam een van deze aftekeningen voor in combinatie met een aftekening op neus of lippen. Een bles werd niet gevonden. Kleine aftekeningen overwegen (10,19 % in vergelijking met kol, voorkomend in 2,49 % (zie tabel 11). De gevonden fenotypen verschillen niet significant bij hengst- en merrieveulens (tabel 10.4a-4b). Hoofdaftekeningen komen bij de veulens even vaak voor als bij de ouders (tabel 10.5). De sex ratio bij de veulens bedroeg in de periode 1943-'48: 0,48, maar neemt af tot 0,39 in de periode 1953-'61 als gevolg van het feit dat niet meer alle hengstveulens werden opgegeven.

In tabel 12 werden verder de 4300 veulens gerangschikt naar hun ontstaan uit 6 verschillende paringstypen, waarbij de aftekeningen: kol, kolletje, vlekje, streepje en stip werden samengevoegd tot één klasse: „kol". De klasse: aftekening × aftekening is bij het Friese paard slechts klein, daar zelden hengsten met een aftekening ter dekking staan.

De verschillen tussen de aantallen veulens met aftekening, voortkomend uit de verschillende paringstypen, werden getoetst met de χ^2-methode (tabel 13). Verdere toetsing toonde aan dat er, met betrekking tot hoofdaftekeningen, toevalsparing bestond tussen de ouders, en dat het gen voor hoofdaftekening niet gelegen is in het geslachtschromosoom.

In een overzicht van de hypothesen betreffende de vererving van hoofdaftekeningen wordt aangetoond dat de hypothesen gebaseerd op de werking van één gen met complete penetrantie verworpen moeten worden. Uitgebreider wordt ingegaan op 2 andere mogelijkheden: recessiviteit met incomplete penetrantie en dominantie met incomplete penetrantie. De toetsing van de bevindingen in het populatiemodel, gebaseerd op recessieve vererving, laat geen verschillen zien tussen het verwacht aantal en gevonden aantal veulens met aftekening uit de paringen: aftekening × geen aftekening en geen aftekening × geen aftekening. De recessieve hypothese moet echter worden verworpen op grond van het feit dat alle hengsten zonder aftekening veulens gaven met aftekening Dit is zeer onwaarschijnlijk daar bij de geschatte waarde van de frequentie van het gen dat geen aftekening geeft gemiddeld 8 hengsten verwacht worden die geen aftekening kúnnen geven. In het populatiemodel, gebaseerd op de dominante hypothese met incomplete penetrantie, wordt, met een empirisch gekozen stel waarden voor de genfrequentie en de penetrantie (verschillend in hetero- en homozygoten), eveneens een goede aanpassing gevonden van de verwachte aantallen aftekeningen aan de gevonden aantallen. Concluderend kan men stellen dat de één-gen hypothese niet zonder moeite getoetst kon worden en dat de hypothese van dominante vererving met incomplete penetratie niet verworpen kan worden op andere gronden.

Beschouwt men hoofdaftekeningen als een kwantitatief kenmerk, dan is het mogelijk de erfelijkheidsgraad voor hoofdaftekening te berekenen. De h^2-waarde voor hoofdaftekening, berekend met behulp van de regressie van afstammeling op oudergemiddelde, bedroeg 0,35 (sd. = ± 0,02).

Summary

On some points of the Friesian Horse

The Friesian Horse reminds us in many ways of the old Spanish horse, having a finely chiselled head with small ears carried on a well arched neck. It has a profuse mane and tail and much feather on the legs. The Friesian Horse carries itself proudly and is very active with high action at the trot. The croup is rather round and a bit sloping, looking all the more so because of the low set tail, which is not carried. Through careful selection and consolidation of the type the breed has greatly improved, especially in compactness and depth of body. The Studbook Association acts strongly against any infusion of alien blood in the Friesian Horse, which essentially is used as a farm- and harness-horse.

The height at the withers

Between 1658 and 1836 several governmental regulations were issued on the required height of sires and premium mares. The standard of 1,58-1,59 m frequently had to be lowered as many 3-4 years old sires could not meet this requirement. A comparison was made between average heights of sires and mares in two periods of studbook con-

trolled breeding: period I: 1880-1900, period II: 1950-1955 (see table 2). The average height of the present day Friesian Horse, at the age of 3, was found to be: sires 1,60 m and mares 1,55 m. It is shown that the average height of 3 years old pedigree mares did not change much and that differences between the two periods were caused by selection against mares smaller than 1,52 m in the 1880-1900 period (see fig. 2, giving the frequency polygons of the heights for both periods).

The average height of 3 years old sires, however, increased 2,5 cm from 1880-1955, rather through selection by the breeder. The average height of animals older than 3 in both periods is not comparable directly because of differences in age distribution (table 3).

Since 1950 the Studbook Ass. requires, at registration, a minimum height of 1,53 m in 3 years old sires and 1,55 m in sires of 4 years and older. The minimum height for mares aged 3 or older has been set at 1,50 m.

A small group of mares, which had been measured a second time at the occasion of their presentation for a higher rating (the predicates Star and Model), showed an average increase in height of 1,5 cm between the ages of 3 and 6 years (table 4).

The heritability (h^2) of the height, being a measure of the selectable genetic variance in height, was computed from the intra-sire regression of offspring on dam, and was found to be 0,61 (sd = ± 0,11). Computed by analysis of variance, h^2 was found to be 0,08, this low figure being caused by the non-significant differences between the group averages per sire. This may be a chance finding as disassortative mating could not be demonstrated (see table 5): the correlation between heights of sires and average heights of groups of dams to match was + 0,03.

Coat colour and white markings

To day the Friesian Horse is black without any exception with little or no white, only a star or smaller mark on the forehead being permissible for registration. As early as 1697, in governmental regulations on horsebreeding, white markings on the legs were prohibited in sires as were roan colours in 1795. Although dark colours always had been popular with the breeders, preference for black was for the first time noted in a regulation, issued by the provincial government in 1849, ordering sires to be „jetblack or bay with black points and only a small white mark on the forehead". By the end of the 19th century the breeding of a black horse already had become a tradition as it has been ever since.

Tables 6 and 7 show the distribution of coat colours in mares registered in the first 15 years after the foundation of the studbook and the increase of black in subsequent years. The data on markings per coat colour in the period 1880-'95 illustrate the tendency for markings to be less frequent on black and bay/brown coats, and the correlation between face- and leg markings in chestnuts and greys. Markings on black and bay coats were found in 30,39 % and 37,36 % respectively, the low figures possibly being also due to former selection. The black coat is of a common black which in some animals is liable to fade to a brownish tinge in summer. Jetblack is seldom seen. The chestnut mares probably were by chestnut sires, which are known to have been at stud till about 1910. Common bay (68,38 %) and dark bay (26,01 %) constitute the most frequent variation in the bay coat. During the years 1880-'95 5 bay sires were registered and the last bay mares entered the studbook in 1918.

Incidence of markings in the present day Friesian Horse

A detailed analysis was made of the phenotype of 4300 foals, born in the years 1943-'53 out of registered parents (tables 8, 9 and 11).

Leg markings were found in only 2,07 %. Table 9 shows that leg markings occur predominantly on the left hind leg. The frequency of leg markings did not differ significantly in colts and fillies (table 10.1). A correlation between leg- and face markings was found (table 10.2), as in other breeds (BRIQUET 1959, DREUX 1966).

Face markings occur in 12,68 % and can be arranged in a series of 6 phenotypes (as designated by the breeder in their foals' description): star, small star, small patch, small stripe (= stripe shaped small star), stip and f.w.h. (few white hairs on the forehead). A combination of one of these markings with a snip or white on the lips was found in 9 cases (0,21 %) only, while a stripe or a blaze, which is very rare, was not met with in this material.

There is a strong tendency for small markings (10,19 % in comparison with star found in 2,49 %, see table 11). Although figures for each phenotype vary in males and females, they do not differ significantly (table 10.4a-4b). The incidence of face markings does not differ significantly in parents and offspring (table 10.5). A changing sex ratio, however, was found, averaging 0,48 for the period 1943-'48, 0,41 for 1948-'53 and 0,39 by extending the analysis over the years 1953-'61. This is caused by the fact that breeders do not enter all their foals (especially colts) in the foal-register. Above findings are compared with those of BLUNN/HOWELL (1936) and of DREUX (1966).

Inheritance of facial markings

A short review of the literature on this subject is given (WALTHER 1913, MUNCKEL 1929, CREW/SMITH 1930, KLEMOLA 1933, SALISBURY/BRITTON 1941, BLUNN/HOWELL 1936, BRIQUET 1959), showing that there is no accordance on dominant or recessive hypothesis.

In table 12 4300 foals are classified according to 6 different mating-types. Star, small star, small patch, stripe and stip were combined into one class called „star", as it was felt that differences between these phenotypes would too often be based on arbitrary grounds. In comparison with other breeds in the Friesian Horse only few matings of marking × marking occur, as in the last 20 years almost all sires had no markings at all. Of chief interest, therefore, are the matings of „marking" × „no marking" and „no marking" × „no marking". The original data show that matings of any type may produce star, small star, f.w.h. etc.; small markings, however, are produced most frequently. All classes reduced to 3 give following results:

marking × marking (48)	marks 47,92 %, no marks 52,08 %
marking × no marking (1015)	marks 23,24 %, no marks 76,76 %
no marking × no marking (3237)	marks 8,88 %, no marks 91,12 %

(See also table 14 for an additional number of foals from 2 sires with star)

The differences between number of foals with markings resulting from the different matings were tested by means of the chi-square method (table 13). In a review of the hypotheses on the inheritance of face markings it is shown that all hypotheses based on one-gen inheritance with complete penetrance have to be rejected. The two other possibilities of the one-gene hypothesis: recessivity with incomplete penetrance and dominance with incomplete penetrance were more thoroughly tested.

In the population model based on the recessive hypothesis the relative frequency of markings (ff) = 0,1268 = q^2x, that of no markings (ff, Ff and FF) = 0,8732 = $q^2(1-x) + 2pq + p^2$, the penetrance (x) being estimated from the mating marking × marking as $\frac{23}{48}$ = 0,479. The gene-frequencies then are: p (= frequency of the F-gene) = 0,486 and q (= frequency of the f-gene) = 0,514. Further tests show that the parents were randomly mated and that there was no sex-linkage. In testing the recessive hypothesis no significant differences were found between expected and observed number of foals with markings from the matings marking × marking and no marking × no marking.

Objections, however, against the recessive hypothesis are made on following grounds. All foals were the offspring of 37 sires, 34 of which had no markings, one had a star and 2 the marking f.w.h. After arranging the foals per sire, it was seen that all

34 sires without markings produced offspring with markings out of mares either with or without markings. Under the recessive hypothesis these sires then genetically would be Ff or ff, which is highly improbable, as with the estimated value of p(0,486), an average of 8 sires of the genotype FF (producing no markings) is expected. On these grounds the hypothesis has to be rejected.

In the population model based on the dominant hypothesis the relative frequency of markings (FF and Ff) = 0,1268 = $p^2x + 2pqy$, and that of no markings (FF, Ff and ff) = 0,8732 = $p^2(1-x) + 2pq(1-y) + q^2$. Assuming the penetrance (x) of the F-gene in the homozygotes (FF) being greater than the penetrance (y) in the heterozygotes (Ff), it is shown that with one empirically chosen set of values e.g. p = 0,2, q = 0,8, x = 0,7 and y = 0,3, no significant differences were found between expected and observed numbers of foals with markings in testing the dominant hypothesis.

It may be concluded from the observed data that the one-gene hypothesis cannot be tested without difficulty, however, a dominant inheritance with incomplete penetrance seems most likely, at least cannot be rejected on other grounds.

Assuming polymery the penetrance and the expressivity may be seen as a function of the rest-genotype. The varying expressivity of face markings may be due (besides to non-genetic causes)) to the effect of accessory genes. In this case face markings may also be regarded as a quantitative character, of which the heritability can be computed. The h^2 for face markings, computed from the data of table 12 by means of the regression of Offspring on mean of Parents ($h^2 = b_{OP}$), and attaching following scores to the markings: star = 2, f.w.h. = 1, no marking = 0, was found to be 0,35 (sd = ± 0,02).

3 DE INTEELT BIJ HET FRIESE PAARD

3.1. INLEIDING

Bij het streven naar fokzuiverheid ofwel homozygotie voor een aantal gewenste kenmerken staan de fokker twee methoden ten dienste: selectie en inteelt.

Selectie zal vooral effectief zijn in het begin van een zuivere teelt wanneer het er om gaat ongewenste kenmerken te elimineren, en zal uiteindelijk – met verlies van een deel der variabiliteit in het ras – leiden tot fixatie van het gewenste genotype.

Bewuste inteelt (inteelt treedt al automatisch op bij toevalsparing binnen een relatief kleine, gesloten populatie) of verwantschapsteelt, waaronder wordt verstaan het paren van individuen die nauwer verwant zijn dan de gemiddelde verwantschap, die er tussen de dieren van een ras onderling bestaat, voert eveneens tot homozygotie, echter in dit geval van alle, dus ook van eventueel ongewenste genotypen. Voortgezette toepassing van sterke inteelt doet de populatie uiteenvallen in deelpopulaties of inteeltlijnen, waarbinnen de variabiliteit afneemt, terwijl de variabiliteit tussen de lijnen toeneemt.

In de praktijk zal sterke inteelt vaak bewust vermeden worden, terwijl selectie, zij het in wisselende mate, ononderbroken wordt toegepast.

Inteelt kan men nu op verschillende manieren tot uitdrukking brengen.

De vroeger gebruikte benaming volgens rangnummer en aantal der generaties, waarin een gemeenschappelijke voorouder voorkomt (de zg. removes, bijvoorbeeld inteelt op Prins in de 2-4 vooroudergeneratie) en ook de methode om de inteelt te karakteriseren naar het toegepaste paringssysteem, zijn slechts beschrijvend en hebben het bezwaar onoverzichtelijk te worden wanneer de stamboom meer dan 3 of 4 generaties gaat omvatten. Inteelt kan men ook zien als de verhouding tussen het werkelijk aantal voorouders in iedere generatie en het maximaal mogelijke aantal (PEARL: Studies on inbreeding, Am. Nat. 51, 1917). Een nadeel van deze methode is dat het effect op de inteelt van verschillende foksystemen onvoldoende gedifferentiëerd tot uitdrukking komen. Ook wanneer de inteeltgraad gebaseerd wordt op het gemeenschappelijk „bloed" van de ouders van een product, is de informatie vaak niet juist. Stel dat in een stamboom met 10 generaties de vader en de moeder teruggaan op de zelfde 512 voorouders aan de basis, echter geen gemeenschappelijke voorouders hebben in meer naar voren liggende generaties, dan is het duidelijk dat het product nauwelijks ingeteeld genoemd kan worden.

Van twee andere methoden: de berekening via de verwantschapscoëfficient van MALECOT: dit is de kans dat een allel op een bepaald locus van een individu van dezelfde herkomst is als een der beide allelen op hetzelfde locus van een ander individu (MALECOT: Les mathématicques de l'hérédité, Paris 1948), en de berekening van de inteeltcoëfficient van WRIGHT: dit is de kans dat 2 allelen op een bepaald locus van een individu gelijk zijn op grond van gemeenschappelijke herkomst (WRIGHT 1922), is de laatste methode de

meest gebruikte kwantitatieve maat voor de inteelt. Deze methode werd ook in deze studie toegepast.

De inteeltcoëfficient (F) volgens Wright meet de afname der heterozygotie, c.q. de toename der homozygotie, relatief ten opzichte van een bepaald punt van uitgang (waar een meestal onbekende graad van homozygotie bestond). Daar F een verwachtingswaarde is kan in individuele gevallen de werkelijke inteelt kleiner zijn dan op grond van de stamboom berekend werd, namelijk dan wanneer selectie is opgetreden ten gunste van de heterozygote genotypen.

3.2. METHODEN EN MATERIAAL

De inteeltcoëfficient (F) wordt verkregen door sommatie der bijdragen van iedere lijn ($(\frac{1}{2})^{n+1}$), waardoor de ouders van een dier verbonden zijn, gaande door de gemeenschappelijke voorouder, zodat:

$$(1) \qquad F = \Sigma\ (\tfrac{1}{2})^{n+1} \cdot (1 + Fa)$$

waarin n de afstand is in generaties tussen de vader én de moeder van het dier via de gemeenschappelijke voorouder a. Fa is de inteeltcoëfficient van de gemeenschappelijke voorouder a en is gelijk aan 0, wanneer deze niet ingeteeld is, of wordt gelijk gesteld aan 0 als de afstamming van a niet bekend is.

De verwantschapscoëfficient, die de correlatie aangeeft, die verwacht wordt te bestaan tussen de genotypen van de dieren x en y op grond van één of meer gemeenschappelijke voorouders, is per definitie:

$$(2) \qquad R_{xy} = \frac{\Sigma\ (\frac{1}{2})^{n} \cdot (1 + F_a)}{\sqrt{(1 + F_x)\ (1 + F_y)}}$$

waarin n het aantal generaties is van x, plus het aantal generaties van y tot de gemeenschappelijke voorouder a, terwijl F_x en F_y de inteeltcoëfficienten van x en y voorstellen en F_a de inteeltcoëfficient van de gemeenschappelijke voorouder a.

De directe verwantschap tussen een individu x en zijn voorouder a wordt uitgedrukt in de formule:

$$(3) \qquad R_{xa} = \Sigma\ (\tfrac{1}{2})^{n} \sqrt{\frac{(1 + F_a)}{(1 + F_x)}}$$

waarin n het aantal generaties is tussen x en a.

Uit de vergelijking (2) en (3) kan worden afgeleid dat voor de verwantschap van de ouders a en b van een dier x geldt:

$$(4) \qquad R_{ab} = \frac{2\ F_x}{\sqrt{(1 + F_a)\ (1 + F_b)}} \qquad \text{of} \quad R_{ab} = 2F_x,$$

wanneer de ouders niet zijn ingeteeld.

Het is duidelijk dat, wanneer de gemeenschappelijke voorouder verder terug ligt in de generaties, n groot is en F zeer klein wordt. Voor de praktijk betekent dit dat de verbindingen tussen de ouders in de eerste 3 à 4 generaties de grootste bijdrage zullen leveren aan de totale inteelt, en dat een dier met meer dan 3 vrije generaties in zijn stamboom in het algemeen als nauwelijks ingeteeld is te beschouwen.

Samenvattend bereikt de inteeltgraad der afstammelingen bij de meest voorkomende foksystemen de volgende waarden (terwijl de verwantschapsgraad der ouders in het algemeen 2 × deze waarden aanneemt):

Paringssysteem	*Inteeltgraad in %*
(jongste) Ouder × afstammeling	25,00
Volle broer × volle zus	25,00
Halfbroer × halfzus	12,50
(jongste) Ouder × kleinkind	12,50
Volle neef × volle nicht	12,50
Oom × volle nicht en v.v.	12,50
Zoon × kleindochter en v.v.	6,25
Neef × nicht *	6,25
Oom × achternicht en v.v.	6,25
Zoon × achterkleindochter en v.v.	3,13
Kleinzoon × kleindochter	3,13
Neef × achternicht en v.v.	3,13
Kleinzoon × achterkleindochter en v.v.	1,56
Achterneef × achternicht	1,56
Achterkleinzoon × achterkleindochter	0,78

* In de gebruikelijke betekenis: d.w.z. neef en nicht hebben slechts 2 van de 4 grootouders gemeenschappelijk. Het zijn dus, ten opzichte van volle neef en nicht, in wezen halve neef en halve nicht.

Daar verschillende paringssystemen tegelijk kunnen voorkomen in één pedigree zal men bij een stamboom die 3 of meer generaties telt, slechts door berekening van de F-waarde een juiste indruk krijgen van de mate van inteelt. In onderstaande stamboom wordt de inteeltgraad als volgt berekend:

Andrieske 1387
- President 123
  - Friso 117-Ulbe 100-Nemo 51
  - Emma 1089-Frits 95-Nemo 51
- Pepi 1253
  - Prins 109-Frits 95-Nemo 51
  - Mariana 2816

Er zijn 2 banden tussen de ouders van Andrieske:
1. De band President-Friso-Ulbe-Nemo-Frits-Prins-Pepi, die oplevert $(\frac{1}{2})^7$ en
2. De band President-Emma-Frits-Prins-Pepi, die oplevert $(\frac{1}{2})^5$. De inteeltgraad is dus: $(0{,}0313 + 0{,}0078) \times 100 = 3{,}91\ \%$.

Voor de berekening van de inteeltgraad werd uitgegaan van de volledige stambomen van 781 merriën en 96 hengsten, geboren in de jaren 1880-1958. Van 1880-1938 werden alle opgenomen dieren in het onderzoek betrokken, vanaf 1938 werden de stambomen steekproefgewijs genomen uit de stamboeken.

Opgemerkt zij hier dat onder het begrip stamboom hiernavolgend steeds wordt verstaan dat er, behoudens het geval van vader × dochter of moeder × zoon, in de afstamming minstens 2 grootouders van hetzelfde geslacht bekend moeten zijn.

Aan de hand van het steekproefmateriaal werden bepaald:

a. Het gemiddeld generatie-interval voor hengsten en merriën.
b. De gemiddelde inteeltgraad van hengsten en merriën, en het percentage dieren met stamboom dat inteelt vertoonde.
c. De gemiddelde onderlinge verwantschapsgraad der merriën.
d. De gemiddelde verwantschap der merriën met enkele invloedrijke stamhengsten.

Voorts werden nog nagegaan in hoofdstuk 4:

e. De leeftijdsverdeling van de ouders der steekproefdieren.
f. De fokloopbaan van alle opgenomen merriën, geboren in 1940 en 1941.
g. Een overzicht der paringssystemen.
h. Het effectief aantal hengsten, uitgaande van alle stamboekmerriën, geboren in de jaren 1918-'58, en de te verwachten inteeltgraad op grond van het aantal fokdieren aanwezig in 1966.

En in hoofdstuk 5:

i. De invloed op het ras van een 8-tal belangrijke stamhengsten, afgemeten naar het percentage der op hen ingeteelde hengsten en merriën en de intensiteit van deze inteelt.
j. De verwantschap van enkele invloedrijke stamhengsten met de grondleggers van hun lijn en met die van de andere lijn.

3.3. DE TE VERWACHTEN INTEELT- EN VERWANTSCHAPSGRAAD BIJ TOEVALSPARING

In de fokgeschiedenis van ieder ras kan men enkele markante fasen aanwijzen die van doorslaggevende betekenis zijn geweest voor de vorming en consolidatie van het type. Voor het Friese paard is dit vooral de periode geweest van ongeveer 1908-'18, toen, zoals bekend, de stamboekfokkerij een ernstige depressie doormaakte, waarbij vooral het aantal mannelijke fokdieren sterk gereduceerd was. Het effect hiervan op de toename der inteelt zal worden nagegaan. Daarnaast echter zal de gehele fokkerij, sinds het begin der stamboekvoering, aan een nader onderzoek worden onderworpen. Hiertoe werd een indeling gemaakt in een 5-tal perioden, die zo gekozen zijn dat rekening gehouden kon worden met de telkens veranderende omstandigheden in de fokkerij. Deze indeling is als volgt:

a. De periode 1880-1900: de beginperiode der stamboekvoering.
b. De periode 1900-1908, waarin de verkleining van het oorspronkelijk fokgebied valt en de belangstelling voor de stamboekfokkerij afneemt.
c. De periode 1908-1918: de periode der sterkste depressie in de fokkerij.
d. De periode 1918-1938. de periode van herstel, waarin een toenemende inteelt valt te constateren op de hengsten der Nemo-lijn.
e. De periode 1938-1958: de periode van sterke uitbreiding der stamboekfokkerij.

Voor de schatting der inteelttoename bij toevalsparing geldt de volgende afleiding: De afname der heterozygotie, c.q. de toename der homozygotie, per generatie (ΔF) is gelijk aan $\frac{1}{2Ne}$, waarin Ne de effectieve populatiegrootte voorstelt, ofwel het aantal fokdieren dat onder gegeven omstandigheden dezelfde mate van inteelt zou geven, wanneer er gefokt zou worden als in een ideale populatie (waarin het aantal mannelijke en vrouwelijke fokdieren gelijk is).

Nu kan de relatie tussen het effectief aantal fokdieren en het werkelijk aantal benaderd worden met de formule (WRIGHT 1931):

$$Ne = \frac{4 N_m \times N_f}{N_m + N_f},$$

waarin N_m het aantal mannelijke en N_f het aantal vrouwelijke fokdieren is. Uit deze formule kan worden afgeleid dat voor de inteelttoename per generatie (ΔF) geldt:

$$\Delta F = \frac{1}{8 N_m} + \frac{1}{8 N_f}$$

In de beginperiode is N_f moeilijk vast te stellen omdat er voornamelijk met niet-stamboekmerriën gefokt werd. Zelfs wanneer er gefokt wordt met een relatief klein aantal stamboekmerriën zal de term $\frac{1}{8 N_f}$ slechts weinig bijdragen tot de totale waarde van ΔF (wanneer er b.v. gefokt wordt met 5 hengsten en 100 merriën bedraagt $\frac{1}{8 N_m} = 2{,}5\%$ en $\frac{1}{8 N_f} = 0{,}13\%$). Later is N_f vele malen groter dan N_m en wordt $\frac{1}{8 N_f}$ dus verwaarloosbaar klein. Op grond van deze overwegingen werd de term $\frac{1}{8 N_f}$ bij de berekening van de inteelt weggelaten. ΔF wordt hierdoor slechts in geringe mate onderschat.

Over de meerdere generaties zal, wanneer men uitsluitend uitgaat van de mannelijke fokdieren, de inteelttoename de som zijn van de bijdragen der afzonderlijke generaties, zodat:

$$\Sigma\ (\Delta F) = \Sigma\ \left(\frac{1}{8 N_1} + \frac{1}{8 N_2} + \text{-----} \frac{1}{8 N_t}\right),$$

waarin N_1 het aantal mannelijke fokdieren in de 1e, N_2 dat in de 2e generatie en N_t het aantal in generatie t voorstelt.

Voor de bepaling van N_m kan men uitgaan van het gemiddeld aantal hengsten dat jaarlijks ter dekking staat. ΔF wordt dan onderschat, daar geen rekening gehouden wordt met het feit dat in de praktijk niet alle hengsten in gelijke mate bijdragen aan het totaal der voor de fokkerij bestemde afstammelingen.

Als maat voor de intensiteit, waarmede de afzonderlijke hengsten benut worden, kan gelden het aantal later in het stamboek opgenomen afstammelingen, of eventueel het totaal aantal afstammelingen verwekt in de jaren waarover de inteelttoename wordt geschat. Waar deze gegevens niet beschikbaar zijn geeft het aantal per hengst gedekte merriën eveneens een benadering van de gebruiksintensiteit der hengsten.

De schatting van N_m volgens bovenstaande methoden levert echter in het grootste gedeelte van de te onderzoeken jaren moeilijkheden op die zijn terug te voeren op het feit dat een variërend deel der aan de reproductie deelnemende merriën, zonder opgegeven afstamming, in het hulpboek opgenomen is. Gaat men uit van het aantal dekkingen dan moet opgemerkt worden dat dit niet altijd per hengst bekend is, terwijl in vroegere jaren (vóór 1930) het aantal dekkingen een onbekend groot aantal dekkingen omvat van niet-stamboek merriën en van merriën van niet-Fries ras (zie ook paragraaf 4.2). Om redenen van uniformiteit werd derhalve voor de samenstelling van tabel 16 (de verwachte inteeltgraad 1880-1958) primair uitgegaan van het aantal ter dekking staande hengsten, terwijl in de tekst vergelijkende waarden gegeven zullen worden, die berekend zijn aan de hand van een der bovengenoemde methoden.

Aangezien in de praktijk de opeenvolgende generaties door elkaar lopen is het moeilijk uit te maken hoeveel generaties een bepaald tijdsbestek omvat. Dit kan echter zo goed mogelijk benaderd worden door berekening van het gemiddeld generatie-interval der hengsten.

Het aantal jaren der periode onder beschouwing, gedeeld door het gemiddeld generatie-interval, geeft het aantal generaties.

Onder het generatie-interval in jaren verstaat men de gemiddelde leeftijd der vaders bij de geboorte van hun veulens, en kan gevonden worden met de formule: $G = \frac{L_1 + L_2 + 1}{2}$,

waarin L_1 de leeftijd (in jaren) is van de hengst in zijn laatste en L_2 de leeftijd in zijn 1e dekjaar. Het gemiddeld generatie-interval volgt dan uit:

$$G = \frac{\Sigma\,(G)}{n},$$

waarin n het totaal aantal hengsten is.

TABEL 15

Gemiddeld generatie-interval in jaren voor de periode 1880-1918 en het gemiddeld aantal jaarlijks ter dekking staande hengsten

Periode	*Gemiddeld generatie-interval Vader-dochter*	*Gemiddeld aantal aanbevolen hengsten*
1880-1890	5,5	15,0
1890-1900	5,6	9,3
1900-1908	6,2	9,9
1908-1918	12,8	4,1
Period	*Average generation interval Sire-daughter*	*Average no. of sires at stud*

TABLE 15

Average generation interval (in years) and yearly average number of sires at stud during 1880-1918

Het volgens deze methode berekend gemiddeld generatie-interval in de jaren 1880-1918 wordt weergegeven in tabel 15, waarin tevens is opgenomen het gemiddeld aantal hengsten dat jaarlijks ter dekking stond.

Zoals uit tabel 15 blijkt vertoont het gemiddeld generatie-interval slechts weinig variatie in de jaren 1880-1908. Rond 1908 treedt er echter een daling op van het aantal stamboekhengsten en tevens een stijging van het generatie-interval als gevolg van het feit dat steeds minder jonge hengsten werden opgenomen in het stamboek. Nadat in 1905 Friso 117 was opgenomen en in 1906 de hengst Pier 118 (die overigens slechts 2 jaren ter dekking stond), duurde het tot 1915, voordat er weer een jonge hengst werd aanbevolen. Waren er in 1908 nog 6 stamboekhengsten, van 1913-'18 stonden er slechts 3 ter dekking (de hengsten Prins 109, Friso 117 en Alva 113, die in 1915 vervangen werd door zijn zoon Oom 119.

Voor de schatting van de te verwachten inteelt ná 1918 werd een enigszins andere methode gevolgd. Hier werd namelijk uitgegaan van het gemiddeld generatie-interval, berekend aan de hand van de leeftijden van de vaders der merriën uit de steekproef.

Het generatie-interval over de jaren 1918-'58, telkens gemiddeld over perioden van 5 jaar, alsmede het gemiddeld aantal hengsten dat jaarlijks ter dekking stond in deze perioden, wordt weergegeven in tabel 16, waarin ook opgenomen is het gemiddeld generatie-interval der merriën, berekend uit de leeftijden die de moeders hadden bij de geboorte van hun dochter.

TABEL 16

Gemiddeld generatie-interval in jaren per periode van 5 jaar en het gemiddeld aantal jaarlijks ter dekking staande hengsten voor de periode 1918-1958

Periode	*Gemiddeld generatie-interval*		*Gemiddeld aantal aanbevolen hengsten*
	Vader-dochter	*Moeder-dochter*	
1918-'23	6,7	11,2	6,6
1923-'28	7,8	10,4	6,2
1928-'33	8,8	10,8	8,4
1933-'38	10,0	9,6	7,4
1938-'43	8,4	8,3	13,0
1943-'48	8,7	7,8	17,8
1948-'53	9,6	8,4	18,4
1953-'58	9,3	8,7	20,8
Period	*Sire-daughter*	*Dam-daughter*	*Average no. of sires at stud*
	Average generation interval		

TABLE 16

Average generation interval (in years) per 5-years periods and yearly average number of sires at stud during 1918-1958

Het valt op dat tot 1933 het generatie-interval bij de moeders hoog blijft en hoger is dan bij de vaders, als direct gevolg van de veroudering van de merriestapel in de jaren der depressie. Hoewel er eerst vanaf ongeveer 1930 van een oplevende belangstelling voor de stamboekfokkerij sprake is, werd er wel reeds vanaf 1918 met een toenemend aantal hengsten gefokt, dat vooral rond 1940 een sterke stijging vertoont. De toename van de inteelt werd daarom apart berekend over de jaren 1918-'38 en 1938-'58.

Daar de inteelttoename voornamelijk afhangt van het aantal mannelijke fokdieren is het duidelijk dat in de jaren 1908-'18 het Friese ras een „flessenhals" passeerde, waardoor de fixatie van een aantal genen sterk werd bevorderd.

TABEL 17

Verwachte inteelttoename (Δ F) en inteeltgraad (F) bij toevalsparing in %

Periode	*Toename van de inteelt ΔF*		*Bereikte inteeltgraad F*
	Per generatie	*Totaal*	
1880-'90	0,83	1,50	1,50
1890-1900	1,34	2,34	3,84
1900-'08	1,27	1,57	5,41
1908-'18	3,05	2,25	7,66
1918-'38	1,75	3,91	11,57
1938-'58	0,71	1,38	12,95
Period	*Per generation*	*Total*	*Total amount of inbreeding F*
	Increase of inbreeding ΔF		

TABLE 17

Expected rate of inbreeding (ΔF) and coefficient of inbreeding (F) (in %) under random mating

In tabel 17, waarin de verwachtingswaarden voor de inteelt zijn verzameld, ziet men dan ook dat in de periode 1908-'18 de sterkste inteelt heeft plaats gehad (en dat bijgevolg ook de onderlinge verwantschap der dieren belangrijk toegenomen is). De in tabel 17, kolom 2 en 3, weergegeven waarden respectievelijk voor de totale toename van de inteelt per periode en voor de bereikte inteelt op het eind van iedere periode werden met behulp van het gevonden generatie-interval afgeleid uit de waarden van kolom 1. Hierbij bestaat het volgende verband tussen F en Δ F (de inteelttoename relatief ten opzichte van de nog aanwezige heterozygotie):

$$F_t = \Delta F + (1 - \Delta F)F_{t-1},$$

waarin F_t de inteeltcoëfficient is in generatie t en F_{t-1} de inteeltcoëfficiënt in de voorafgaande generatie (t–1). De volgens deze berekening bereikte inteelt op het eind van de laatste periode (1938-'58) bdraagt 12,95 %.

Voor de berekening van de inteeltgraad in de jaren 1880-1900 werd uitgegaan van de alleen in Friesland gestationeerde hengsten. Daar er weinig interprovinciale migratie was van fokmateriaal, zeker wat betreft de merriën, zijn de provincies Friesland, Drenthe en Groningen als gescheiden fokgebieden te beschouwen. Betrekt men ook de hengsten, die tussen 1886 en 1896 in de provincies Drenthe en Groningen stonden, in de berekening dan vindt men voor de inteeltwaarden:
1880-1890: inteelttoename per generatie 0,65 %, totale inteelttoename 1,24 %.
1890-1900: inteelttoename per generatie 0,74 %, totale inteelttoename 1,36 %.

Gaat men voor de periode 1908-'18 uit van het aantal gedekte merriën per hengst voor de schatting van N_m dan bedraagt de inteelttoename per generatie 3,41 %, dus iets meer dan de berekende 3,05 %. (Hierbij werd het aandeel in N_m van de hengst met het grootste aantal dekkingen gesteld op 1, en het aandeel der andere hengsten als proporties hiervan.)

De inteelttoename in de jaren 1918-'38 bedraagt 1,75 % per generatie, terwijl 1,86 % gevonden wordt, wanneer men uitgaat van het aantal per hengst gedekte merriën, en 3,07 % wanneer de schatting van N_m geschiedt aan de hand van het aantal per hengst in het stamboek opgenomen afstammelingen. Deze laatste waarde moet om reeds genoemde redenen, namelijk dat er dan geen rekening gehouden wordt met de afstammelingen die in het hulpboek werden opgenomen, als te hoog worden beschouwd. Bovenstaand feit speelt niet meer zo'n grote rol in de periode 1938-'58 (zie ook tabel 1 voor het aantal hulpboekmerriën in verhouding tot het totaal aantal opgenomen fokmerriën). De lage waarde (0,71 %) voor de inteelttoename in deze periode is uitsluitend het gevolg van het fokken met meer hengsten. Wordt voor deze periode uitgegaan van de proportionele bijdragen van iedere hengst aan de in het stamboek opgenomen fokdieren dan is de inteelttoename slechts weinig groter: 0,94 % per generatie.

De gemiddelde onderlinge verwantschap (R) der dieren, eveneens onder voorwaarden van toevalsparing, kan voor iedere generatie afgeleid worden uit de vergelijking: $R = \frac{2F}{1 + F'}$, waarin F de gemiddelde inteeltcoëfficient is in een bepaalde generatie en F' de inteeltcoëfficient in de voorafgaande generatie. Van generatie tot generatie berekend bereikt de onderlinge verwantschap der merriën in de laatste periode een gemiddelde waarde van 24,50 %, terwijl de toename der verwantschap in de periode 1880-1908 7,59 %, in de periode 1908-'18 4,28 %, in de periode 1918-'38 7,17 % en in de periode 1938-'58 2,46 % bedraagt.

3.4. DE BEREKENDE INTEELTGRAAD

De in tabel 17 weergegeven inteeltwaarden kunnen nu vergeleken worden met de waarden, gevonden door berekening van de inteeltgraad aan de hand van de stambomen.

Bij het nagaan der stamboekafleveringen bleek dat pas vrij laat (ongeveer 1918) voldoende fokdieren met stamboom (volgens de in paragraaf 3.2 gegeven definitie) gevonden konden worden. Deels is dit een gevolg van de pas begonnen registratie, deels echter ook een gevolg van het feit dat er in de eerste

decennia der stamboekvoering, en vooral in de periode der niet gescheiden registratie Fries en bovenlands ras (1908-'15) weinig of geen aandacht werd besteed aan gegevens over de afstamming der op te nemen paarden.

Van de in de jaren 1880-1908 geboren dieren kon derhalve van slechts 65 merriën en 14 hengsten de inteeltgraad bepaald worden. Door dit kleine aantal en door het feit dat het merendeel der dieren met stamboom gefokt waren door slechts enkele fokkers (waaronder de stoeterij „De Oorsprong" de belangrijkste was) bestaat geen zekerheid omtrent het aselect zijn van deze groep dieren. De gevonden waarden moeten daarom met enig voorbehoud worden beoordeeld, in zoverre ze als representatief genomen worden voor de gemiddelde inteeltgraad.

TABEL 18

Gemiddeld inteeltgraad (in %) der dieren met stamboom en het percentage van deze dat ingeteeld is

Periode	*Inteeltgraad*	*Variatiebreedte*	*Percentage ingeteelde dieren*
1880-'90	4,17	0,0-12,50	33,33
1890-1900	1,41	0,0-25,00	12,50
1900-'08	3,00	0,0-14,06	50,00
1908-'18	1,40	0,0-12,50	30,77

Period	*Range Coefficient of inbreeding*	*Percentage of inbred animals*

TABLE 18

Average coefficient of inbreeding (in %) in pedigree animals and the percentage of them showing inbreeding

Tabel 18 geeft de gemiddelde inteeltgraad over de jaren 1880-1918, waarbij hengsten en merriën zijn samengenomen. Tevens wordt weergegeven het percentage der dieren met stamboom dat ingeteeld is.

Om bovengenoemde redenen kunnen de waarden uit tabel 17 en 18 moeilijk direct vergeleken worden. Met name de lage waarde voor de berekende inteeltgraad (1,40 % tegenover de verwachte waarde van 7,66 %) die gevonden werd voor de periode 1908-'18 is nog geen bewijs dat in deze jaren inteelt zoveel mogelijk bewust vermeden werd. Naast toevalsdeviaties speelt hierbij ook een rol het feit dat de stambomen kort en onvolledig zijn. Bovendien bleek in de stambomen, waarin inteelt aantoonbaar was, deze voornamelijk te berusten op de reeds verder in de generaties terugliggende voorvader Graaf Adolf 21, terwijl de inteelt op Nemo 51 (een hengst van onbekende afstamming) nog slechts gering was.

Voorts werd de inteeltgraad nagegaan aan de hand van de stambomen van 716 stamboekmerriën en 82 hengsten, geboren in de jaren 1918-'58, en telkens gemiddeld over perioden van 5 jaar.

Van 1918-'38 werd de inteeltgraad bepaald van alle opgenomen merriën (449 in totaal), van 1938-'58 werd de berekening uitgevoerd uitgaande van de stambomen, verkregen uit een gelede steekproef die als volgt werd samengesteld: uit iedere jaargang werd aselect een aantal genomen dat 10 % van het totaal aantal uitmaakte, zodat iedere steekproef proportioneel was met het totaal der opgenomen merriën uit ieder geboortejaar. Deze steekproeven omvatten 267 stambomen. De hengsten werden alle in het onderzoek betrokken.

TABEL 19

Gemiddelde inteeltgraad (in %) van hengsten en merriën (met stamboom) per perioden van 5 jaar

Periode	*Inteeltgraad*			
	Merriën	*Variatiebreedte*	*Hengsten*	*Variatiebreedte*
1918-'23	3,12	0,00-12,50	2,47	0,00-12,89
1923-'28	4,48	0,00-25,00	3,30	0,00-11,50
1928-'33	5,11	0,15-16,38	10,79	1,76-25,98
1933-'38	5,82	0,29-25,73	7,18	2,55-19,10
1938-'43	5,63	0,44-16,75	6,64	0,84-13,28
1943-'48	7,22	2,55-14,03	9,04	2,50-19,27
1948-'53	9,38	1,72-18,69	8,28	3,18-11,30
1953-'58	8,63	1,83-16,79	9,35	5,09-19,42
Period	*Mares*	*range*	*Sires*	*range*
	Coefficients of inbreeding			

TABLE 19

Average coefficient of inbreeding (in %) in pedigree mares and -sires per 5-years periods

In tabel 19 ziet men nu dat de inteeltgraad geleidelijk stijgt en over een periode van 40 jaren met 5,5-6 % is toegenomen. (De hoge waarde in de periode 1928-'33, kolom hengsten, wordt veroorzaakt door de hengst Held 140, een product van volle broer en zus.) De gemiddelde inteeltgraden voor merriën en hengsten vertonen overeenkomstige waarden; die der hengsten liggen in het algemeen binnen de bij de merriën waargenomen variatiebreedte. Wel valt op dat vanaf 1928 bij de hengsten de benedendrempel der variatiebreedte meestal hoger ligt dan bij de merriën, hetgeen als volgt verklaard kan worden: hoewel men zeker niet in de eerste plaats let op de graad van inteelt bij de keuze van een hengstveulen, zal wel prijs gesteld worden op een bekende afstamming van moederszijde waardoor de kans op inteelt, door het meer volledig zijn van de stamboom, toeneemt.

In tabel 20, waarin het percentage hengsten en merriën met stamboom wordt weergegeven en het gedeelte (in %) hiervan dat ingeteeld is, ziet men dan ook dat tot 1928 het percentage merriën van geheel of gedeeltelijk onbekende afstamming groter is dan dat der hengsten, terwijl deze laatste gemiddeld ook vaker inteelt vertonen.

TABEL 20

Het percentage merriën en hengsten met stamboom en het percentage van deze dat ingeteeld is

Periode	*Merriën*		*Hengsten*	
	Met stamboom	*Hiervan ingeteeld*	*Met stamboom*	*Hiervan ingeteeld*
1918-'23	62,31	58,33	87,50	85,71
1923-'28	65,38	89,47	80,00	75,00
1928-'33	71,17	100,—	83,33	100,—
1933-'38	85,54	100,—	100,—	100,—
1938-'43	79,55	100,—	100,—	100,—
1943-'48	81,43	100,—	100,—	100,—
1948-'53	86,58	100,—	100,—	100,—
1953-'58	92,96	100,—	100,—	100,—
Period	*With pedigree Mares*	*% of which inbred*	*With pedigree Sires*	*% of which inbred*

TABLE 20

Percentage of pedigree mares and sires and the percentage of them showing inbreeding

Tevens ziet men dat vanaf 1933 hengsten die van moederszijde geen bekende afstamming hebben niet meer worden opgenomen in het stamboek (de laatste was de hengst Marius 144, in 1933 geboren uit een H-boekmerrie).

Bij de merriën vindt men in de jaren ná 1932 nog een zeker percentage zonder stamboom (het betreft hier praktisch altijd dochters van H-boekmoeders), dat echter de laatste jaren sterk afneemt als gevolg van de veranderde reglementen op de stamboekvoering (zie paragraaf 3.5). Kwamen tot 1928 nog stambomen voor zonder aanwijsbare inteelt, daarna blijken, door de toenemende verwantschap der dieren onderling, alle hengsten en merriën mét stamboom ook te zijn ingeteeld.

Betreffende de frequentieverdeling der inteeltgraden over de jaren 1938-'58 zij nog vermeld dat in de periode 1938-'48 16,30 % der merriën een inteeltgraad hadden van 10 % en hoger, terwijl een inteeltgraad van 14,5 % en hoger voorkwam bij 4,36 % der merriën. In de periode 1948-'58 werden deze inteeltwaarden gevonden bij respectievelijk 38,69 % en 13,14 % der merriën.

Bij vergelijking van de inteeltwaarden uit tabel 17 en 19 dient allereerst opgemerkt te worden dat de totale berekende inteeltgraad afhangt van het aantal generaties waarover de lijnen in een stamboom vervolgd kunnen worden. Dat dit ook in latere perioden nog van belang is, moge blijken uit het feit dat de gemiddelde inteelt in de jaren 1953-'58, die 8,63 % bedraagt, een waarde bereikt van 9,70 %, wanneer uitsluitend uitgegaan wordt van die stambomen waarin tenminste de 8 overgrootouders bekend zijn.

Verder zal bij toevalsparing altijd een eindige kans bestaan op paring van zeer nauw verwante dieren (ouder × afstammeling of volle broer × volle zus) die een hoge inteeltwaarde oplevert. In de praktijk kunnen zich echter belangrijke deviaties van toevalsparing voordoen. Enerzijds kan bij het fokken binnen bepaalde bloedlijnen de inteelt sterker toenemen dan verwacht wordt,

anderzijds zal zeer nauwe inteelt meestal vermeden worden en kan er zelfs een voorkeur bestaan voor paring van slechts ver verwante dieren.

In het algemeen kan nu worden opgemerkt dat de op grond van de stambomen gevonden inteelt in 1958 een waarde (8,63 %) bereikt die lager is dan de verwachte inteelt (12,95 %) op grond van toevalsparing, maar hoger dan de waarde die bereikt wordt wanneer inteelt maximaal vermeden wordt en die bij benadering de helft zal bedragen van de inteelt bij toevalsparing ($\frac{1}{2} \times 12{,}95 = 6{,}48\,\%$). Dit betekent dus dat inteelt niet steeds maximaal vermeden werd.

Worden de inteeltwaarden per periode vergeleken dan blijkt de inteelttoename over de jaren 1918-'38 gemiddeld 1,12 % per generatie te bedragen, een waarde die lager is dan de verwachte inteelttoename (1,75 %) voor deze periode. Dit is niet zozeer het gevolg van paring van overwegend minder nauw verwante dieren, alswel van het feit dat bij de berekening nog vele onvolledige stambomen betrokken waren. Bij onvolledige stambomen gaat het om kleindochters van H-boekmerriën en dochters van die H-boekmerriën, waarvan nog wel de vader werd opgegeven. Deze merriën komt men nog tot 1946 in de stamboeken tegen, daarna werd van de H-boekmerriën geen afstamming meer genoteerd en vallen zij buiten de berekening.

De inteelttoename over de jaren 1938-'58 bedraagt gemiddeld 1,26 % per generatie. Dit is meer dan de verwachtingswaarde (0,71 %) bij toevalsparing en ook meer dan de waarde (0,94 %) die gevonden wordt, wanneer rekening gehouden wordt met de intensiteit waarmede de hengsten werden benut. Het is aannemelijk dat dit veroorzaakt wordt door de voorkeur voor één mannelijke bloedlijn, nl. de hengsten uit de Danilo-Obscurantlijn, waarvan bovendien enkele representanten vrij langdurig en op de zelfde plaats gestationeerd waren. Het stamboek heeft zich slechts incidenteel bemoeid met de plaatsing of wisseling der hengsten op de stations. Wordt op hetzelfde station een goede hengst opgevolgd door een prima zoon dan kan de inteelt ongewenst groot worden. Dit deed zich in het verleden voor met de hengsten Obscurant 150 en diens zoon Aize 170, die toen op dringend advies van het stamboek verplaatst werd. Een sterkere toename kan ook in de toekomst verwacht worden nu naast de populaire hengst Ritske 202 een 6-tal voortreffelijke zoons ter dekking staan, waarvan enkele op hetzelfde station als de vader.

Voor de berekening van de inteeltgraad werden de stambomen volledig uitgeschreven. Hoewel in de inleiding van dit hoofdstuk werd gezegd dat in het algemeen de inteelt na de 5e generatie van weinig gewicht zal zijn, kon bij het Friese paard, dat op een vrij smalle basis berust, verwacht worden dat de verbindingen tussen de ouders in een stamboom ná de 5e vooroudergeneratie niet onbelangrijk zouden bijdragen aan de totale inteelt.

Bij een onderzoek hiernaar bleek dat over de jaren 1953-'58, waarin een inteeltgraad van 8,63 % gevonden werd, deze als volgt tot stand kwam:

Lopende of recente inteelt (inteelt in de eerste 2 generaties)	0,40 %
Inteelt in de 3e generatie	2,11 %
Inteelt in de 4e en 5e generatie	4,10 %
Inteelt na de 5e generatie	2,02 %

Van de totale inteelt komt derhalve bijna een vierde deel op rekening van de verbindingen ná de 5e generatie.

De niet-recente inteelt, die gemiddeld 8,23 % bedraagt, wordt voornamelijk veroorzaakt door de verwantschap der merriën met belangrijke voorouders. Daar deze inteelt niet groter is dan de inteelt die op de lange duur verwacht wordt op grond van de invloed van belangrijke voorouders op het gehéle ras en die onder voorwaarde van toevalsparing in het algemeen de helft zal bedragen van de onderlinge verwantschap der dieren (21,21 %, zie tabel 22), zijn er geen aanwijzingen dat er belangrijke voorouders zijn die slechts een deel van het ras beïnvloed hebben, met andere woorden er zijn geen aanwijzingen voor de vorming van ingeteelde lijnen.

3.5. HET HULPBOEK

Daar in het voorafgaande reeds enkele malen de hulpboekmerriën ter sprake kwamen, is de volgende uiteenzetting gewenst.

In 1920 achte men de stamvorming zover gevorderd dat het stamboek gesloten werd voor fokdieren zonder bekende of nawijsbare afstamming. Deze werden voortaan geregistreerd in het hulpboek. Het lag niet in de lijn van het stamboek tenkoste van vaak zeer veel moeite en dan nog met dubieuze zekerheid de afstamming alsnog te achterhalen. In het begin werd wel van deze merriën soms nog de vader vermeld, in zoverre deze werd opgegeven door de eigenaar.

Naast merriën uit de zgn. „wilde" fokkerij (maar afstammend van een stamboekhengst) kwamen later in het hulpboek ook stamboekmerriën bij herregistratie, wanneer door tussentijdse wisseling van eigenaar de afstammingsbewijzen verloren waren gegaan. Deze laatste gang van zaken voert in wezen terug op identificatie-moeilijkheden bij de meeste Friese paarden. (Hiervoor is inmiddels een afdoende oplossing gevonden, daar in mei 1968 besloten werd voortaan alle veulens met een cijfercombinatie te tatoeëren op de onderlip.)

Voorts werden vanaf 1940 merriën met aftekeningen aan de benen niet meer opgenomen in het stamboek en besloot men ingaande 1946 zelfs geen veulens met beenaftekeningen meer te registreren. Dit besluit leidde tot de ongewenste situatie dat, wanneer er later met deze veulens toch gefokt werd, hun geheel zwarte afstammelingen bij een eventuele opname in het hulpboek terecht kwamen, terwijl de afstamming verloren was gegaan. Men besloot daarom, ingaande 1948, alle veulens met ongewenste aftekeningen te registreren in een hulpveulenboek, waarin voortaan ook alle afstammelingen van hulpboekmoeders werden opgenomen.

Het voordeel is duidelijk: de fokker wordt de mogelijkheid geboden alle afstammelingen te laten registreren, terwijl bij latere opname in het stamboek van merrieveulens uit deze hulpveulenboekdieren de afstamming behouden blijft. Hoewel hengstveulens uit hulpboek- en hulpveulenboekmerriën volgens de reglementen ook stamboekgerechtigd zijn, worden ze tot op heden geweerd uit de stamregisters.

Zoals uit tabel 1 (hoofdstuk I) blijkt, bleef het aantal in het H-boek opgenomen merriën, relatief ten opzichte van het totaal aantal opgenomen merriën, vrij constant van 1920 tot ongeveer 1940, en maakt het ruim 46 % uit van het totaal aantal registraties. Daarna treedt reeds in de oorlogsjaren, door de voordelen die de stamboekfokkerij bood, een daling in van de H-boekopnamen, die

vooral duidelijk wordt ná 1945. In de periode 1945-'55 bedroeg het aantal H-boekopnamen nog 12,51 % van het totaal aantal opnamen, maar daalde over de jaren 1960-'65 tot 5,33 %. Hierdoor nam ook het aantal opgenomen dochters uit H-boekmoeders af: had in de jaren 1950-'55 nog gemiddeld 20,23 % der opgenomen merriën een H-boekmerrie tot moeder, terwijl 3,34 % uit een veulenboekmoeder stamde, in de periode 1955-'60 waren deze percentages reeds gedaald tot respectievelijk 8,91 % en 2,70 %.

Genetisch gezien vormen dus, voor de berekening van de inteeltgraad, de H-boekmerriën der laatste decennia een weliswaar onbekende, maar geen onzekere factor, daar deze merriën uit dezelfde populatie stammen. Was hun afstamming bekend dan zou ook zonder twijfel, gezien de opbouw van het Friese ras, het aantal vrouwelijke bloedlijnen kleiner blijken te zijn dan nu het geval is.

Bij een onderzoek naar de nog bestaande merriestammen (GEURTS 1968) bleek slechts 25 % der merriën, opgenomen in de jaren 1950-1960, terug te gaan op een 30-tal verschillende stamboek-stammoeders; 75 % der opgenomen merriën was verdeeld over meer dan 200 stammen die uitgaan van een H-boekstammoeder.

3.6. DE BEREKENDE VERWANTSCHAPSGRAAD

Uitgaande van de merriën uit de steekproeven werden de gemiddelde onderlinge verwantschapsgraad (formule 2, paragraaf 3.2) en de directe verwantschapsgraad (formule 3, paragraaf 3.2) met de belangrijkste stamhengsten bepaald. Tot 1918 werden de gemiddelde waarden berekend per periode, en vanaf 1918 voor een aantal richtjaren (tabel 21 en 22).

TABEL 21
Gemiddeld directe verwantschapsgraad der merriën met enkele belangrijke stamhengsten en hun gemiddelde onderlinge verwantschapsgraad (in %)

Periode	*Directe verwantschapsgraad met*				*Onderlinge verwantschapsgraad*	
	Drenthe I 91	Alva 113	Friso 117	Prins 109		*Variatie-breedte*
1880-'90	—	—	—	—	16,67	0,0-50,00
1890-1900	8,70	—	—	—	6,31	0,0-50,00
1900-'08	20,67	9,62	1,92	—	12,66	0,0-50,00
1908-'18	7,87	20,37	20,37	11,11	12,48	0,0-53,13
						range
Period	*Coefficient of direct relationship to*				*Coefficient of inter se relationship*	

TABLE 21
Average coefficient (in %) of direct relationship to some important sires of the sample mares, and their average coefficient (in %) of inter se relationship

Uit tabel 21, waarin de invloed van de hengsten Drenthe I 91, Alva 113, Friso 117 en Prins 109 wordt weergegeven als hun gemiddelde verwantschap met de merriën, blijkt nu geheel volgens verwachting de invloed van Alva 113, maar vooral de invloed van de hengsten uit de Nemo-lijn na 1908 sterk toe te

nemen. In de periode 1908-'18 leveren de hengsten uit de Nemo-lijn de grootste bijdrage aan het totaal der genen: namelijk 36,11 %, waarvan 31,48 % op rekening komt van de hengsten Friso 117 en Prins 109 en 4,63 % op rekening van andere hengsten uit de Nemo-lijn. De hoge waarde voor de onderlinge verwantschap in de periode 1880-'90 is waarschijnlijk een toevalsdeviatie, veroorzaakt door het kleine aantal dieren waarvan werd uitgegaan.

TABEL 22

Gemiddelde directe verwantschapsgraad der merriën met enkele belangrijke stamhengsten en hun gemiddelde onderlinge verwantschapsgraad (in %)

Jaar	*Directe verwantschapsgraad met*				*Ondelinge verwantschapsgraad*		*Gemiddelde F per groep*
	Alva 113	*Arend 131*	*Danilo 137*	*Obscurant 150*		*Variatie-breedte*	*(%)*
1918	6,25	—	—	—	9,76	3,77-14,44	1,49
1928	6,49	11,49	15,17	—	13,12	1,27-40,29	5,75
1938	11,48	10,68	17,70	7,10	15,43	3,80-35,72	6,22
1948	11,80	14,82	21,48	13,24	19,73	4,54-48,10	8,37
1958	11,84	9,90	25,40	15,75	21,21	10,53-37,14	8,11
Year	*Coefficient of direct relationship to*				*Coefficient of inter se relationship*	*Range*	*Average F per group*

TABLE 22

Average coefficient (in %) of direct relationship to some important sires of the sample mares, and their average coefficient (in %) of inter se relationship

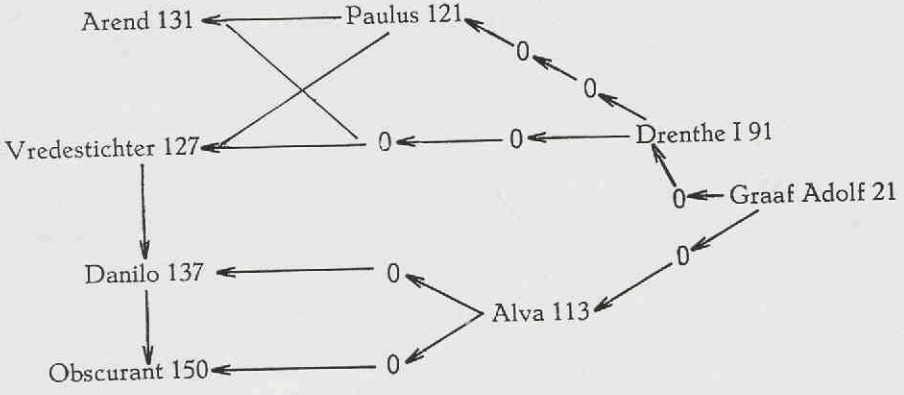
In tabel 22 wordt de gemiddelde verwantschap gegeven van de merriën met een 3-tal hengsten die ná 1918 de fokkerij het sterkst beïnvloed hebben, namelijk Arend 131, Danilo 137 en Obscurant 150, terwijl het veelvuldig voorkomen van Alva 113 in de pedigrees aanleiding was om ook de verwantschap met deze hengst verder te vervolgen.

De verwantschap van Alva 113 met de groep merriën blijkt nog opmerkelijk hoog en vanaf 1938 vrijwel constant; gemiddeld neemt hij bijna de positie in van overgrootvader (R = 12,5 %). Ongeveer de helft van deze verwantschap komt tot stand via Danilo 137 en Obscurant 150, doordat Alva 113 de maternale grootvader is van deze hengsten. De onderlinge verwantschap tussen bovengenoemde hengsten wordt weergegeven in figuur 3.

De invloed van Danilo 137, wiens positie ten opzichte van de 1958-groep merriën vergelijkbaar is met die van grootvader (R = 25 %), neemt nog steeds toe, niet in het minst door zijn zoon Obscurant 150, die verantwoordelijk is voor een bijdrage van ruim een derde deel van Danilo's genen aan de groep. Niet in tabel 22 opgenomen is de directe verwantschap met Friso 117, die in 1918 nog 18,75 % bedroeg en de verwantschap met Paulus 121, die in 1928 nog een waarde bereikte van 15,18 %.

De toename van de verwantschap tussen de dieren onderling in de periode 1938-'58 bedraagt 5,78 % en is dus ruim het dubbele van de verwachte toename

Fig. 3. De onderlinge verwantschap tussen de hengsten Alva 113, Arend 131, Danilo 137 en Obscurant 150



Onderlinge verwantschapsgraad (in %)
Coefficient of inter se relationship (in %)

Arend 131-Alva 113	1,17
Arend 131-Obscurant 150	12,94
Arend 131-Danilo 137	25,29
Danilo 137-Alva 113	25,59
Obscurant 150-Alva 113	37,79
Danilo 137-Obscurant 150	56,40

Fig. 3. The inter se relationship of the sires Alva 113, Arend 131, Danilo 137 and Obscurant 150

op grond van toevalsparing (2,46 %, zie paragraaf 3.3). Dit is een gevolg van de sterke verbreiding van Danilo's invloed over de gehele populatie. De variatie-breedte van de onderlinge verwantschap in 1958 toont aan dat dieren die minder nauw verwant zijn dan de verwantschap tussen nichten (R = 12,5 %) bijna niet meer voorkomen. Gemiddeld zijn de merriën onder beschouwing bijna halfzusters van elkaar (R = 25 %). Ter vergelijking werd in tabel 22, laatste kolom, tevens de gemiddelde inteeltgraad per groep opgenomen.

3.7. INTEELTDEPRESSIE EN RECESSIEVE AFWIJKINGEN

Over de waardering der inteeltwaarden bestaan nog uiteenlopende meningen. Volgens LUSH (in JOHANSON/HARING/HAMMOND 1959) moet de inteelt minstens 10 % bedragen om als zodanig te worden aangemerkt; tot 25 % wordt de inteelt matig en boven 25 % sterk genoemd.

Ook over het verband tussen inteelt en inteeltdepressie bij het paard zijn er nog weinig gegevens. MOTLOCH (1911) bericht dat bij het Kladruber ras, waarbij reeds in het begin van deze eeuw een gemiddelde inteeltgraad van

10-15 % voorkwam, nog geen waarneembare daling van de vruchtbaarheid werd geconstateerd. Ook een meer recent onderzoek bij het Haflingerpaard (SCHWEISGUT 1955) toonde aan dat het gemiddeld drachtigheidspercentage van sterk ingeteelde merriën niet lager (maar zelfs iets hoger) was dan dat van niet- of zwak ingeteelde merriën. Naast de individuele gevoeligheid van ieder ras voor inteeltdepressie speelt selectie hierbij ook een rol.

Daar inteeltdepressie zich vooral doet gelden bij de eigenschappen der vitaliteit en met name bij de vruchtbaarheid, werd het verband nagegaan tussen de inteeltgraad en de vruchtbaarheid bij een aantal merriën uit de steekproef, geboren in de jaren 1940-'50. Daar er geen exacte gegevens beschikbaar waren over aantal dekkingen en drachtigheidspercentage, kon het begrip vruchtbaarheid slechts benaderd worden via de berekening van de gemiddelde fokloopbaan en het gemiddeld aantal veulens.

TABEL 23

Gemiddelde fokloopbaan in jaren en gemiddeld aantal veulens van 2 groepen merriën, geboren 1940-'50, in relatie met de gemiddelde inteeltgraad

	Groep A (n = 39)	*Groep B (n = 35)*
Gemiddelde inteeltgraad (%) Average coefficient of inbreeding (in %)	15,42	2,77
Percentage merriën zonder afstammelingen Percentage of mares without offspring	15,38	17,14
Gemiddelde fokloopbaan (jaren) Average breeding career (years)		
a. van alle merriën of all mares	5,0	5,1
gemiddeld aantal veulens average no. of offspring	3,4	3,4
b. alleen van de merriën met afstammelingen of mares with offspring only	5,9	6,2
gemiddeld aantal veulens average no. of offspring	4,0	4,1
Gemiddelde leeftijd waarop de merriën werden afgevoerd (jaren) Average age at which the mares were removed from the books (years)	12,4	13,7
	Group A	*Group B*

TABLE 23

Average breeding career (in years) and average number of offspring in 2 groups of mares, born 1940-'50, related to the average degree of inbreeding

Onder de fokloopbaan (zie ook hoofdstuk 4) wordt in dit verband verstaan de leeftijd (in jaren) waarop het laatste veulen (L_l), minus de leeftijd (L_e) waarop het eerste veulen geworpen werd plus 1, zodat de gemiddelde fokloopbaan wordt voorgesteld door: $\frac{\Sigma[L_l - L_e + 1]}{n}$, waarin n = het aantal merriën.

Uit de steekproefmerriën werden nu 2 groepen samengesteld: groep A, omvattend 39 merriën met een inteeltgraad van tenminste 12,5 %, en groep B, omvattend 35 merriën met een inteeltgraad van ten hoogste 4,5 %. Van beide groepen werd de gemiddelde fokloopbaan nagegaan en het gemiddeld aantal veulens, geworpen binnen de jaren der fokloopbaan. Deze gegevens vindt men in tabel 23. Het blijkt nu dat er geen significante verschillen tussen beide groepen merriën aangetoond kunnen worden. Ook het langer of korter aanhouden der fokmerriën heeft geen invloed op het gemiddeld aantal veulens: de merriën van groep B bleken gemiddeld 1,3 jaar langer te worden aangehouden dan de merriën uit groep A. Bovenstaand onderzoek levert dus geen aanwijzingen op voor het bestaan van een verschil in vruchtbaarheid bij 2 groepen merriën met een verschillend hoge inteeltgraad.

Voor zover bekend is, komen belangrijke erfelijke gebreken (zoals voet- en beenafwijkingen) bij het Friese paard niet voor in een opvallende frequentie. Tegen erfelijke gebreken kan worden geselecteerd door de afwijkende dieren en in het geval van recessieve vererving ook de dragers van het gen van de fokkerij uit te sluiten.

Van de 65 hengsten die in de jaren 1940-'61 ter dekking stonden, verdwenen 42 in de zelfde periode uit de fokkerij. Onderstaand staatje geeft een overzicht van de gronden van afvoering.

Afgekeurd op eigen exterieur	4
Afgekeurd op kwaliteit der afstammelingen	13
Afgekeurd wegens onvruchtbaarheid (hiervan 1 wegens onvruchtbaarheid ontstaan op latere leeftijd en 1 wegens te laag bevruchtingspercentage door een te korte roede)	4
Afgekeurd wegens spat	3
Afgekeurd wegens karakterfouten	2
Gestorven aan ziekten en ongevallen	8
Wegens hoge leeftijd uit de fokkerij genomen	3
Verkocht buiten het stamboek	3
Afgevoerd wegens onbekende reden	2

Een hengst werd in 1961 afgekeurd wegens het frequent voorkomen van navelbreuk bij zijn afstammelingen. Het blijkt dus dat de meeste hengsten werden afgekeurd op grond van hun fokresultaten (exterieurbeoordeling der afstammelingen), terwijl het voorkomen van een erfelijk gebrek niet altijd leidt tot het afkeuren van de drager, zoals blijkt uit het volgende:

Van een 15-tal hengsten, geboren in de laatste 40 jaren, is bekend dat ze dwergveulens (te klein blijvende veulens met korte benen en gebogen stand in de carpaal- en tarsaalgewrichten) gegeven hebben. Daar officieel, uit begrijpelijke gronden, slechts weinig gevallen ter kennis komen van het stamboek, zijn geen exacte gegevens over de incidentie van dwergveulens bekend. Volgens

officieuze bronnen wordt de frequentie van de afwijkende dieren onder de afstammelingen der hengsten die drager zijn van het dwergveulen-gen tegenwoordig geschat op 2,5-5 %. Het voorkomen van dwergveulens in deze mate wordt door het stamboek niet gevoeld als een bedreiging van de fokkerij: geen der hengsten werd afgekeurd wegens het geven van dwergveulens. Hierbij geldt als praktische overweging dat tegenover deze ongunstige eigenschap dikwijls vele gunstige eigenschappen staan, zodat het foktechnisch niet juist zou zijn, zeker bij de beperkte omvang van het huidige stamboekbestand, een strenge selectie toe te passen op de dragers.

Wanneer, zoals wordt aangenomen (KROON en Van der PLANK 1931), de afwijking veroorzaakt wordt door een enkel recessief gen, kan op grond van bovengenoemde frequentie der afwijking en aannemende dat de inteeltcoëfficient (F) 10 % bedraagt, uit de vergelijking: $[\text{rec.}] = \frac{\frac{1}{2}q(1-F)}{1+q-qF}$, waarin [rec.] = de frequentie van het recessieve genotype, worden afgeleid dat de frequentie van de dwergfactor q: 0,058-0,123 bedraagt. Bij deze genfrequentie is de invloed van de toegepaste selectie slechts gering (dwergveulens worden uiteraard niet voor de fokkerij gebruikt; er is dus een maximale selectie tegen afwijkende dieren). Wanneer men in iedere generatie telkens alle dwergveulens (de homozygoot recessieven met frequentie q^2_o uitselecteert, dan geldt voor de nieuwe gen-frequentie (q_1) onder de aan de voortplanting deelnemende dieren:

$q_1 = \frac{p_o q_o}{p^2_o + 2p_o q_o} = \frac{q_o}{1+q_o}$ en na t generaties: $q_t = \frac{q_o}{1+tq_o}$.

Uit deze laatste vergelijking kan worden afgeleid dat er 17 generaties nodig zijn om de oorspronkelijke genfrequentie (0,058) terug te brengen tot de helft en dat het op deze wijze van selectie nooit zal lukken het ongewenste gen geheel kwijt te raken. Dit is alleen te bereiken als ook de heterozygoten (de dragers) van de fokkerij worden uitgesloten.

Bij de huidige fokintensiteit zullen de hengsten die drager zijn van het dwergveulen-gen niet steeds vroegtijdig als zodanig herkend worden. Houdt men een genfrequentie aan van q = 0,058, dan zullen er minstens 100 normale nakomelingen in successie moeten voorkomen om met een risico van 5 % of minder te kunnen besluiten dat de hengst geen drager is. (Hierbij is de kans dat uit n paringen n normale nakomelingen in successie ontstaan:

$p \leqslant 0{,}05 = \left[\frac{1+\frac{1}{2}q}{1+q}\right]^n$)

Samenvatting

Met behulp van de inteeltcoëfficient van WRIGHT werden aspecten nagegaan van de inteelt bij het Friese paard voor de gehele periode der stamboekfokkerij. Hierbij werd de inteelt, die verwacht wordt op grond van toevalsparing, vergeleken met de inteelt, die berekend werd aan de hand van de stambomen. De inteelttoename per generatie werd geschat met de formule: $\Delta F = \frac{1}{8N_m} + \frac{1}{8N_f}$, waarbij de term $\frac{1}{8N_f}$ werd wegge-

laten, daar het aantal vrouwelijke fokdieren vele malen groter is dan het aantal mannelijke fokdieren. Tot 1918 werd het aantal generaties binnen het tijdsbestek 1880-1918 berekend uit het gemiddeld generatie-interval der hengsten (tabel 15). (Het generatie-interval in jaren is de gemiddelde leeftijd der vaders bij de geboorte van hun afstammelingen.) Doordat het aantal jaarlijks ter dekking staande hengsten in de periode 1908-'18 sterk afnam, terwijl er geen jonge hengsten meer werden aanbevolen, is de inteelttoename in deze periode het grootst: $\Delta F = 3{,}05\,\%$.

Voor de schatting van ΔF in de periode 1918-'58 werd het gemiddeld generatie-interval berekend aan de hand van de stambomen van een steekproef, omvattend 716 merriën en 82 hengsten (tabel 16). De totale verwachte toename der homozygotie in 1958, relatief ten opzichte van de toestand in 1880, bedroeg 12,95 %, terwijl de onderlinge verwantschapsgraad der merriën een waarde bereikte van 24,50 % (tabel 17).

De inteeltgraad werd verder berekend van de stambomen van 877 merriën en hengsten, geboren in de jaren 1880-1958. Het begrip stamboom houdt in dat er minstens 2 grootouders zijn van hetzelfde geslacht. Van 1880-1938 werden alle stambomen genomen, van 1938-'58 een gelede steekproef, die 10 % der dieren van ieder geboortejaar omvatte. De hengsten werden alle in het onderzoek betrokken (tabel 18 en 19). Uit de gegevens van tabel 19 kan worden afgeleid dat de inteelt ongeveer 6 % toenam van 1918-1958. Er is geen duidelijk verschil tussen de gemiddelde inteeltwaarden bij merriën en hengsten, ofschoon bij de hengsten lage waarden minder vaak voorkomen dan bij de merriën. De hengsten zijn bovendien vaker ingeteeld (tabel 20). Dit komt door het feit dat de stambomen der hengsten langs de maternale kant volledíger zijn. Na 1933 werden geen hengsten met onbekende afstamming van moederskant meer opgenomen, terwijl na 1928 alle dieren met stamboom blijken te zijn ingeteeld in meer of mindere mate.

De inteelttoename in de periode 1918-'38 bedraagt 1,12 % per generatie, d.i. minder dan de waarde, verwacht op grond van toevalsparing (1,75 %). Dit is een gevolg van de vele onvolledige stambomen (dochters en kleindochters van hulpboekmerriën) in deze periode. Voor de periode 1938-'58 bedraagt ΔF: 1,26 %, ongeveer 0,5 % meer dan de verwachte waarde (0,71 %), hetgeen veroorzaakt wordt door de invloed van de hengsten uit de Danilo-Obscurantlijn.

Alle stambomen werden volledig uitgeschreven. Door het sterke concentratie-effect in de fokkerij (zie ook hoofdstuk 4) zijn er vele banden tussen de ouders in een stamboom in vroegere generaties, zodat ongeveer een vierde deel van de totale inteelt op rekening komt van de inteelt ná de 5e generatie. Vergelijking van de verwachte inteelt en de berekende inteelt geeft geen aanwijzing voor de vorming van ingeteelde lijnen.

In tabel 21 en 22 worden de onderlinge verwantschapsgraad der merriën en hun verwantschap met enkele belangrijke hengsten weergegeven. Onderling zijn de merriën (geboren in 1958) gemiddeld bijna halfzusters van elkaar, terwijl hun directe verwantschap met Danilo 137 gemiddeld ruim 25 % bedraagt. De directe verwantschap (bijna 12 %) met Alva 113 blijft vrij constant, ofschoon hij het ras slechts beïnvloed heeft via een klein aantal dochters. De helft van deze verwantschap komt tot stand via Danilo 137 en Obscurant 150 (zie fig. 3).

De mogelijke invloed van de inteeltdepressie op de vruchtbaarheid werd nagegaan bij 2 groepen merriën met een gemiddelde inteeltgraad van respectievelijk 2,77 % en 15,42 %. De vruchtbaarheid werd in dit verband benaderd door berekening van de fokloopbaan (d.i. de leeftijd in jaren waarop het laatste veulen, minus de leeftijd waarop het eerste veulen geworpen werd + 1). Bij de 2 groepen was geen verschil in gemiddelde fokloopbaan, noch in het gemiddeld aantal veulens, geworpen binnen deze fokloopbaan, aantoonbaar.

Bij een onderzoek naar de gronden waarop hengsten uit de fokkerij worden genomen, c.q. afgekeurd, bleek dat de meeste hengsten werden afgevoerd op grond van hun fokresultaten. Ten aanzien van recessieve afwijkingen werd een beschouwing gegeven over het voorkomen van dwergveulens. Uit een schatting van de frequentie van

dwergveulens van 2,5-5 % onder de afstammelingen der hengsten die drager zijn van het dwerg-gen, kan de frequentie van dit gen gesteld worden op 0,058-0,123. Wanneer alleen geselecteerd wordt (zoals gebruikelijk is) tegen de afwijkende dieren, zullen er 17 generaties nodig zijn om een genfrequentie van 0,058 te halveren.

Summary

Inbreeding in the Friesian Horse

In this study WRIGHT's coefficients of inbreeding and relationship have been used. An analysis was made of the total period of studbook controlled breeding. For practical reasons, however, a division was made into 5 periods: 1880-1900, the formative period; 1900-1908, in which can be noticed a decreasing interest in breeding; 1908-1918, the period of the most serious depression; 1918-1938, the period of recovery, in which there is an increasing rate of inbreeding on the sires of the Nemo-line; 1938-1958, in which breeding activities flourished.

The expected inbreeding

The increase of inbreeding per generation under random mating for every period was estimated by Wright's formula: $\Delta F = \frac{1}{8N_s} + \frac{1}{8N_f}$. As in a breeding population the number of females mostly outnumbers greatly the number of males, the term $\frac{1}{8N_f}$ was furtheron omitted. The number of generations in every period up to 1918 has been calculated as the number of years divided by the average generation interval (in this case being the average age of the sire at the birth of the filly). The generation interval was found by the formula: $G = \frac{L_1 + L_2 + 1}{2}$, where L_1 and L_2 are the ages of the sire in his last and first stud year respectively. Table 15 gives the average generation interval of the sires at stud during 1880-1918. Owing to diminishing interest in breeding the Friesian Horse from 1900 onwards, male registrations decreased annually, leading to an increase in ΔF per generation, reaching its peak in the years 1908-'18 (ΔF = 3,05 %). As there were no young sires registered between 1906 and 1915 and there were only 3 sires standing at service during the years 1913-'18, the breed passed a bottleneck, which greatly helped on the fixation of typical characteristics selected on.

For estimation of ΔF in the period 1918-'58, the average generation interval was computed from the pedigrees in a sample containing 716 mares and 82 sires (see table 16). Table 17 gives the expected coefficients of inbreeding.

The expected total increase in homozygosis up to 1958 and relative to the situation in 1880 (the foundation stock) was found to be 12,95 % under random mating and the expected coefficient of inter se relationship 24.50 %.

The calculated amount of inbreeding

The coefficients of inbreeding then were computed in a total of 877 pedigrees of mares and sires born 1880-1958. Throughout this study a pedigree will only be called as such, when the individual at least has 2 grandparents of the same sex. From 1880-1938 all registrations (528) have been used, from 1938-'58 a stratified random sample (267 pedigrees) was taken, containing 10 % of every birth year, so the sample was proportional to the annual and total number of registered mares. In addition the coefficients of inbreeding also were computed in all registered sires (82) born 1918-'58.

The data are found in tables 18-19, showing an increase of F of about 6 % from 1918 up to 1958. The high percentage of inbreeding under the sires-heading in the period 1928-'33 is caused by the sire Held 140, a product of full sib mating (F = 25,98 %). In comparing the average coefficients in sires and mares, it can be said that there are no marked differences, although sires seem to be more often inbred on the average. This is caused by the fact that the breeder in choosing a young sire does not in the first place look for the degree of inbreeding, but that the sire's dam generally is of a proven and fully known descent and consequently the sire's pedigree is more complete and may show a higher degree of inbreeding. This is illustrated by table 20, giving the number of mares and sires with a pedigree (in the above-mentioned sense) and the proportion of them showing inbreeding. Since 1933 no sires out of a dam of unknown descent have been admitted at stud, and after 1928 all animals with pedigree were found to be inbred to a greater or less extent.

The increase of inbreeding in the period 1918-'38 is 1,12 % per generation, thus being lower than the expected value (1,75 %). This is not caused by matings of less-than-average related animals, but by the many incomplete pedigrees (on the dam's side) in that period. Dams without or with incomplete pedigrees are mostly socalled Appendix-mares. In 1921 the studbook was closed and an appendix was opened to mares with untraceable or lost pedigrees (mainly daughters of dams which did not comply with studbook requirements). Their daughters, however, may qualify to enter the studbook.

For the period 1938-'58, ΔF is 1,26 %, being about 0,5 % more than the expected value (0,71 %) and showing the deviation from random mating, mainly caused by the fact that the effective number of sires is smaller than the number used in calculations for table 17, and by the influence of the sires of the Danilo-Obscurant-line.

Although in most literature on the subject pedigrees are considered for 5 generations only, in this paper calculations have been made of fully extended pedigrees. Owing to a marked concentration effect (see chapter 4) there were many ties between the parents after the 5th generation which contribute a substantial amount to the total inbreeding. An analysis of the period 1953-'58 shows that the amount of inbreeding (8,63 %) is constituted of following parts:

Current inbreeding (first 2 generations)	0,40 %
Inbreeding in the 3rd generation	2,11 %
Inbreeding in the 4th and 5th generation	4,11 %
Inbreeding after the 5th generation	2,02 %

The non-current inbreeding, amounting to 6,12 %, is less than the expected long term inbreeding, which is half of the inter se relationship (½ × 21,21 %, see table 22). There are, therefore, no indications of the breed being split into (inbred) strains.

The coefficients of relationship

Also the coefficients of inter se relationship and of direct relationship to some important sires have been computed from the sample pedigrees (see table 21-22). As for the inter se relationship, again the values may be depressed by incomplete pedigrees, but it shows a steady increase and in the 1958 group of mares is on its way to a value comparable with that of the halfsister relationship (25 %). In the direct relationship of some important sires to the breed there is an increasing influence of the great sire Danilo 137, mainly through his important son Obscurant 150, and his position to the 1958 group of mares is comparable with being their grandsire (25 %). The direct relationship of Alva 113, which died in 1915, to the breed is remarkably high and stable, although his influence only goes through a relatively small number of daughters. Both Danilo and Obscurant carry his blood. The inter se relationship of the sires Alva 113, Arend 131, Danilo 137 and Obscurant 150 is represented in figure 3.

Inbreeding degeneration and recessive defectives

Little is known about inbreeding degeneration in present day horse breeding. As low fertility is one of the measurable effects of inbreeding, fertility was checked in 2 groups of mares, one group with an inbreeding coefficient of at least 12,5 %, the other with a coefficient not exceeding 4,5 % (table 23). As there were no exact figures available on number of services and resulting offspring, the average breeding career and average number of offspring were used as a measure of fertility. The breeding career in this connection was defined as $L_l - L_e + 1$, L_l and L_e being the ages in years at which the last and first foal was born respectively. Table 23 shows that there are no significant differences between the 2 groups.

Out of 65 sires at stud during the years 1940-1961, 42 have been disposed of in the same period, only 4 of them because of sterility and 13 because of their breeding results.

Similarly there is no known high incidence of genetic defects. However, in the last 40 years at least 15 sires are known to have been carriers of the recessive gene which causes socalled dwarf-foals (foals which show a stunted growth with a weakness in the legs, which are bent in the carpal and tarsal joints). No reliable figures on the incidence can be given, as dwarffoals seldom are recorded officially. The estimated incidence is about 2,5-5 % in the offspring of carriers. From this figure and assuming a coefficient of inbreeding of 10 %, the estimated gene frequency is 0,058-0,123. It is shown that it takes 17 generations to halve the gene frequency of 0,058, if there is selection against defectives only. Carriers were never selected against as dwarf-foalism is not considered a serious threat to the breed.

4 ALGEMENE GEGEVENS OVER DE STRUCTUUR VAN DE FOKKERIJ

4.1. DE LEEFTIJDSOPBOUW VAN DE OUDERS DER STEEKPROEF-DIEREN

Voor een verder inzicht in de structuur der fokkerij werd een relatieve frequentieverdeling gemaakt van de leeftijd der ouders van alle merriën en hengsten uit de steekproef (geboortejaren 1918-'58). Dezelfde gegevens werden reeds gebruikt voor de berekening van het gemiddeld generatie-interval, weergegeven in tabel 16.

Bij beschouwing van de verdeling in tabel 24 valt op de sterke veroudering van het vrouwelijk fokmateriaal in de eerste perioden, veroorzaakt door de geringe fokactiviteiten in stamboekverband in de jaren der depressie (1908-'18). In de periode 1918-'28 is 50 % der moeders ouder dan 10 jaar, terwijl in de jaren 1918-'23 ruim 25 % der moeders ouder is dan 15 jaar. Daarna komt de fokkerij slechts geleidelijk weer op gang en neemt het percentage jonge moeders toe vanaf 1933. De toenemende fokactiviteiten, vanaf ongeveer 1940, leidden tot een verdere verschuiving van de leeftijd ten gunste van de klasse 6-10 jaar, waarin, berekend over de laatste 20 jaar, gemiddeld 50 % der moeders vallen. Verder kan men zeggen dat het aantal 4-6 jarige en het aantal moeders böven de 10 jaar beide ongeveer 25 % uitmaken. Het fokken met merriën jonger dan 3 jaar blijkt slechts in een klein percentage voor te komen in de oorlogsjaren, toen er meer vraag was naar paarden.

Bij de vaders ziet men in het eerste decennium vanaf 1918 een tegengesteld beeld dat verklaard kan worden door het feit, dat er toen weer een relatief groot aantal jonge hengsten werd goedgekeurd ter aanvulling tot het gewenste bestand. Later constateert men in de jaren 1938-'43 weer een gedeeltelijke vernieuwing van het hengstenbestand, terwijl in de periode 1948-'58 een overeenkomstige leeftijdsverdeling gevonden wordt als bij de moeders. Het percentage vaders ouder dan 10 jaar is in deze periode echter wat groter dan bij de moeders hetgeen tot uitdrukking komt in een groter gemiddeld generatie-interval aan vaderszijde.

Uit tabel 25, die de leeftijdsverdeling van de ouders der fokhengsten weergeeft, blijkt eveneens, ondanks mogelijke deviaties door het kleine aantal, de leeftijdsgroep van 6-10 jaar in het algemeen de modale klasse te zijn.

In de jaren 1918-'33 zijn de hengsten overwegend uit jongere ouders, terwijl vanaf 1948 een wisselend percentage (dat echter groter is dan bij de merriën) ook uit oudere ouders stamt, hetgeen - bij de moeders - wijst op de invloed van enkele goedfokkende merriën.

In vergelijking met de vaders der merriën constateert men vanaf 1943, bij de vaders der hengsten een duidelijke verschuiving naar de hogere leeftijdsklassen. Op de eerste plaats kan dit het gevolg zijn van het feit dat er meestal, wat het aantal dekkingen betreft, een „aanlooptijd" bestaat, zodat het aantal dekkingen en dus het aantal afstammelingen met de jaren toeneemt. Verder zal men in het algemeen, om een indruk te krijgen van de fokresultaten van een hengst, een overzicht willen hebben over enkele veulenjaargangen, zodat het

TABEL 24

Leeftijdsverdeling van de ouders der steekproefmerriën (716) in %, gemiddeld voor perioden van 5 jaar.
V-D = vader-dochter, M-D = moeder-dochter

Leeftijd in jaren van de ouders bij de geboorte van hun dochter / *Parental age in years at birth of filly*	*1918-'23*		*1923-'28*		*1928-'33*		*1933-'38*		*1938-'43*		*1943-'48*		*1948-'53*		*1943-'58*	
	V-D	*M-D*	*V-D*	*M-D*	*V-D*	*M-D*	*V-D*	*M-D*	*V-D*	*M-D*	*V-D*	*M-D*	*V-D*	*M-D*	*V-D*	*M-D*
3	—	—	—	—	—	—	—	0,5	—	4,5	—	1,4	—	—	—	1,4
4	19,0	4,8	14,5	8,0	6,3	4,5	12,7	8,4	11,3	11,4	12,9	12,9	4,9	9,8	4,3	10,0
5	22,2	7,9	22,6	6,5	5,4	4,5	6,5	13,6	11,4	15,9	15,7	17,1	8,5	15,9	12,9	11,4
6–10	52,4	34,6	40,3	37,1	60,3	43,2	30,4	33,6	56,9	36,4	42,8	50,0	51,2	52,4	51,4	45,7
11–15	—	25,5	22,6	33,9	24,3	28,8	38,0	36,2	11,4	20,5	21,4	15,7	23,2	15,8	25,7	25,7
>15	6,4	27,1	—	14,5	3,6	18,9	12,3	7,6	9,0	11,4	7,2	2,9	12,2	6,1	5,7	5,7
Leeftijd oudste ouder (j) / Age of oldest parent (yr)	20	21	13	22	18	24	17	22	18	18	23	20	22	28	22	19
Gemiddeld generatie-interval (j) / Average generation interval (yr)	6,7	11,2	7,8	10,4	8,8	10,8	10,0	9,6	8,4	8,3	8,7	7,8	9,6	8,4	9,3	8,7

TABLE 24

Age distribution (in %) of the parents of the sample mares (716), averaged for 5-years periods.
V-D = sire-daughter, M-D = dam-daughter

TABEL 25

Leeftijdsverdeling van de ouders der stamboekhengsten (82) in %, gemiddeld voor perioden van 5 jaar.
V-Z = vader-zoon, M-Z = moeder-zoon

Leeftijd in jaren van de ouders bij de geboorte van de zoon / *Parental age in years at birth of colt*	*1918-'23*		*1923-'28*		*1928-'33*		*1933-'38*		*1938-'43*		*1943-'48*		*1948-'53*		*1953-'58*	
	V-Z	*M-Z*	*V-Z*	*M-Z*	*V-Z*	*M-Z*	*V-Z*	*M-Z*	*V-Z*	*M-Z*	*V-Z*	*M-Z*	*V-Z*	*M-Z*	*V-Z*	*M-Z*
3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4	12,5	—	—	20,0	—	33,3	—	7,7	7,1	—	—	7,7	—	—	—	8,3
5	25,0	25,0	—	—	—	16,7	15,4	15,4	7,1	14,3	23,0	—	—	—	8,3	16,7
6–10	62,5	37,5	10,0	20,0	66,7	16,7	23,0	38,5	71,5	50,0	30,8	53,8	54,5	54,5	58,3	33,3
11–15	—	37,5	—	60,0	33,3	33,3	46,1	23,0	7,1	35,7	38,5	38,5	9,0	27,3	33,3	16,7
>15	—	—	—	—	—	—	15,4	15,4	7,1	—	7,7	—	36,4	18,1	—	25,0
Leeftijd oudste ouder (j) / Age of oldest parent (yr)	9	14	10	15	11	14	17	19	17	15	16	15	20	18	15	20
Gemiddeld generatie-interval (j) / Average-generation interval (yr)	6,2	8,6	8,0	10,4	8,7	8,3	11,3	9,8	8,1	8,8	9,1	9,5	12,0	10,9	10,2	10,5

TABLE 25

Age distribution (in %) of the parents of sires (82), averaged for 5 years periods.
V-Z = sire-son, M-Z = dam-son

aantal geprimeerde hengstveulens (waaruit de latere stamboekhengsten meestal worden opgefokt) niet geheel onafhankelijk zal zijn van het aantal hengstveulens dat bij het afstammelingen-onderzoek bezichtigd is. Men kan derhalve niet zonder meer stellen dat uit de tabel blijkt dat de hengsten gemiddeld de beste fokresultaten geven op 6-10 jarige leeftijd. Dat ook van oudere hengsten nog relatief veel zonen worden opgenomen is terug te voeren op de voorkeur voor enkele goedfokkende hengsten én op de voorkeur voor een bepaalde bloedlijn.

4.2. HET TOTALE BESTAND AAN STAMBOEKDIEREN EN DE LEEFTIJDSOPBOUW

Het totale bestand aan Friese paarden is niet nauwkeurig bekend. Het tegenwoordige aantal niet-stamboekpaarden van Fries ras bedraagt naar schatting 1800-2000 stuks, zodat bij aanhouden van ongeveer 1500 stamboekpaarden, de totale populatie een aantal van 4000 stuks waarschijnlijk niet zal overschrijden.

De gegevens voor tabel 26, die het bestand aangeeft in een aantal richtjaren, werden verkregen uit de verzamelstaten die helaas niet meer beschikbaar waren van de jaren vóór 1950. De verzamelstaat geeft het bestand aan stamboekpaarden, aanwezig bij de leden op 31 december van het betreffende jaar. Het jaar 1897 is van historische betekenis, daar het betrekking heeft op de stamboekdieren die op 1 januari van dat jaar nog aanwezig waren in de provincie Friesland (nadat, zoals in hoofdstuk 1 vermeld werd, de provincies Drenthe en Groningen in 1896 besloten hun eigen weg te gaan). Het jaar 1958 is nog representatief voor de levendige fokactiviteiten in de periode 1950-'60. De meest recente gegevens, namelijk over het jaar 1967, hebben slechts beperkte geldigheid doordat niet alle staten ingestuurd werden. Toch moet er rekening gehouden worden met een sterke reductie van het stamboekbestand, vooral van het aantal jonge dieren, door de afname van het aantal dekkingen in de laatste jaren. Het aantal gedekte stamboek- en niet-stamboekmerriën bedroeg in 1950: 901; in 1958: 1260; in 1964: 810; in 1966: 617 en in 1967: 597.

Daar het aantal gedekte merriën in de laatste jaren steeds kleiner is dan het aantal aanwezige stamboekmerriën en bovendien rekening gehouden moet worden met een toenemend aantal niet-stamboekfokkers, zal naar schatting hoogstens met 70 % der stamboekmerriën gefokt worden. Zoals uit tabel 26 blijkt maken stamboekmerriën ongeveer 60 % uit van het totale stamboekbestand, terwijl er nog 7-8 % (nog) niet opgenomen merriën bij de stamboekleden aanwezig zijn. Uit het aantal veulens blijkt verder dat op het eind van het eerste jaar het grootste gedeelte (ongeveer 75 %) der hengstveulens reeds is opgeruimd, terwijl van de oorspronkelijk aangehouden hengstveulens slechts een klein deel nog als twenter aanwezig is.

De leeftijdsopbouw der in een bepaald jaar aanwezig zijnde stamboekmerriën zal in grote lijnen, en zeker voor de modale klasse, overeenkomen met de leeftijdsverdeling uit tabel 24 (die echter geen indruk geeft van het bestand aan 3-jarige merriën). Men ziet in tabel 26, dat de 3-jarige merriën ongeveer 5 % van het aantal fokmerriën uitmaken en dat verder ongeveer 10 % der merriën 15 jaar of ouder is. 50 % der merriën valt in de leeftijdsklasse van 5-11 jaar.

TABEL 26
Bestand aan stamboekpaarden en hun leeftijdsopbouw.

Jaar Year	1897		1950		1958		1967	
Stamboekmerriën Registered mares	133		1260		1466		619	
Stamboekhengsten Registered sires	7		15		20		18	
(nog) niet opgenomen 3-4 j. fokdieren Not yet studbook-entered 3-4 yr. old stock	13		167		223		64	
Twenters ♀	7		211		172		80	
Twinters ♂	5		10		12		6	
Enters ♀	14		207		228		61	
Yearlings ♂	18		17		21		7	
Veulens ♀	—		194		277		103	
Foals ♂	—		47		66		16	
Totaal aantal stamboekdieren Total registered stock	197		2128		2475		974	
Leeftijdsopbouw (in %) van de Age distribution (in %) of the M = stamboek-merriën reg. mares H = stamboek-hengsten reg. sires	j. yr.	*M*	*H*	*M*	*H*	*M*	*H*	*M*	*H*
	3	—	28,57	55,90	—	4,88	5,00	6,16	11,76
	4	3,76	28,57	9,51	—	8,52	10,00	9,89	17,65
	5	3,76	—	9,82	20,00	10,30	15,00	8,27	11,76
	6-10	36,84	28,57	42,16	53,33	41,48	35,00	42,79	41,18
	11-15	31,57	14,29	23,53	13,33	25,41	20,00	22,85	17,65
	> 15	24,06	—	9,08	13,33	9,41	15,00	10,04	—

TABLE 26
Total registered stock and its age distribution.

De leeftijdsverdeling in de jaren 1950, 1958 en 1967 vertoont, ondanks het niet volledig zijn van de gegevens over het laatste jaar, een overeenkomstig beeld.

De leeftijdsopbouw der aanwezig zijnde stamboekhengsten is aan aanzienlijke schommelingen onderhevig, die waarschijnlijk toevallig zijn door het geringe aantal hengsten en door het gekozen jaar. Het aantal 3-jarige hengsten dat jaarlijks wordt goedgekeurd is op de eerste plaats afhankelijk van het aantal dat nodig is om het gewenste bestand op peil te houden.

4.3 DE GEMIDDELDE FOKLOOPBAAN DER MERRIËN EN HET GEMIDDELD AANTAL VEULENS

Om een indruk te krijgen van de duur dat merriën in de fokkerij gebruikt worden, werd de fokloopbaan vervolgd van alle in het stamboek en hulpstamboek opgenomen merriën (186) geboren in de jaren 1940 en 1941 (zie tabel 27). Dit uitgangspunt biedt het voordeel dat de loopbaan der merriën over meer dan 25 jaren vervolgd kon worden.

De fokloopbaan – in stamboekverband – kan men nu als volgt definiëren:

a. De potentiële fokloopbaan, voorgesteld als $L_x - 3$, zijnde de leeftijd in jaren, waarop de merrie door sterfte of verkoop buiten het stamboek ophoudt fokmerrie te zijn, minus 3, wanneer men aanneemt dat iedere merrie op de leeftijd van 3 jaar voor het eerst gedekt wordt, en dat de vruchtbaarheid gedurende de gehele loopbaan even hoog blijft.

b. De werkelijke fokloopbaan, voorgesteld als $L_l - L_e + 1$, wanneer L_l de leeftijd in jaren is, waarop het laatste veulen en L_e de leeftijd, waarop het eerste veulen geworpen werd. Het aantal veulens in deze jaren geworpen geeft een indruk van de vruchtbaarheid, wanneer men aanneemt dat de merrie telkenjare gedekt werd. Het is echter geen exacte maat voor de vruchtbaarheid, daar niet bekend is of de merrie vóór het eerste opgegeven veulen en ná het laatste opgegeven veulen nog gedekt werd (en met welk resultaat) en verder niet bekend is of alle veulens werden opgegeven door de fokker.

Het blijkt nu (tabel 27) dat de groep merriën onder beschouwing gemiddeld in hun 14de levensjaar werden afgevoerd. Uit de hierboven gegeven definitie volgt dat de potentiële fokloopbaan derhalve $14 - 3 = 11$ jaar bedraagt. Uit de frequentieverdeling der leeftijden, waarop de merriën uit de fokkerij verdwenen (zie tabel 28) blijkt dat de helft der merriën reeds vóór het 14de levensjaar was afgevoerd, terwijl 36,36 % langer aangehouden werd dan 15 jaar. Uit de verzamelstaat van 1958 bleek nog 24,19 % der oorspronkelijke merriën (geboren in 1940 en '41) aanwezig te zijn bij de stamboekleden. Het aantal merriën van 20-26 jaar oud bedroeg 17 (9,66 %), terwijl er nog één merrie van 26 jaar aanwezig was in 1967. In het algemeen laat men dus de dieren niet oud worden.

Daar de bepaling van de potentiële fokloopbaan per definitie slechts binnen stamboekverband plaats vond en geen rekening gehouden werd met een eventuele afname der vruchtbaarheid bij toenemende leeftijd der merriën, is het mogelijk dat in werkelijkheid de potentiële fokloopbaan (die uitsluitend bepaald wordt door de gemiddelde duur der vruchtbare jaren, welke niet hoeft samen te vallen met de levensduur noch met de gemiddelde duur dat de merriën binnen stamboekverband aanwezig waren) overschat wordt.

Het beschikbare materiaal is niet geschikt om na te gaan of bij het Friese paard een daling van de vruchtbaarheid optreedt met de leeftijd.

Wel kan door de loopbaan der merriën te vervolgen een indruk worden verkregen van de mate, waarin stamboekmerriën van een bepaalde leeftijdsgroep bijdragen aan het totaal der geregistreerde veulens. In tabel 29, die betrekking heeft op de loopbaan van 176 merriën, geboren in 1940 en '41, werd

TABEL 27

Gemiddelde fokloopbaan in jaren en gemiddeld aantal veulens van 186 stamboekmerriën, geboren in 1940 en '41.

	Jaren	*Spreiding*	*Variatie-breedte*
Gemiddelde leeftijd waarop de merriën werden afgevoerd Average age at which the mares were removed from the books	14,0	4,5	4-26
Gemiddelde potentiële fokloopbaan (jaren) Average potential breeding career (years)	11,0	4,5	1-23
Gemiddelde werkelijke fokloopbaan (jaren) Average real breeding career (years)			
a. van alle merriën (186) of all mares (186)	5,6	4,5	0-17
gemiddeld aantal veulens average number of offspring	3,9	3,1	0-12
b. alleen van de merriën met veulens (164) of mares with offspring only	6,3	4,2	1-17
gemiddeld aantal veulens average number of offspring	4,4	2,9	1-12
Gemiddelde leeftijd waarop het 1e veulen werd geworpen (jaren) Average age of mare at birth of 1st foal (years)	5,0	1,6	3-12
Gemiddelde leeftijd waarop het laatste veulen werd geworpen (jaren) Average age of mare at birth of last foal (years)	10,3	4,3	4-20
	Years	*Standard deviation*	*Range*

TABLE 27

Average breeding career (in years) and average number of offspring of 186 registered mares born 1940 and 1941.

het aantal veulens, vanaf 1944 in ieder jaar uit deze merriën geboren, telkens betrokken op het totaal der in ieder jaar (nog) aanwezige oorspronkelijke merriën.

TABEL 28

Frequentieverdeling van de leeftijden waarop de merriën werden afgevoerd.

Leeftijd van de merrie in jaren	*Aantal merriën afgevoerd*
4	2
5	7
6	3
7	5
8	4
9	7
10	11
11	10
12	14
13	17
14	16
15	16
16	16
17	8
18	11
19	11
20	3
21	6
22	4
23	2
24	1
25	1
26	1
Age of the mare in years	*No. of mares disposed of*

TABLE 28

Frequency distribution of the ages at which the mares were removed from the books.

In tabel 29 ziet men nu dat het gemiddeld veulenpercentage duidelijk afneemt met de leeftijd der merriën, vooral bij de merriën van 15 jaar en ouder, terwijl van de merriën die na hun 20ste levensjaar nog aanwezig waren geen enkel veulen meer werd opgegeven. De mogelijkheid dat er bij het Friese paard toch een verband bestaat tussen dalende vruchtbaarheid en toenemende leeftijd is niet uit te sluiten, maar zal moeilijk te onderscheiden zijn van andere oorzaken van dit lage veulenpercentage. Een belangrijke oorzaak is wel het feit dat met oudere merriën minder intensief gefokt wordt. Bovendien zou het feit dat het hier een klein aantal merriën betreft eveneens een rol kunnen spelen. Bovenstaande bevindingen veranderen echter niet wezenlijk wanneer het aantal veulens uit oudere merriën per periode wordt nagegaan.

Het aantal veulens, geboren in de periode 1956-'61, uit merriën van 16-21 jaar, bedroeg 5,65 % van het totaal aantal geregistreerde veulens (2391) van stamboekmoeders in deze periode. Voorts werden 8 veulens opgegeven uit

TABEL 29

Gemiddeld veulenpercentage van 176 merriën (geboren 1940 en '41), vanaf 4-jarige leeftijd en voor zover telkens nog aanwezig binnen stamboekverband.

Leeftijd van de merrie in jaren	*Aantal merriën aanwezig*	*Aantal opgegeven veulens*	*Gemiddeld veulenpercentage*
4	154	78	50,65
5	160	79	49,38
6	160	73	45,62
7	160	65	40,62
8	158	62	39,24
9	155	59	38,06
10	148	46	31,08
11	137	42	30,66
12	127	46	36,22
13	113	38	33,63
14	96	33	34,38
15	80	18	22,50
16	64	15	23,44
17	48	11	22,92
18	40	8	20,00
19	29	5	17,24
20	18	2	11,11
21	15	0	0,0
22	9	0	0,0
23	5	0	0,0
24	3	0	0,0
25	2	0	0,0
26	1	0	0,0
Age of mare in years	*No. of mares present*	*No. of foals recorded*	*Average No. of foals per mare (in %)*

TABLE 29

Average foal production (in %) of 176 mares (born 1940-'41) from their 4th year onwards, as far as they were still in the books.

merriën van 21 jaar en ouder. Hiervan waren er 4 geboren in 1958, hetgeen betrokken op de in dat jaar aanwezige merriën van 21 jaar en ouder een – toevallig hoog – veulenpercentage oplevert van 26,67 %.

In elk geval is deze waarneming duidelijk in tegenspraak met die van GROOTENHUIS (1956), die bij andere Nederlandse warmbloedrassen geen samenhang vond, althans tot het 24e levensjaar, tussen vruchtbaarheid en leeftijd.

Bij de berekening der werkelijke fokloopbaan deden zich de volgende moeilijkheden voor. Niet alle merriën werden op 3-jarige leeftijd opgenomen, hetgeen vooral bleek voor te komen bij de hulpboekmerriën, een groep die 22,57 %

Fig. 4. Relatieve cumulatieve frequentieverdeling van de
A. Potentiële fokloopbaan
B. Werkelijke fokloopbaan
van 186 merriën geboren in 1940 en '41

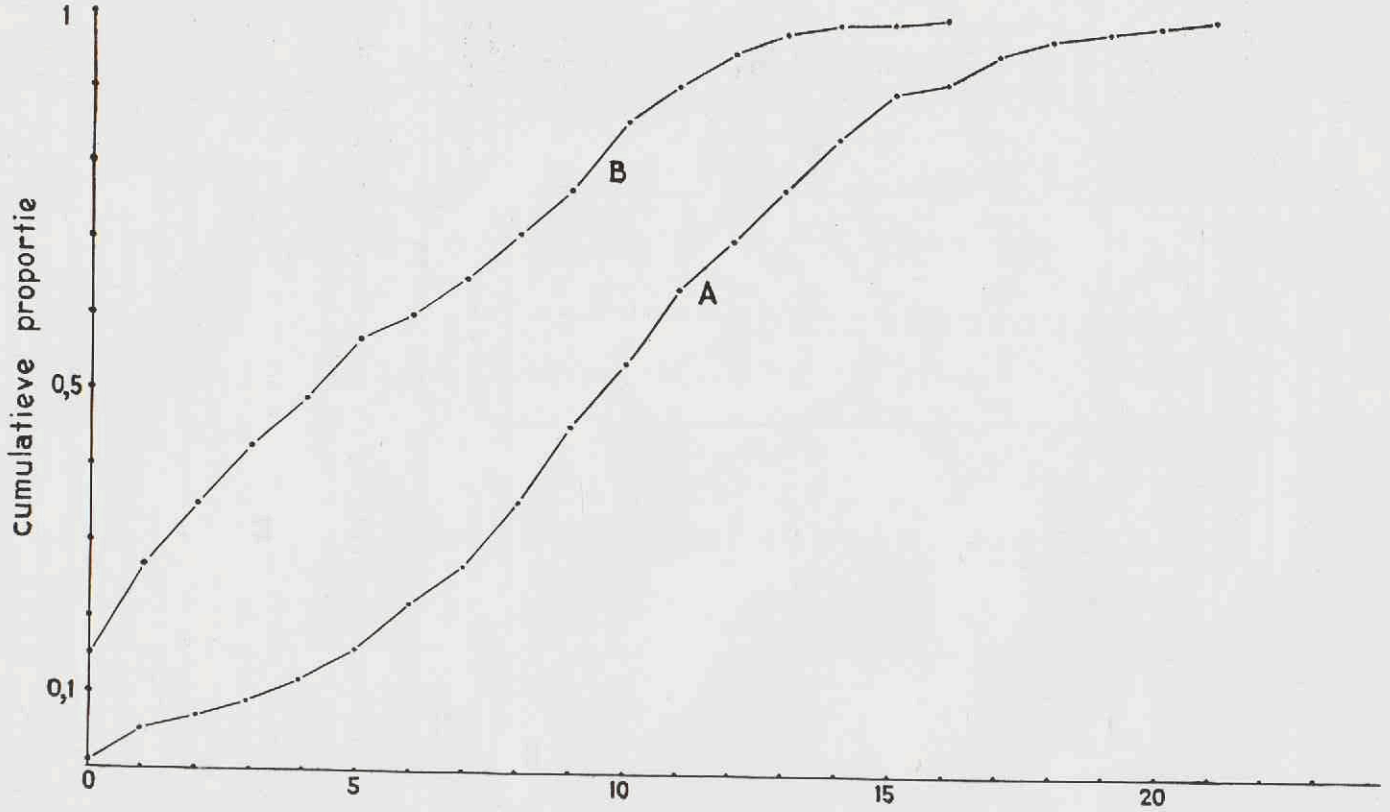


Fig. 4. Cumulative proportion graph of the
A. Potential breeding career
B. Real breeding career
of 186 mares, born 1940 and 1941

van het totaal uitmaakte. Verder werd 13,97 % der merriën opgenomen op 4-jarige leeftijd en 11,83 % op een leeftijd van 5 jaar en ouder. Wel werd met deze merriën, blijkens de opgegeven veulens, in veel gevallen vóór hun opname gefokt. Dit bleek het geval met 53,85 % der op 4-jarige leeftijd opgenomen en met 45,45 % der op 5 jaar en oudere leeftijd opgenomen merriën. Van 22 merriën (11,83 %) werden geen veulens opgegeven.

Voor een indruk der fokactiviteiten lijkt het daarom beter weer te geven op welke leeftijd het eerste veulen geworpen, c.q. opgegeven werd. Dit was bij (zie ook tabel 31 A):

5,49 % der merriën op 3-jarige leeftijd
48,17 % der merriën op 4-jarige leeftijd
46,34 % der merriën op een leeftijd van 5 jaar en ouder.

Het eerste veulen werd geworpen op een gemiddelde leeftijd van 5,0 jaar, het laatste veulen op een gemiddelde leeftijd van 10,3 jaar, terwijl 17,08 % der merriën 15 jaar of ouder was bij de geboorte van hun laatste veulen (zie tabel 27). Wanneer de merriën waarmee niet gefokt werd (of waarvan althans geen veulens werden opgegeven) buiten beschouwing gelaten worden, is de gemiddelde duur der werkelijke fokloopbaan derhalve: 10,3 — 5,0 + 1 = 6,3 jaar.

TABEL 30
Frequentieverdeling van het aantal veulens der 186 merriën, geboren 1940 en '41.

Aantal veulens	*Aantal merriën*
0	22
1	25
2	30
3	25
4	13
5	18
6	16
7	7
8	10
9	10
10	3
11	1
12	6
No. of offspring	*No. of mares*

TABLE 30
Frequency distribution of the number of offspring in 186 mares, born 1940-'41.

Uit de relatieve cumulatieve frequentieverdeling van het aantal fokjaren (zie fig. 4) blijkt verder dat met de helft der merriën hoogstens 5 jaar gefokt wordt. Dit is vrij kort. Uit de gemiddelde leeftijd waarop het laatste veulen

TABEL 31

Berekend over 186 merriën, geboren 1940 en '41.

A. Percentage merriën die hun 1e, respectievelijk laatste veulen werpen op een leeftijd van 3, 4, etc. jaren.

B. Percentage merriën met een fokloopbaan van 0, 1, etc. jaren.

C. Gemiddeld aantal veulens per groep merriën met een fokloopbaan van 1, 2, etc. jaren.

Jaren	*A* *1e veulen*	*Laatste veulen*	*B* *% merriën*	*C* *Gemiddeld aantal veulens*
0			11,83	0,0
1			13,44	1,0
2			10,21	2,0
3	5,49		7,52	2,4
4	48,17	6,70	6,99	2,9
5	20,73	8,53	4,84	4,2
6	9,76	8,53	7,52	3,9
7	6,70	7,93	2,15	5,0
8	3,66	9,15	4,84	5,3
9	2,44	7,93	5,38	6,2
10	2,44	6,10	5,38	5,7
11	0,0	3,66	7,52	7,6
12	0,61	4,88	4,30	8,5
13		9,15	3,24	8,3
14		10,36	3,24	10,1
15		4,88	0,54	6,0
16		3,15	0,54	12,0
17		3,05	0,54	12,0
18		2,44		
19		2,44		
20		1,22		
Years	*1st foal*	*Last foal*	*% of mares*	*Average No. of offspring*

TABLE 31

Computed from 186 mares, born 1940 and 1941.

A. Percentage of mares having their first and last foal respectively at the age of 3, 4, etc. years.

B. Percentage of mares with a breeding career of 0, 1, etc. years.

C. Average number of offspring per group of mares with a breeding career of 1, 2, etc. years.

geworpen werd kan worden afgeleid, dat daarna de merriën nog gemiddeld 3,7 jaren (zijnde de gemiddelde leeftijd waarop de merriën werden afgevoerd = 14,0 jaar – de gemiddelde leeftijd waarop het laatste veulen geworpen werd = 10,3 jaar) werden aangehouden.

Het gemiddeld aantal veulens bedroeg 4,4, hetgeen over de jaren der fokloopbaan een jaarlijks veulencijfer betekent van 0,7. Dit getal verandert niet wanneer de fokloopbaan en het aantal veulens betrokken worden op alle merriën (dus inclusief de 22 merriën waarvan geen veulen werd opgegeven). Ook kan men de omgekeerde waarde gebruiken:

$$\frac{\text{gemiddelde fokloopbaan}}{\text{gemiddeld aantal veulens}} = 1{,}43 =$$ de gemiddelde tussenwerptijd in jaren.

De frequentieverdeling van het aantal veulens per merrie (zie tabel 30) geeft geen aanleiding tot bijzondere opmerkingen. Zoals in iedere fokkerij is er een kern van zeer productieve dieren, die hier wel erg klein is. Slechts 28,49 % der merriën leverde 6 of meer veulens. Het maximum aantal veulens bedroeg 12, en werd geworpen door 3,23 % der merriën, die deze prestatie leverden in gemiddeld 14,5 jaar.

Tabel 31 B en C geeft, tenslotte, nog de frequentiepercentages die betrekking hebben op de verdeling van de duur der werkelijke fokloopbaan en het gemiddeld aantal veulens der merriën, vallend in een bepaalde fokloopbaanklasse. De laatste 3 getallen in kolom C hebben telkens betrekking op slechts één merrie, waardoor de uitschietende waarde van het gemiddelde van 6 veulens bij de fokloopbaan van 15 jaren kan worden verklaard.

4.4 DE GEMIDDELDE DEKLOOPBAAN EN FOKRESULTATEN DER HENGSTEN

Voor een inzicht in de gemiddelde duur van de dekloopbaan en de gemiddelde productie der hengsten werd uitgegaan van het totaal aantal dekjaren, gedekte merriën, opgegeven veulens en opgenomen afstammelingen van alle hengsten, die in een 7-tal gekozen richtjaren ter dekking stonden (tabel 32). Daar praktisch alle hengsten zowel vóór als ná het gekozen jaar ter dekking stonden; kan het gekozen richtjaar representatief gezien worden voor een periode die zich uitstrekt over ongeveer 8 jaren vóór en 8 jaren ná het richtjaar. De gegevens betreffende het jaar 1958 werden nagegaan tot en met de stand zoals die was eind 1967. In dit laatste jaar waren nog 2 der oorspronkelijke hengsten die in 1958 ter dekking stonden in de fokkerij aanwezig, zodat de waarden voor het richtjaar 1958 uiteindelijk iets hoger zullen zijn, dan in tabel 32 staat aangegeven.

De gemiddelde duur der dekloopbaan varieert slechts weinig in de loop der jaren en ligt rond 12 jaar. In de eerste decennia der stamboekvoering is het aantal opgegeven veulens nog klein, voornamelijk omdat het aantal stamboekmerriën nog klein was. De meeste dekkingen betroffen niet-stamboekmerriën en merriën van niet-Fries ras. Een opbloei der rasfokkerij valt pas waar te nemen vanaf ongeveer 1930, terwijl het fokken in stamboekverband vooral na 1940 sterk toenam door de voordelen die dit bood in de oorlogsjaren. Toch bevat het aantal gedekte merriën ook in latere jaren steeds een, niet nader bekend, aantal niet-stamboekmerriën, zodat uit de relatie: aantal gedekte merriën — aantal opgegeven veulens in het algemeen geen conclusies getrokken kunnen worden over de vruchtbaarheid der hengsten. Globaal genomen zal 1 veulen vallen op 2-3 gedekte merriën. Over het gemiddeld bevruchtingsver-

TABEL 32
Gemiddelde dekloopbaan en fokresultaten der hengsten.

Jaar	*Aantal aanbevolen hengsten*	*Gemiddeld aantal dekjaren*	*Per hengst per dekjaar gemiddeld aantal*			
			Gedekte merriën	*Veulens*	*Opgenomen zoons*	*Opgenomen dochters*
1897	7	9,7		4,1	0,2	0,9
1908	6	15,0	97,8	4,6	0,1	1,1
1918	7	9,3	94,6	7,6	0,2	2,0
1928	8	13,0	73,2	13,9	0,3	4,8
1938	13	11,8	77,6	19,5	0,2	6,9
1948	22	12,9	67,3	23,7	0,2	7,7
1958	22	10,8	59,8	25,2	0,2	6,9
Year	*No. of sires at stud*	*Average No. of stud years*	*Covered mares*	*Foals*	*Registered sons*	*Registered daughters*
			Per sire per stud year average No. of			

TABLE 32
Average stud-career and produce of sires.

mogen der hengsten zal men slechts geïnformeerd raken door bepaling van het drachtigheidspercentage der merriën, dat alleen na te gaan is door navraag op de bedrijven. Bij een in 1943 op verzoek van de directeur der Veeartsenijkundige Dienst gehouden onderzoek naar de bevruchtings-resultaten van de in 1942 gedekte merriën (Siebenga 1943), bleek de vruchtbaarheid der hengsten individueel sterk te variëren: slechts 30 % der hengsten toonde een bevruchtingsvermogen van meer dan 70 %. Gemiddeld 66 % der stamboekmerriën en 62 % der niet-stamboekmerriën bleken uiteindelijk drachtig te zijn. Bij de beoordeling van het uiteindelijk drachtigheidspercentage moet ook rekening gehouden worden met het feit dat vele herdekkingen nagelaten worden door fokkers die wegens bedrijfswerkzaamheden geen laat veulen wensen.

Het aantal opgenomen zoons per hengst variëert sterk, blijft echter gemiddeld vrij constant en bedraagt 1-2 % der opgegeven hengstveulens. Het gemiddeld aantal opgenomen dochters per hengst bleek bij onderzoek het grootst in de jaren rond 1948, waarin ongeveer 60 % der merrieveulens in het stamboek werd opgenomen. Na 1950 daalt dit percentage tot ongeveer 45 % door de vele tussentijdse verkopen van enter- en twentermerriën en door het bedanken van stamboekleden.

4.5. PARINGSSYSTEMEN

Een ander aspect van de opbouw van een ras komt naar voren door na te gaan hoe er werd en wordt gefokt, dus door een analyse der paringssystemen (tabel 33).

In ieder ras komen bepaalde paringen frequenter voor dan andere. Zo is bekend dat in de jaren dat er ingeteeld wordt op een belangrijke hengst, deze in de stambomen vaak voorkomt in de 3e generatie in de lijnen uitgaande van

Fig. 5. Stamboom van Tsjipkje 4326, geboren 1956 (F = 12,68 %)

Ynse 164	Danilo 137 ●	Vredestichter 127	Paulus 121	Friso 117 Kiliana 2725
			Irma 2708	Aäron 114
		Olga 54H	Alva 113	Regent 32 Jeanne IV 953
	Poai 1732	Cremer 136	Us Heit 126	Prins 109 Flora 1162
			Maagd 1193	Alva 113 Eggia 1156
		Joeke 1504	Us Heit 126	Prins 109 Flora 1162
			Juliana 2912	
Boukje 2264	Mengelberg 145	Arend 131	Paulus 121	Friso 117 Kiliana 2725
			Irma 2708	Aäron 114
		Haitske 1281	Danilo 137 ●	Vredestichter 127 Olga 54H
			Anja 1437	Us Heit 126 Flora 18H
	Marianne 123 H	Danilo 137 ●	Vredestichter 127	Paulus 121 Irma 2708
			Olga 54H	Alva 113

Fig. 5. Pedigree of Tsjipkje 4326, born 1956

Fig. 6. Stamboom van Halbke 3134, geboren 1948 (F = 27,77 %)

<table>
<tr><td rowspan="8">Held I
140
●</td><td rowspan="4">Arend 131</td><td rowspan="2">Paulus 121</td><td>Friso 117</td><td>Ulbe 100</td></tr>
<tr><td>Kiliana 2725</td><td>Prins 109
Daisy 1127</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Irma 2708</td><td>Aäron 114</td><td>Drenthe I 91
Sophie 920</td></tr>
<tr><td></td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="4">Clasina
1409</td><td rowspan="2">Paulus 121</td><td>Friso 117</td><td>Ulbe 100</td></tr>
<tr><td>Kiliana 2725</td><td>Prins 109
Daisy 1127</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Irma 2708</td><td>Aäron 114</td><td>Drenthe I 91
Sophie 920</td></tr>
<tr><td></td><td></td></tr>
<tr><td rowspan="8">Ynske
2081</td><td rowspan="4">Mengelberg
145</td><td rowspan="2">Arend 131</td><td>Paulus 121</td><td>Friso 117
Kiliana 2725</td></tr>
<tr><td>Irma 2708</td><td>Aäron 114</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Haitske 1281</td><td>Danilo 137</td><td>Vredestichter 127
Olga 54H</td></tr>
<tr><td>Anja 1437</td><td>Us Heit 126
Flora 18H</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Riemkje
1675</td><td rowspan="2">Held 140
●</td><td>Arend 131</td><td>Paulus 121
Irma 2708</td></tr>
<tr><td>Clasina 1409</td><td>Paulus 121
Irma 2708</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Durkje 1424</td><td>Us Heit 126</td><td>Prins 109
Flora 1162</td></tr>
<tr><td>Cato 45H</td><td></td></tr>
</table>

Fig. 6. Pedigree of Halbke 3134, born 1948 (F=27,77 %)

beide ouders. Het betrokken dier is dan het resultaat van de paring kleinzoon × kleindochter, die een onderlinge verwantschapsgraad bezitten van 6,25 % (terwijl hun afstammeling 25 % verwant is met de voorvader waarop wordt ingeteeld). Het paringssysteem wordt dus benoemd naar de verwantschap tussen de gepaarde individuen.

Voor het Friese ras werden de frequenties van een 12-tal voorkomende paringssystemen nagegaan aan de hand van de stambomen uit de steekproeven (zie tabel 33). Bij de indeling werd per stamboom telkens slechts de nauwste verwantschap genomen die tussen de vader en de moeder bestond, ongeacht het feit dat er vaak nog andere banden waren tussen de ouders of dat een bepaalde band meer dan eens voorkwam in dezelfde stamboom. Dit laatste zal meestal het geval zijn in verder terugliggende generaties, zodat de frequentie van minder nauwe verwantschap iets onderschat wordt. Van het paringssysteem kan men dus in dit geval niet uitgaan voor het schatten van de mate van inteelt, daar hiervoor alle banden tussen de ouders van belang zijn, zoals blijkt uit de stamboom van Tsjipkje 4326 (fig. 5). In deze stamboom gaat het om een paring van zoon × kleindochter, tevens achterkleindochter (waardoor een inteelt ontstaat van 9,38 %), terwijl de paring van achterneef × achternicht (Vredestichter – Arend) en het bestaan van andere banden in deze stamboom leidt tot een totale inteelt van 12,68 %. Wel krijgt men een indruk van de verwantschap tussen de ouders, die deels toevallig is ontstaan, deels met opzet tot stand is gebracht. Bij de meer uitgebreide stambomen blijft het intussen de vraag – zo al op de afstamming werd gelet – of de nauwste band die aantoonbaar is ook door de fokker werd nagestreefd, of dat hij bij de toegepaste paring andere banden op het oog had.

Verder werden paringstypen, waarbij de verwantschap tussen de gepaarde dieren minder was dan die, welke bestaat tussen kleinzoon – achterkleindochter en tussen achterneef – achternicht, niet nader gespecificeerd, maar ondergebracht in rubriek 13: verre verwantschap.

Hoewel voor de samenstelling van tabel 33 werd uitgegaan van merriën met stamboom (minstens 2 grootouders van hetzelfde geslacht), zijn de waarden in periode I en II waarschijnlijk geen goede weergave van de werkelijkheid. Vooral de verschuiving naar de laatste rubriek (geen verwantschap aantoonbaar) is voor een groot deel te wijten aan de geringe uitgebreidheid en aan de onvolledigheid der stambomen.

De paringen vader × dochter en vader × kleindochter komen slechts sporadisch voor. Het betreft hier Fedorita 1451 van Theunis 125 uit IJfel 1404 van Theunis 125 (F = 25 %) en de merrie Hisje 1485 van Paulus 121 uit Boerinnetje 1393 van Vitello 128 van Paulus 121 (F = 12,84 %). Een voorbeeld van het laatste paringstype, waarbij meer dan de helft der totale inteelt veroorzaakt wordt door zijverbindingen en waarbij sterk ingeteeld is op het vooruderpaar Paulus 121 – Irma 2708, vindt men ook nog in de stamboom (fig. 6) van de merrie Halbke 3134 (F = 27,77 %). Ook de stamhengst Yke 206 is uit een dergelijke paring.

In periode I komt de paring halfbroer × halfzuster vrij frequent voor door inteelt op Friso 117, maar ook op Alva 113 terwijl het in periode III de hengsten Paulus 121 en Us Heit 126 zijn waarop wordt ingeteeld. De stijging in

TABEL 33

Paringssystemen in percenten van de stambomen der steekproefmerriën, geboren 1918-'58, en benoemd naar de verwantschap tussen de ouders

Periode	*Ouder × afstammeling*	*Ouder × kleinkind*	*Halfbroer × halfzus*	*Oom × nicht en v.v.*	*Zoon × kleindochter en v.v.*	*Neef × nicht*	*Kleinzoon × kleindochter*
	1	2	3	4	5	6	7
I 1918-'23			13,04		8,70		17,39
II 1923-'28	2,63		5,26		34,21		5,26
III 1928-'33		1,27	7,59	5,06	21,52	1,27	8,86
IV 1933-'38			5,52	1,10	24,86	2,76	14,92
V 1938-'43			2,86		11,43	8,57	11,43
VI 1943-'48			3,51		22,80		28,07
VII 1948-'53			8,45		23,94		21,13
VIII 1953-'58			3,03		16,67		31,82

Period	*Parent × offspring*	*Parent × grandchild*	*Halfsibs*	*Uncle × niece & v.v.*	*Son × granddaughter & v.v.*	*First cousins*	*Grandson × granddaughter*

TABLE 33

Mating systems as a percentage of pedigrees of sample mares born 1918-'58, and designated according to the relationship between the parents

Oom × achternicht en v.v.	Zoon × achterkleindochter en v.v.	Neef × achternicht en v.v.	Kleinzoon × achterkleindochter en v.v.	Achterneef × achternicht	Verre verwantschap	Geen verwantschap
8	9	10	11	12	13	14
			8,70		17,39	34,78
	5,26		13,16		23,68	10,53
1,27	8,86		20,25		24,05	
1,66	3,31	4,42	23,20		18,23	
	5,71	2,86	25,71	8,57	22,86	
	7,02	3,51	17,54	7,02	10,53	
	12,68		25,35		8,45	
	9,09		27,27		12,12	
Uncle × grandniece & v.v.	*Son × greatgranddaughter & v.v.*	*First × second cousin & v.v.*	*Grandson × greatgranddaughter & v.v.*	*Second cousins*	*Remote relationship*	*No relationship*

periode VII komt vooral door inteelt op Obscurant 150, door diens zonen Aize 170 en Bouke 174, terwijl men ook aantreft de paring: Stoffel 157 × dochter van Danilo 137.

De in de jaren 1928-'38 slechts weinig frequent optredende paringen oom × achternicht (rubriek 8) zijn uitsluitend paringen tussen afstammelingen van de volle broers Vredestichter 127 en Arend 131. De minder nauwe verwantschap zoals die, welke bestaat tussen zoon van Arend en dochter van Danilo of tussen zoon van Danilo en kleindochter van Arend, vindt men in de rubrieken neef × achternicht (10) en achterneef × achternicht (12), en werd slechts genoteerd wanneer er in de stambomen niet tevens een sterkere verwantschap aantoonbaar was. Hoewel ook na 1938 nog enkele malen volle broers in de fokkerij werkzaam zijn geweest, heeft dit niet geleid tot het optreden van oom × nicht- en neef × nicht-paringen in het steekproefmateriaal.

Veel vaker komen voor de paringen: zoon × kleindochter en kleinzoon × kleindochter. Rubriek 5: zoon × kleindochter en vice versa geeft vrij hoge percentages tot 1938, die vooral het gevolg zijn van het langdurig benutten in de fokkerij van de hengsten Friso 117, Paulus 121, Prins 109 en later Danilo 137. Zo vindt men in periode II veel paringen van Paulus met Prins-dochters en van Ynte 130 met Friso-dochters.

Een generatie verder (rubriek 7) treden op de paringen: kleinzoon × kleindochter, met een top in de perioden VI en VII, wanneer het centralisatie-effect duidelijk merkbaar wordt en vooral Danilo 137, Arend 131, Held 140, Cremer 136 en in de laatste periode Obscurant 150, maar ook meerdere bekende merriën deze verwantschap doen ontstaan. Ook zijn veel hengsten van de laatste jaren in deze graad op Obscurant ingeteeld (zie ook hoofdstuk 5).

Voor de paring zoon × achterkleindochter en vice versa geldt in wezen dezelfde verklaring die reeds voor rubriek 5 gegeven werd.

Bij de rubrieken 11 en 13 gaat het hoofdzakelijk om paringen tussen dieren die in de mannelijke lijn van hun stamboom teruggaan op hengsten van verschillende bloedlijnen en juist op die representanten die onderling slechts weinig verwant zijn. Zo zijn het in rubriek 11 meestal de Danilo- en Arendlijn, terwijl het in de voorlaatste rubriek paringen betreft tussen afstammelingen van hengsten uit de Danilo- en Arendlijn enerzijds en afstammelingen van representanten uit de Prins- en Presidentlijn anderzijds, of ook van afstammelingen uit de Prins- en Presidentlijn onderling. Het hoge percentage in rubriek 13 voor de jaren 1923-'43 komt juist door de paringen van afstammelingen van de laatste hengsten uit de Prins- en Presidentlijn met afstammelingen uit de Arend- en Danilolijn. Uit deze verbintenis (Ynte × Danilo) stamt bijvoorbeeld de bekende merrie Timmel 1787 Pref.. De daling van het percentage ná 1943 is dan ook een natuurlijk gevolg van de sterke uitbreiding van de Danilolijn en het uitsterven van de Prins- en Presidentlijn.

Hoewel incestteelt zoveel mogelijk vermeden wordt, blijkt bij de ouders der merriën nauwe verwantschap (rubrieken 3, 5 en 7) in ongeveer 50 % voor te komen, waarbij in de laatste periode een verschuiving optreedt ten gunste van de rubriek kleinzoon × kleindochter. De minder nauwe verwantschap (vanaf rubriek 9) blijft per rubriek vrij constant vanaf 1948.

4.6. HET EFFECTIEF AANTAL FOKHENGSTEN

De genetische situatie binnen het ras als geheel wordt bepaald door de aan de voortplanting deelnemende dieren. Ze hangt verder niet alleen af van het aantal hengsten, maar ook in hoeverre deze behoren tot een bepaalde bloedlijn en hoe hun invloed in kwantitatief opzicht is (zie ook hoofdstuk 3). Dit wordt niet altijd onderkend; wel is er meestal voldoende bekend over de kwalitatieve invloed der hengsten.

ROBERTSON (1953) geeft een kwantitatieve maat voor de dominerende invloed op het ras van een klein aantal mannelijke fokdieren. Zijn formule, ontwikkeld voor de analyse van rundveerassen, werd hier aangepast aan de enigszins andere situatie in de paardenfokkerij (die niet hierarchisch opgebouwd is). De formule:

$C_s = \frac{\Sigma\ [n_i\ (n_i - 1)]}{\Sigma n_i\ (\ \Sigma\ n_i - 1)}$ = de identiteits-coëfficient volgens ROBERTSON,

waarin $\Sigma\ n_i$ het totaal aantal dieren in de steekproef is, n_i het aantal afstammelingen van de i – de vader is, en waarbij de term $n_i\ (n_i - 1)$ gesommeerd wordt over alle vaders. De waarde C_s geeft de kans weer dat 2 willekeurige dieren dezelfde vader hebben. Deze kans is des te groter naarmate er, bijvoorbeeld jaarlijks, minder hengsten meer afstammelingen hebben.

Doortelkens perioden van 5 jaar te nemen wordt voorkomen dat hengsten, die in ieder jaar slechts één opgenomen afstammeling hebben, buiten de berekening vallen.

In de berekening van de identiteits-coëfficient is dus verdisconteerd de relatieve belangrijkheid der individuele fokhengsten. Ook kan men zeggen dat de formule aangeeft de mate waarin de vader, grootvader, etc. van een groep dieren afstammen van een klein aantal voorouders (stamhengsten), als grondleggers der bloedlijnen. Meestal wordt de omgekeerde waarde gebruikt: $\frac{1}{C_s} =$ het effectief aantal fokhengsten, en welke dus gelijk is aan N_e (WRIGHT 1931).

Voor het Friese ras werd het effectief aantal hengsten voor een aantal opeenvolgende generaties berekend (teruggaande totdat de hengst Nemo 51, geboren 1885, optreedt in de stamboom), daarbij uitgaande van het totaal aantal merriën, opgenomen in het stamboek in de jaren 1918-'63 (tabel 34).

Het steeds afnemen van het effectief aantal hengsten, wanneer men teruggaat in de generaties, noemt men het concentratie- of centralisatie-effect, hetwelk aantoonbaar is in ieder ras. Een sterk centralisatie-effect zal men dán krijgen wanneer er, zoals in de fokkerij van het Friese paard, slechts één of twee dominerende mannelijke bloedlijnen zijn. In tabel 34 ziet men dat het effectief aantal vrij snel afneemt, zodat bijvoorbeeld in de periode 1948-'53 gemiddeld 22,22 % der merriën reeds afstammen van dezelfde grootvader van vaderszijde.

Ook kan men uitgaan van het aantal dekhengsten in enig jaar en nagaan hoe de concentratie is op de voorouders (BEUKEBOOM en POLITIEK 1956). Tabel 35 geeft dit weer voor het jaar 1966, waarin 20 hengsten ter dekking stonden. Hiervan behoorden er 17 tot de Danilolijn en slechts 3 tot de Arendlijn.

TABEL 34

Effectief aantal fokhengsten, gemiddeld per periode van 5 jaar. H geeft de positie aan van de voorouder in de stamboom: H_1 is de vader, H_2 de grootvader etc.

Periode	H_1	H_2	H_3	H_4	H_5	H_6	H_7	*Werkelijk aantal hengsten in H_1*	*Totaal aantal opgenomen merriën*
1918-'23	7,0	2,1	2,1					12	63
1923-'28	5,9	4,0	3,1	2,0				9	62
1928-'33	4,5	4,3	3,9	3,7				9	111
1933-'38	5,4	4,3	2,3	2,3	2,1			13	213
1938-'43	11,9	6,9	4,4	2,9	2,9			21	444
1943-'48	16,3	7,0	5,5	3,5	3,4	3,1		27	703
1948-'53	14,2	4,5	3,9	2,9	2,1	2,1		27	768
1953-'58	17,4	8,4	7,4	4,9	2,8	2,6		27	711
1958-'63	18,0	9,4	4,6	4,2	3,2	2,5	2,5	32	538
Period								*Actual no. of sires in H_1*	*Total number of female registrations*

TABLE 34

Effective number of sires, averaged per 5-years periods, H_1 being the sire, H_2 the grandsire etc.

Het centralisatie-effect in mannelijke lijn is hier nog sterker dan in tabel 34, daar het hier gaat om het effectief aantal hengsten als vaders en grootvaders van hengsten. Het effectief aantal vaders is 10 en het effectief aantal grootvaders 5,9. Gaat men nog verder terug in de generaties dan vindt men voor het effectief aantal in H_3 : 3,6 en in H_4 : 3,3. Langs de vrouwelijke lijn is er bij de moeders en moeders-moeders nauwelijks van enige concentratie sprake. Zowel in H_1 als in H_2 is het effectief aantal 190. Ook wanneer de moeders beschouwd worden naar hun stam (= het effectief aantal merriestammen), is het centralisatie-effect maar weinig sterker: $N_e = 95$. Dit is echter geen betrouwbare maat daar 65 % der hengstenmoeders bleek terug te gaan op H-boekmoeders, waarvan niet bekend is in hoeverre ze onderling verwant zijn en behoren tot bekende stammen.

Uit een vergelijking met het effectief aantal moeders-vaders blijkt dat deze laatste belangrijker zijn bij de keuze der hengstenmoeders dan de moedersmoeders, althans wat de afstamming betreft. Daarnaast worden de moeders beoordeeld naar hun eigen kwaliteit. Gerekend naar het predicaat, als indicatie van de kwaliteit,, konden de moeders als volgt geklassificeerd worden: Model 55% en Ster 45%. Ter vergelijking moge hier worden opgemerkt dat Modelmerriën in 4 % en Stermerriën in 37 % voorkwamen onder 817 stamboekmerriën, opgenomen in de jaren 1956-'61.

TABEL 35

Effectief aantal ouders en grootouders berekend naar de in 1966 ter dekking staande hengsten (20)

Aantal zoons/kleinzoons per vader/moeder / *No. of sons/grandsons per sire/dam*	*Aantal ouders in* H_1		*Aantal grootouders in* H_2			
	Vaders	*Moeders*	*Vaders-vader*	*Vaders-moeder*	*Moeders-vader*	*Moeders-moeder*
1	6	18	4	6	10	18
2	4	1	2	4	5	1
6	1		2	1		
Effectief aantal vaders/moeders/ grootouders Effective number of parents/grand-parents	10	190	5,9	10	38	190
Percentage ouders/groot-ouders met één zoon/kleinzoon Percentages of parents/grand-parents with one son/grandson only	54,54	94,74	50,0	54,54	66,67	94,74
	Sires	*Dams*	*No. of grandparents in* H_2			
	No. of parents in H_1		*Sires of sire*	*Dams of sire*	*Sires of dam*	*Dams of dam*

TABLE 35

Effective number of parents and grandparents computed from the 1966 group of sires at stud (20)

Om na te gaan welke de belangrijkste stamvader van de groep hengsten was, werd van de op de voorgrond tredende ouderhengsten de directe verwantschap tot de groep bepaald. Ritske 202 blijkt nu de belangrijkste vader en(of) grootvader te zijn.

Wanneer Z het aantal zonen voorstelt en KZ het aantal kleinzonen, beide uitgedrukt als percentage van het totaal aantal hengsten, dan is de genetische bijdrage van Ritske 202 tot de groep (daar de zoon de helft der genen van de vader en de kleinzoon een kwart der genen van de grootvader krijgt):

$$\frac{1}{2} Z + \frac{1}{4} KZ = 16{,}25\,\%$$

Deze waarde komt ongeveer overeen met het percentage directe verwantschap van Ritske 202 tot de groep. (Daar bij de berekening niet gelet wordt op de inteeltgraad der hengsten zal de werkelijke waarde iets lager zijn.)

Op de zelfde manier berekend bedraagt het percentage directe verwantschap tot de groep van Ritske's vader Eelke 183: 12,50 % en van Obscurant 150: 13,13 %.

Met de gegevens uit tabel 35 kan de inteelttoename per generatie ($\triangle$ F) geschat worden met de formule (WRIGHT 1939):

$\triangle F = \frac{1}{8} \left(\frac{1}{4N_{mm}} + \frac{3}{4N_{mf}} \right)$, waarin N_{mm} = het effectief aantal hengsten als vaders van hengsten, en N_{mf} = het effectief aantal hengsten als vaders van merriën. N_{mm} is het effectief aantal vaders, gevonden in tabel 35, terwijl N_{mf} geschat werd aan de hand van het aantal vrouwelijke afstammelingen verwekt in 1966. Hierbij werd de bijdrage van iedere hengst uitgedrukt als fractie van de bijdrage van de hengst met het grootste aantal afstammelingen, waarbij deze laatste bijdrage op 1 wordt gesteld. N_{mf} bleek 7,65 te bedragen, zodat de inteelttoename per generatie wordt:

$$\triangle F = \frac{1}{8} \left(\frac{1}{4 \times 10} + \frac{3}{4 \times 7{,}65} \right) = 1{,}53\,\%$$

Deze waarde is iets hoger dan die welke in de periode 1938-'58 op grond van de stambomen gevonden werd (1,26 %).

Samenvatting

Bij een onderzoek naar de leeftijdsverdeling van de ouders van alle steekproefdieren, geboren 1918-'58 (tabel 24 en 25) bleek dat in de laatste 20 jaar gemiddeld 50 % der ouders valt in de leeftijdsklasse van 6-10 jaar. In de periode 1918-'33 vindt men een hoog percentage moeders van 11 jaar en ouder, hetgeen wijst op een veroudering van de merriestapel als gevolg van de weinig intensieve fokkerij in deze en voorafgaande jaren. Het aantal jonge vaders is relatief hoog in deze periode als gevolg van de toename van het aantal aanbevolen hengsten vanaf 1918. Bij de ouders der hengsten vindt men een overeenkomstige leeftijdsverdeling als bij de ouders der merriën. Het percentage hengsten uit ouders van 16 jaar en ouder varieert vrij sterk in de verschillende perioden. In tabel 24 en 25 is tevens het uit de leeftijdsverdeling berekende gemiddelde generatie-interval aangegeven.

Het aantal stamboekdieren bedraagt tegenwoordig ongeveer 1500, terwijl de totale populatie van het Friese ras naar schatting niet meer dan 4000 dieren bedraagt. In tabel 26 wordt een overzicht gegeven van het totale bestand aan stamboekdieren, aanwezig op 31 december van een 4-tal jaren, en tevens de leeftijdsverdeling van de in het stamboek opgenomen merriën en hengsten. Hieruit blijkt eveneens dat het grootste deel der

merriën valt in de leeftijdsklasse van 5-10 jaar, terwijl 5 % 3 jaar is en 10 % 15 jaar en ouder. De afnemende fokactiviteit in de laatste jaren kan worden afgeleid uit het feit dat het aantal dekkingen terug gegaan is van 1260 in 1958 tot 597 in 1967.

Voorts werd van de merriën, geboren in 1940 en 1941, de fokloopbaan nagegaan. De fokloopbaan kan op 2 manieren worden berekend:

a. De potentiële fokloopbaan, d.i. de leeftijd in jaren waarop de merrie werd afgevoerd, minus 3, wanneer aangenomen wordt dat alle merriën op 3-jarige leeftijd voor het eerst gedekt worden. De gemiddelde potentiële fokloopbaan bedroeg 11 jaar (tabel 27). De helft der merriën was reeds voor het 14e levensjaar afgevoerd, terwijl 36,35 % langer aangehouden werd dan 15 jaar.

b. De werkelijke fokloopbaan, d.i. de leeftijd in jaren waarop het laatste veulen, minus de leeftijd waarop het eerste veulen geworpen werd + 1. De werkelijke fokloopbaan bedroeg gemiddeld 6,3 jaar (wanneer de merriën waarvan geen veulen werd opgegeven buiten beschouwing worden gelaten), en het gemiddeld aantal veulens in deze loopbaan 4,4. Uit fig. 4 blijkt dat de helft der merriën hoogstens 5 jaar lang gebruikt werden als fokmerrie. Uit het gemiddelde veulenpercentage per groep oorspronkelijke merriën, die nog aanwezig waren in elk jaar, blijkt dat het aantal veulens sterk afneemt met de leeftijd der merrie, vooral na het 15e levensjaar (tabel 29). Als oorzaak hiervan moet, naast de mogelijkheid van een dalende vruchtbaarheid met toenemende leeftijd, gezien worden het feit dat met oudere merriën minder intensief gefokt wordt.

Tabel 30 geeft de frequentieverdeling van het aantal veulens per merrie. Van slechts 28,49 % der merriën werden 6 of meer veulens geregistreerd. Het maximum aantal veulens was 12, en werd geworpen door 3,23 % der merriën in gemiddeld 14,5 jaar. De frequentieverdeling van de leeftijden der merriën bij de geboorte van hun eerste en laatste veulen, de frequentieverdeling der fokloopbanen en het gemiddeld aantal veulens per fokloopbaan worden weergegeven in tabel 31.

De dekloopbaan der hengsten varieert slechts weinig en bedraagt gemiddeld ongeveer 12 jaar (tabel 32).

De stambomen der steekproefmerriën werden verder geanalyseerd op de meest voorkomende paringssystemen, benoemd naar de verwantschap tussen de ouders (tabel 33). Door de vele onvolledige stambomen, kon in de periode 1918-'28 in een vrij hoog percentage geen verwantschap tussen de ouders worden aangetoond. Incestteelt komt slechts weinig voor: de paring halfbroer × halfzus werd in de periode 1948-'53 gevonden in 8,45 %, in de periode 1953-'58 in 3,03 %. De paring kleinzoon × kleindochter vindt men het meest frequent: 31,82 % in de periode 1953-'58. De dominerende invloed van een klein aantal mannelijke voorouders (het centralisatie-effect) wordt aangetoond door berekening van het effectief aantal hengsten, aan de hand van de stambomen van alle merriën, opgenomen in de jaren 1918-'68 (tabel 34). In tabel 35 wordt het effectief aantal ouders berekend naar de groep van 20 hengsten, aanbevolen in 1966, Ritske 202 blijkt de belangrijkste stamvader van deze hengsten te zijn: zijn directe verwantschap met de groep bedraagt gemiddeld 16,25 %. Bij de keuze der hengstenmoeders is de moedersvader belangrijker dan de moedersmoeder. Daarnaast echter wordt de hengstenmoeder beoordeeld naar haar eigen exterieurwaardering. De inteelttoename per generatie, berekend op grond van het aantal dekhengsten in 1966 en het aantal door hen in 1966 verwekte vrouwelijke afstammelingen, werd geschat op 1,53 %.

Summary

General data on breed structure

Age distribution of parents of sample animals

Tables 24 and 25 give the age distribution of the parents of the sample mares (716) and sires (82), born in the years 1918-'58, showing that for the last 20 years on the

average 50 % of the parents are in the 6-10 years age-class. In table 24 a relatively high percentage of older dams (> 10 years old) are found in the 1918-'32 period, this being caused by the low breeding activities in these years. Breeding with mares under 3 years old is seldom practised. As many young sires have been put at stud in the years 1915-'20 to replenish the sire stock, the age distribution of male parents shows a shift to the younger age class in the 1918-'23 period.

A similar age distribution is shown in table 25 regarding the parents of sires. However, a varying percentage of sires comes from parents older than 15 years. In the 1943-'58 period the average generation interval of parents of sires is 2 years longer than the interval of parents of mares.

Total registered stock and its age distribution

In addition to a stock of about 1500 registered animals, there is an estimated stock of 1800-2000 horses, which are not studbook-bred, so the total population of the Friesian Horse probably will not exceed 4000. Table 26 gives a survey of the registered stock present on December 31st of the relevant years. Mares constitute about 60 % of the total stock, and about 75 % of all colt foals have already been disposed of at the end of the first year. Figures of the year 1967 are incomplete, yet they indicate a serious decrease in breeding activities, as is also shown by the number of services, which amounted to 597 in 1967 as compared to 1260 in 1958. About 50 % of registered mares fall in the 5-10 years age class, 3 years old mares constitute 5 % of the stock and 10 % are in the age range of 15 years and older. The varying distribution of ages in the sires probably is a chance finding caused by the small number.

Average breeding career and average number of offspring in mares

The breeding career has been followed (up to 1967) in 186 registered mares, born 1940-'41. It can be defined in two ways:

a. The potential career: $L_x - 3$; L_x being the age in years at which the mare was written of the books (by cause of death or selling), and assuming that all mares are covered for the first time at the age of 3, and assuming that there is no decrease in fertility with age.

b. The real career: $I_l - L_e + 1$; L_l and L_e being the ages at which the last and the first foal was born respectively. The number of offspring recorded in these years gives an impression of the fertility, however, not exactly, as it is not known if all foals have been entered for registration and if the mares have been covered every year.

The results in table 27 show that mares are kept for 14 years on average, so the potential career is $14 - 3 = 11$ years. Half of the mares were disposed of before the age of 14 (table 28), 36,35 % of the mares are kept for longer than 15 years. The general survey-list of 1958 showed that 24,19 % of the original mares, born 1940-'41, were still on the registers.

In table 29 the average foal production is given per group of dams (born 1940-'41) present at any year. The decreasing foal production with age of dam is possibly caused by decreasing fertility with age, and also by the fact that owners breed their mares less intensively, especially after the age of 15 years.

From 22 (11,83 %) of the original mares no offspring had been recorded. Disregarding this group, the mares dropped their first foal at an average age of 5,0 years, their last at 10,3 years, so the real breeding career is $10,3 - 5,0 + 1 = 6,3$ years. The average foal number was 4,4. The mares were on average kept for 3,7 years after the birth of their last foal.

Fig. 4 shows that half of the mares are used for 5 years only as a broodmare. Table 30, giving the frequency distribution of the number of foals per dam, shows that very productive mares are few: only 28,49 % of the mares had 6 or more foals. The

maximum number of foals per dam was 12, and these were dropped by 3,23 % of the mares in 14,5 years on average.

In table 31 the frequency distribution of the ages of the dams at the birth of their first and last foal respectively, the relative frequency of breeding careers and the average number of foals related to the breeding careers of different duration, are given.

The average stud career of sires varies but little (table 32) and is about 12 years. From the number of covered mares in relation to the number of foals no conclusions as to the fertility of sires can be drawn, as not all foals have been recorded. Generally about 1-2 % of the colts and about 50 % of the fillies are eventually registered in the studbooks.

Mating systems

Other data on the breed structure were derived from a survey of the mating systems, which, however, do not give reliable information on the inbreeding, as in each pedigree only the closest tie was considered. All matings were classed under 14 different headings (table 33).

No relationship between the parents and consequently no inbreeding could be found in a large percentage in the period 1918-'28, because of many incomplete pedigrees. After 1927 every pedigree showed inbreeding. As can be seen from table 33, parent × offspring or grandparent × offspring matings only happen incidentally. An example of the last mentioned mating is given in the pedigree of Halbke 3134 (fig. 6). Matings of halfsibs are by no means rare, the high percentage in period 1948-'53 being caused by inbreeding on Obscurant, mainly through his sons Aize 170 and Bouke 174. The matings of son × granddaughter and v.v. are the effect of using important sires (Friso 117, Prins 109, Danilo 137) for a long time (20 years) at stud.

Uncle-niece matings, occuring in the 1928-'38 period, are a consequence of using the full brothers Vredestichter 127 and Arend 131 in former years, as are first cousin matings. Grandchild matings, most common in a period of inbreeding on an important sire, show an increase after 1933, when the centralization-effect becomes apparent, in later years mainly through the sons of Obscurant, on which e.g. 55 % of all sires, born in the years 1958-'63, were inbred (90 % of them in the grandchild relationship). Headings 11 and 13 relate to matings of animals going back in their parental lines to sires of different lines, that show only remote relationship.

The effective number of sires

The domination of the breed by a small number of paternal ancestors, the socalled centralization-effect (ROBERTSON 1953) is demonstrated in tables 34 and 35.

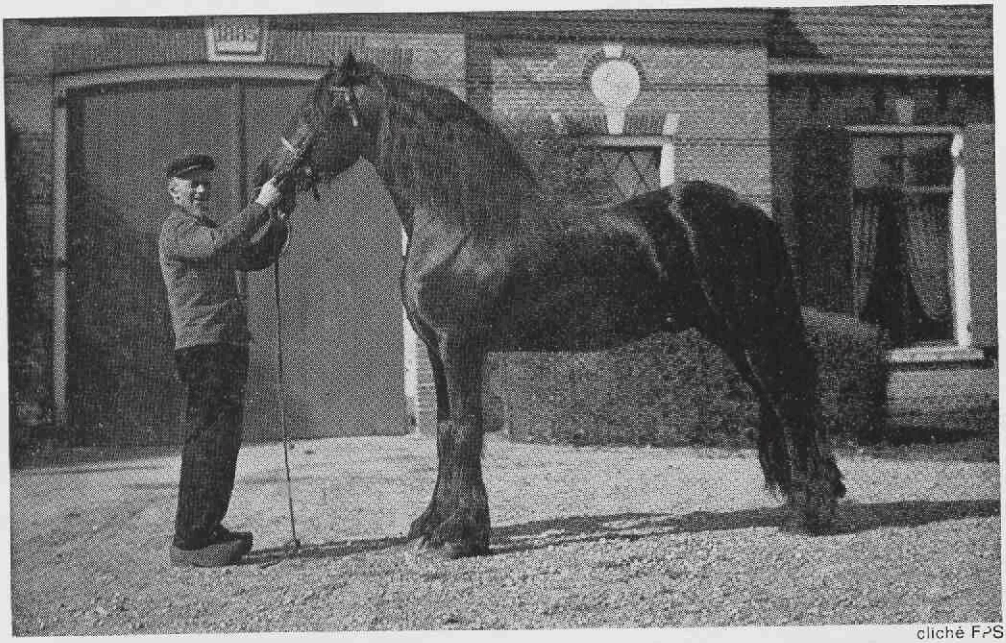
If the coefficient of identity $= C_s = \frac{\Sigma\ [n_i(n-1)]}{\Sigma n_i(\ \Sigma n_i - 1)}$, where n_i is the number of offspring of the i-th sire, n_i the total number of pedigrees in the sample, and $n_i(n_i-1)$ has to be summed over all sires, than $\frac{1}{C_s}$ represents the effective number (N_e) of sires, grandsires, etc.

The data of table 34 were obtained from the pedigrees of all mares registered in the years 1918-'63 and averaged for 5-years periods. The use of female registrations is preferable because only a small portion of the males born is registered. As there is only one dominant sire line the centralization-effect is very strong in the Friesian Horse.

Taking as a basis the group of sires at stud in 1966, the centralization-effect is also shown in the paternal and maternal male lines, while it is not demonstrable in the maternal female line. It seems likely that mares as dams of sires will be judged by their descendence in paternal line and also by their own performance and breeding value, as they were all predicate mares (55 % Model and 45 % Star. The incidence of Model- and Starmares in 817 mares registered in the years 1956-'61 was 4 % and 37 % respectively).

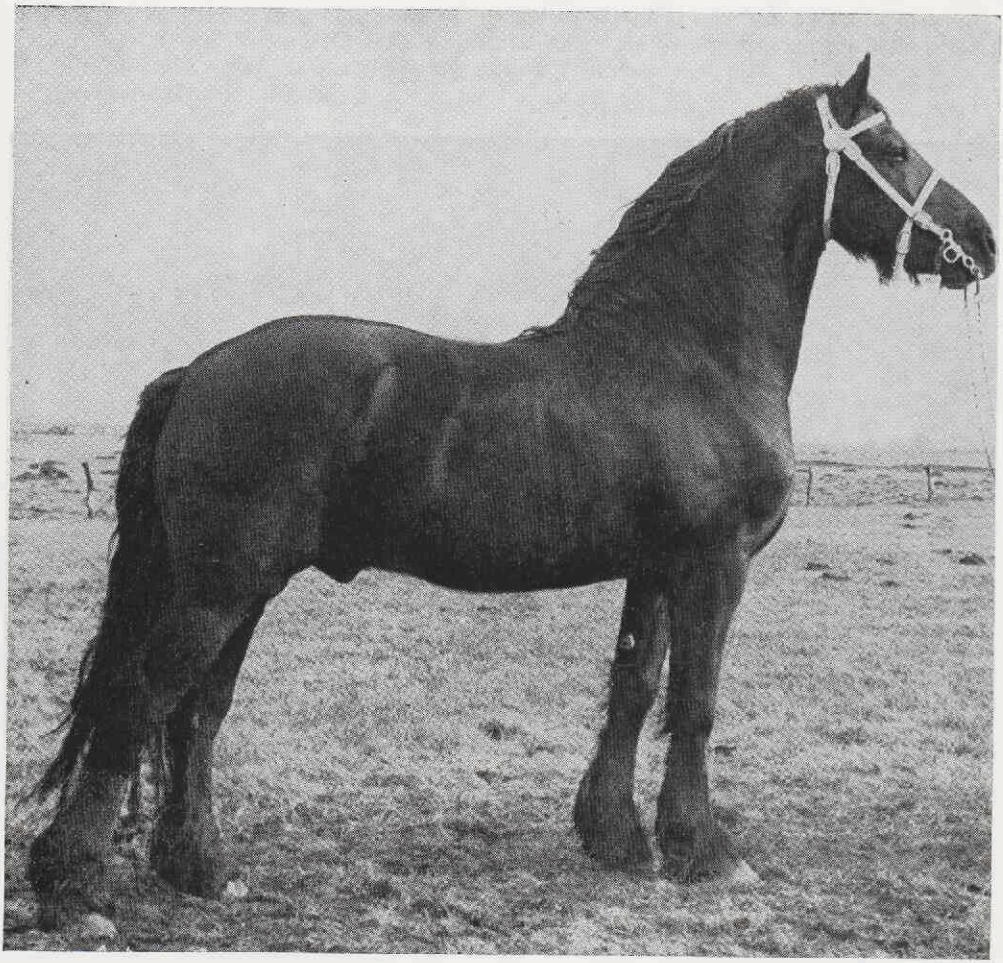
The sire Ritske 202 was the most important parent/grandparent, his average direct relationship to the group of sires being 16,25 %.

From the data of table 35 the increase of inbreeding per generation was estimated as 1,53 %, ΔF in this case being $= \frac{1}{8} \left(\frac{1}{4N_{mm}} + \frac{3}{4N_{mf}} \right)$, where N_{mm} = the effective number of sires of stallions (= 10, see table 35) and N_{mf} = the effective number of sires of mares (= 7,65, as estimated from the female offspring produced per sire in 1967, taking into account the relative contribution of each sire to the total number of female offspring).



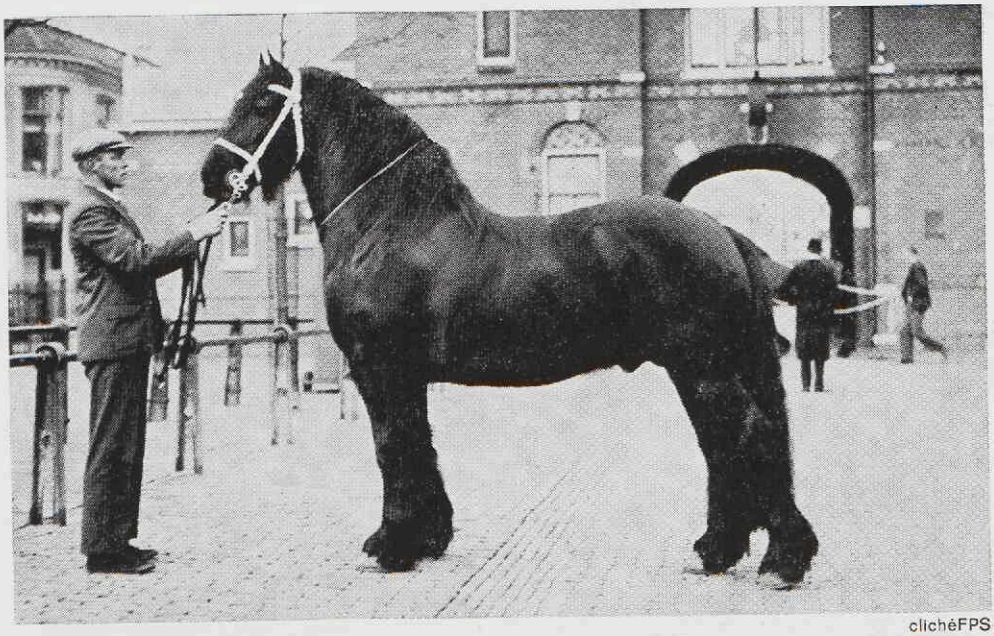
cliché FPS

ALVA 113, geboren 1899, op 10-jarige leeftijd
ALVA 113, born 1899, at the age of 10



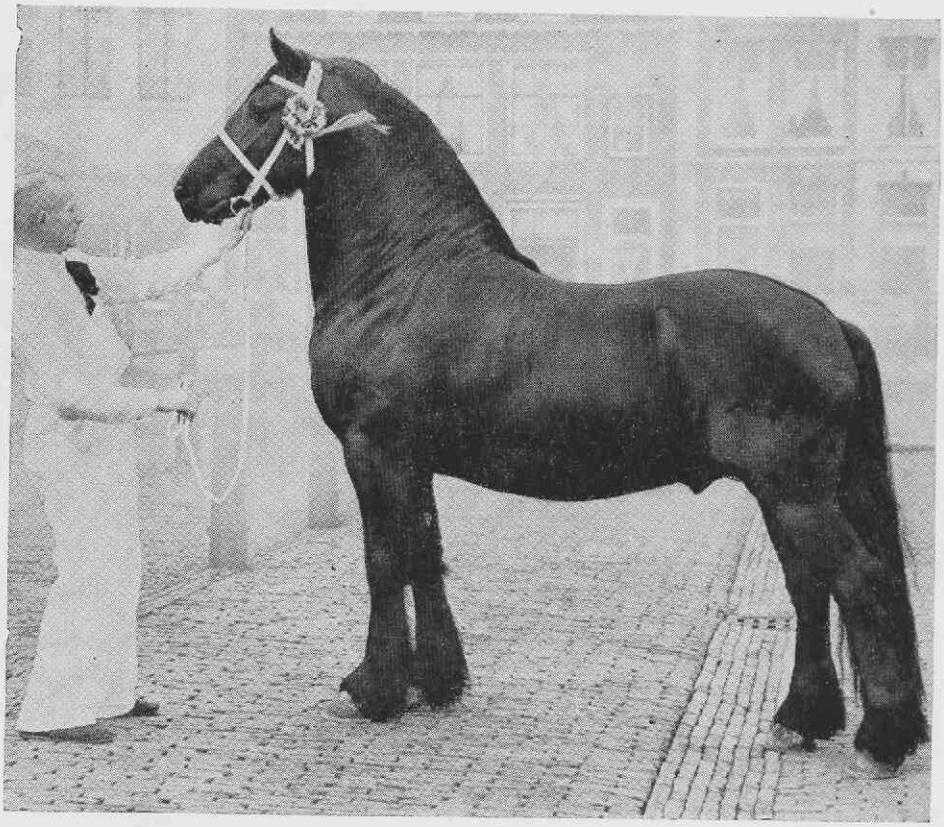
cliché FPS

DANILO 137, geb. 1924, op 7-jarige leeftijd
DANILO 137, born 1924, at the age of 7



cliché FPS

OBSCURANT 150, geb. 1934, op 5-jarige leeftijd
OBSCURANT 150, born 1934, at the age of 5



cliché FPS

RITSKE 202, geb. 1955, op 4-jarige leeftijd
RITSKE 202, born 1955, at the age of 4

5 DE BELANGRIJKSTE MANNELIJKE BLOEDLIJNEN

5.1. INLEIDING

In de laatste decennia van de vorige eeuw nam de stamboekfokkerij – gemeten onder andere aan het aantal stamboekhengsten in vergelijking met het aantal niet-stamboekhengsten – nog slechts een bescheiden plaats in. Nauwkeuriger zijn we hierover geïnformeerd vanaf 1898, het jaar waarin de verplichte Rijkskeuring voor dekhengsten effectief werd. Zo waren van de 30 voor het jaar 1901 goedgekeurde hengsten slechts 8 door het stamboek aanbevolen. Deze 8 hengsten hadden alle tenminste één stamboekouder.

Door de pasbegonnen registratie echter en door het feit dat nog tot 1906 hengsten werden opgenomen van volledig onbekende afstamming, is vóór 1900 van een duidelijke concentratie in de bloedlijnvorming nog nauwelijks sprake. De 103 stamhengsten, geregistreerd vóór 1900, behoren tot 50 verschillende bloedlijnen, waarvan een 9-tal enige uitbreiding over meerdere generaties vertonen. De meeste lijnen hebben geen blijvende invloed gehad op de fokkerij.

Alle huidige Friese paarden gaan – voor zover aantoonbaar is in hun stamboom – zonder uitzondering terug op voorouders, die in mannelijke afstamming behoren tot 7 bloedlijnen: De Pauw 1, Willem de Zwijger 3, Graaf Adolf 21, Prins Hendrik 24, Landszoon 46, Nemo 51 en Onsta 58. Behalve de bloedlijnen van Prins Hendrik 24 en van Nemo 51, waren al deze stammen reeds vóór 1900 uitgestorven in mannelijke lijn.

Naast de dominerende Nemo 51-stam, zullen ook de stammen van Graaf Adolf 21, Prins Hendrik 24 en Landszoon 46 worden behandeld, daar ze, mede door hun onderlinge verwantschap, niet onbelangrijk hebben bijgedragen tot de vorming van het huidige Friese paard. Omdat in de tekst van deze studie telkens hengsten met name genoemd worden, zijn ter illustratie stamtabellen opgenomen die alle hengsten der verschillende bloedlijnen bevatten. De Nemostam werd daarbij wegens zijn uitgebreidheid verdeeld in verschillende takken, die min of meer afzonderlijke lijnen voorstellen. (De namen van de belangrijkste hengsten worden weergegeven in hoofdletters.)

Behalve uit een overzicht van de totale productie en het aantal opgenomen afstammelingen kan de invloed van de belangrijkste hengsten worden afgemeten aan hun bijdrage aan de totale inteelt. Van een 9-tal hengsten werd, telkens over perioden van 5 jaar, nagegaan de toename van het aantal op hen ingeteelde dieren, weergegeven als percentage van het totaal aantal fokdieren met stamboom. Hierdoor krijgt men een indruk van de snelheid waarmee hun bloed werd geconcentreerd in het ras, terwijl de graad van inteelt aangeeft de intensiteit waarmee dit geschiedde.

5.2. BLOEDLIJN I: GRAAF ADOLF 21

Graaf Adolf 21 werd in 1883 opgenomen in het stamboek, waaruit de volgende beschrijving is genomen: „zwart met enkele witte haren in staart en manen, evenredig en zeer sterk gebouwd en schoon gevormd, met vooral zeer

5.2. Sire Line GRAAF ADOLF 21

GRAAF ADOLF 21
1880

- VROLIJK 65
  1886 (m: Sipke 227)
- FRISO 77
  1887 (m: Juffer 81)
- EMIR 85
  1888 (m: Olga 196)
- SALADIN 87
  1890 (m: Olga 196)

fraaie voorhand. Geschikt voor gemengd gebruik. In stand achter recht, vóór iets bodemwijd. In beweging recht, krachtig, verheven, buigzaam en goed vooruitgrijpend". Aanbevolen tot 1894 en vele malen hoog bekroond werd hij als 4-jarige aangekocht door de „Vereniging tot verbetering van het paardenras" te Doniawerstal en gestationneerd bij Hielkema te Huis ter Heide. Geen van zijn 4 opgenomen zoons, waarvan Emir en Saladin gefokt werden op de stoeterij „De Oorsprong", uit de bekroonde Olga 196, is van enig belang geweest voor de fokkerij.

Graaf Adolf leverde echter een behoorlijk aantal uitstekende dochters, waarvan er 22 in het stamboek werden opgenomen. Het meest bekend is wel de bekroonde Drenthina 608, geboren in 1886 en als 3-jarige aangekocht door

TABEL 36
Percentage der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Graaf Adolf 21 met de gemiddelde inteeltgraad (in %)

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1918-'23	41,67	57,14	0,38	0,17
1923-'28	47,37	50,00	0,19	0,37
1928-'33	72,15	80,00	0,14	0,08
1933-'38	89,62	92,30	0,11	0,19
1938-'43	94,29	100,—	0,12	0,10
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1901	1918		
Period	*Mares*	*Sires*	*Mares*	*Sires*
	% inbred		*Coefficient of inbreeding (%)*	

TABLE 36
Percentages of pedigree mares and sires inbred on Graaf Adolf 21 and average intensity of inbreeding (in %)

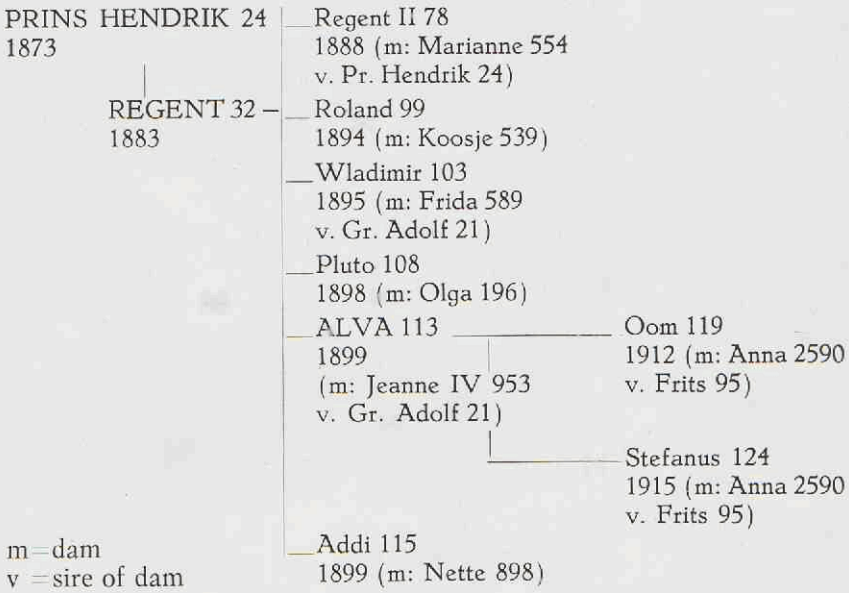
J. E. Scholten te Groningen, die er de bekende stamhengst Drenthe I 91 uit fokte. Verder stamt van Graaf Adolf de preferente Jeanne IV 953, gefokt op „De Oorsprong" en moeder van Alva 113.

Inteelt op Graaf Adolf 21, die voor het eerst bij de in 1901 geboren dieren wordt gevonden, komt in de periode 1900-'08 voor bij 42,31 % der dieren met stamboom, met een gemiddelde graad van 3,05 %, en in de periode 1908-'18 bij 15,38 % der dieren met een gemiddelde waarde van 1,17 %.

Tabel 36 toont de toenemende verbreiding van het Graaf Adolf-bloed in het mannelijk en vrouwelijk fokmateriaal vanaf 1918. De intensiteit van de inteelt is in de periode 1918-'23 reeds zo sterk gedaald, dat ze nauwelijks nog enige bijdrage levert aan de totale inteelt.

5.3. BLOEDLIJN II: PRINS HENDRIK 24

5.3. Sire Line PRINS HENDRIK 24



Van de in Groningen gefokte Prins Hendrik 24, een „schoon gevormd koetspaard met fraaie voorhand en zwanenhals, korte romp en sterke ledematen", werden 10 dochters en een zoon opgenomen. Deze, Regent 32, eveneens in Groningen gefokt en als 3-jarige aangekocht door J. E. Scholten, was aanbevolen van 1887-1904. Hij wisselde nogal eens van plaats en eigenaar. Zo stond hij enige jaren in Sleen, daarna weer in Groningen. In 1891 werd hij aangekocht door de stoeterij „Van Eigen Bodem" te Adorp en kwam in 1893 tenslotte naar Friesland op de stoeterij „De Oorsprong" te Huis ter Heide. Hier is hij een 10-tal jaren vrij intensief benut. Zo dekte hij in 1895 72 merriën en het jaar daarop meer dan 100. Reeds in 1889 preferent verklaard door de Provinciale Vereniging in Groningen, werd hij later nog vaker geprimeerd van-

wege zijn goede afstammelingen. Nog op de veulenkeuring in 1889, op eigen initiatief van „De Oorsprong" gehouden, werden van Regent 31 veulens van goede kwaliteit aangeboden.

Van Regent 32 zijn ook prestaties als harddraver bekend. Hoewel het „fijn harde" niet tot zijn mogelijkheden behoorde, kon hij toch goed meekomen. Voor de harddraverij in 1890 uitgeschreven door de Provinciale Vereniging in Groningen, werd de toen 7- jarige Regent door F. Leopold in training genomen en na 2 maanden liep hij de mijl in 3 min. en 8,6 sec. (Km. tijd van 1 min., 57,2 sec.). Het jaar daarop wist hij zijn tijd te verbeteren tot 3 min., 6,4 sec. (Km. tijd van 1 min., 55,8 sec.) zodat hij ruim onder de gestelde eis bleef van 3 min. en 30 sec. Ook op de lange afstand toonde Regent een goed uithoudingsvermogen.

Regent was een voor die tijd vrij zwaar koetspaard, kort, gestopt en met een zware hals, maar vertoonde ook de flauwe rug van de typische inlander. Hij fokte best, vooral met Graaf Adolf dochters. Van een kleine 20 mannelijke afstammelingen, tussen 1895 en 1904 aangeboden, werden er slechts 6 opgenomen, waarvan alleen Alva 113, gefokt op „De Oorsprong" uit de Graaf Adolf-dochter Jeanne IV 953, van belang is geweest. Deze Jeanne was niet zuiver Fries. Zij stamt uit de gekruiste merrie Jeanne 6B, zodat Alva 1/8 vreemd bloed had. Hij vertoonde echter het typisch Friese exterieur en had ook achter krachtige en verheven gangen.

TABEL 37

Percentages der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Alva 113, met de gemiddelde inteeltgraad

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1918-'23	8,33	0,00	9,38	0,00
1923-'28	0,00	0,00	0,00	0,00
1928-'33	8,97	0,00	2,68	0,00
1933-'38	27,87	46,15	2,10	3,65
1938-'43	48,57	50,00	1,43	1,20
1943-'48	71,93	76,92	1,19	1,95
1948-'53	83,10	72,72	1,00	1,36
1953-'58	96,97	100,—	0,94	1,08
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1920	1933		
Period	*Mares*	*Sires*	*Mares*	*Sires*
	% inbred		*Coefficient of inbreeding (%)*	

TABLE 37

Percentages of pedigree mares and sires inbred on Alva 113 and average intensity of inbreeding

Aanbevolen van 1903-'15, werd Alva in 1913 preferent verklaard op afstammelingen. Zijn dood in 1915 was een gevoelig verlies voor de stoeterij en waarschijnlijk voor de hele fokkerij. Alva's bloed heeft zich door zijn 23 opgenomen dochters vooral verbreid in vele oude, gevestigde merriestammen. Slechts 2 zoons werden opgenomen: Oom 119 en Stefanus 124, beide gefokt door K. W. van der Sluis te Lippenhuyzen, uit een dochter van Frits 95. Alleen Oom 119 heeft enige betekenis gehad voor de fokkerij. Hij was aanbevolen van 1915-'20, en was de eerste hengst die na de periode van depressie in de fokkerij (de jaren 1908-'18) weer door het stamboek kon worden aanbevolen. Jammer genoeg werd hij te vroeg afgekeurd, hetgeen ook het lot was van Stefanus, die aanbevolen was van 1918-'21. Hiermee was de laatste der oude bloedlijnen uitgestorven en werd er voortaan alleen gefokt met hengsten uit de enig overgebleven lijn, die van Nemo 51.

Het aandeel van Alva 113 in het tot stand komen der totale inteelt en berekend uit directe en zijverbindingen wordt weergegeven in tabel 37. Het blijkt dat vooral bij de hengsten nog vrij lang een redelijke concentratie van Alva-bloed voorkomt. Inteelt op Alva treedt bij de merriën voor het eerst op in 1920, bij de hengsten pas in 1933.

5.4. BLOEDLIJN III: LANDSZOON 46

5.4. Sire Line LANDSZOON 46

LANDSZOON 46
- Landskind 88, 1891 (m: Landsdochter 598)
  - DRENTHE I 91, 1891 (m: Drenthina 608 v. Gr. Adolf 21)
    - SULTAN 105, 1897 (m: Nona 952 v. Regent 32)
    - AARON 114, 1899 (m: Sophie 920 v. Kroonprins 13)
  - Landszoon II 98, 1893

Van de oude Landszoon 46 (van J. E. Scholten), een wat ranke hengst met bijzonder beste gangen, werden 3 zoons opgenomen. De in Drenthe gefokte Landszoon II 98 werd na de afscheiding in 1896 overgeschreven in het D.P.S. (Drenth's Paardenstamboek) en stond nog tot 1906 ter dekking bij J. Snoeken te Uffelte.

Drenthe I 91, een wat hoogbenige hengst van het tuigpaardtype, met een beste voorhand maar een wat rond en kort kruis (beide van de vader geërfd) toonde zeer goede gangen zelfs tot op hoge leeftijd. Hij werd als 3-jarige aangekocht door de stoeterij „De Oorsprong" en bleef aldaar gestationneerd tot 1904, in welk jaar hij werd verkocht aan E. Eisen te Schoonebeke (Dr.) om, naar het heette, uit te sterke bloedverwantschap te geraken. In het D.P.S.

opgenomen onder nummer 9 bleef hij nog aanbevolen tot 1909 en was, nadat de bekende hengst De Ruyter 7 D.P.S. in 1907 was afgekeurd, de laatste inlandse stamboekhengst in Drenthe.

Van zijn 18 in het F.P.S. (Friesch Paardenstamboek) opgenomen dochters is vooral bekend de preferente Daisy 1127, de moeder van Kiliana 2725, waaruit Paulus 121 stamt. Van een 12-tal geprimeerde zoons van Drenthe, geboren tussen 1895 en 1904, werden slechts opgenomen Sultan 105 en Aäron 114. Sultan 105, gefokt op „De Oorsprong" uit een beste Regent-dochter, was aanbevolen van 1900-'11. Hij werd in 1905 preferent verklaard op 11 bekroonde afstammelingen, waaronder 7 hengstveulens. Geen der zoons heeft het echter kunnen brengen tot stamhengst.

Aäron 114, gefokt door D. de Gavere te Dijken, werd in 1902 verkocht aan de „Vereniging tot verbetering van het paardenras" te Irnsum, waar hij tot 1908 ter dekking stond. Aäron wordt beschreven als een soliede en sterk gebouwde hengst zonder luxe. Zijn hals kon mooier en het kruis was sterk afhangend. Hij ging overigens best, werd vaak geprimeerd op zijn gangen en op de Nationale Tentoonstelling te Den Haag in 1903 werd hij met de eerste prijs boven Alva 113 geplaatst. Zijn producten waren over het algemeen goede landbouwpaarden met voldoende gangen, maar weinig luxe. Zijn relatieve populariteit blijkt uit het feit dat op de keuring van zijn afstammelingen in 1905 een 13-tal veulens, 12 enters en 9 twenters, en in 1907 nog 24 veulens werden aangeboden. Daar men te Irnsum over wilde gaan op de bovenlandse fokrichting werd Aäron in december 1907 verkocht aan Van der Schaap te

TABEL 38

Percentages der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Drenthe I 91, met de gemiddelde inteeltgraad (in %)

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1918-'23	8,33	28,57	1,17	1,56
1923-'28	15,79	25,00	1,53	0,78
1928-'33	53,16	80,00	0,56	0,99
1933-'38	64,48	53,85	0,36	0,57
1938-'43	88,57	92,86	0,28	0,29
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1901	1918		
Period	*Mares*	*Sires*	*Mares*	*Sires*
	% inbred		*Coefficient of inbreeding (%)*	

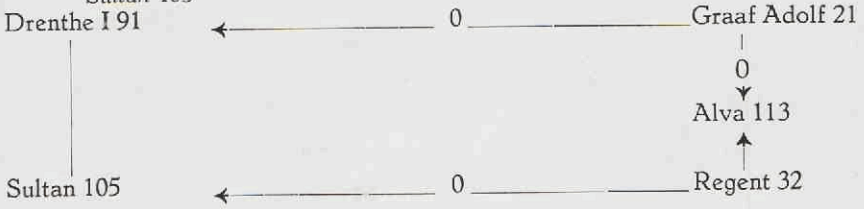
TABLE 38

Percentages of pedigree mares and sires inbred on Drenthe I 91 and average intensity of inbreeding

Leens en in het voorjaar van 1908 nog in Assen ter keuring aangeboden, maar afgekeurd op exterieur. Van Aäron zijn slechts weinig dochters opgenomen; de bekendste is de preferente Irma 2708, moeder van de volle broers Vredestichter 127 en Arend 131.

Tabel 38 geeft een indruk van de invloed van de belangrijkste hengst uit deze lijn: Drenthe I 91, die vooral tot uiting komt in de periode 1910-'20, maar nooit erg groot is geweest en na 1928 verwaarloosbaar klein wordt. Hoewel Graaf Adolf 21, Drenthe I 91 en Alva 113 tot 3 aparte bloedlijnen behoren zijn ze onderling verwant (zie fig. 7). Een typisch voorbeeld van inteelt op deze hengsten toont de stamboom van de merrie Morgengroet 1544, geboren in 1932 (fig. 8).

Fig. 7. De verwantschap tussen de hengsten Graaf Adolf 21, Drenthe 91, Alva 113 en Sultan 105



Onderlinge verwantschapsgraad (in %)
Coefficients of inter se relationship (in %)

Alva 113-Graaf Adolf 21	25,0
Drenthe I 91-Graaf Adolf 21	25,0
Sultan 105-Graaf Adolf 21	12,5
Drenthe I 91-Alva 113	6,25
Sultan 105-Alva 113	15,63

Fig. 7. Relationship between the sires Graaf Adolf 21, Drenthe I 91, Alva 113 and Sultan 105

5.5. BLOEDLIJN IV: NEMO 51

Nemo 51, geboren in 1885 bij H. K. Gorter te Donkerbroek, wordt beschreven als „zwaar wagenslag, geschikt als landbouwpaard. Evenredig sterk gebouwd, met vooral fraaie hals en tonronde romp. Gangen zeer verheven, krachtig en buigzaam". Hij was aanbevolen van 1888-1893. Van zijn 3 opgenomen zoons: Leo 86 en volle broer Frits 95, beide gefokt door Jan P. van der Sluis te Hemrik, en Ulbe 100, gefokt door Engbert van der Sluis, waren de laatste twee hengsten belangrijk voor de voortzetting van de lijn.

Vooral de hengsten Frits 95, Prins 109 en Friso 117 hebben in de jaren 1906-'15 toen geen nieuwe Friese hengsten werden opgenomen, bijgedragen tot de verbreiding van het Nemo-bloed. Van de dieren met stamboom stamden in de periode 1900-'08 11,54 % af van bovengenoemde hengsten, en in de jaren 1908-'18 reeds 59,26 %, terwijl 11,50 % der dieren ingeteeld waren op Nemo. Vanaf 1918 neemt de invloed der Nemolijn zo sterk toe dat 20 jaar later alle fokdieren op Nemo zijn ingeteeld (zie tabel 39).

Van de Nemo 51-stam gaan 2 hoofdlijnen uit: de Frits 95- Prins 109 lijn en de Ulbe 100- Friso 117 lijn, waarvan zich weer 3 takken afsplitsen.

Fig. 8. Stamboom van Morgengroet 1544, geboren 1932 (F = 6,01 %)

Cremer 136	Us Heit 126	Prins 109	Frits 95	Nemo 51
				Keesje 101
			Pietje 1006	Onsta II 79
		Flora 1162	Sultan 105 ▲	Drenthe I 91
				Nona 952– Regent 32
	Maagd 1193	Alva 113 ●	Regent 32	Pr. Hendrik 24
			Jeanne IV 953	Gr. Adolf 21
				Jeanne 6B
		Eggia 1156	Sultan 105 ▲	Drenthe I 91
				Nona 952- Regent 32
			Petronella 912	Gr. Adolf 21
Veronica 1351	Oom 119	Alva 113 ●	Regent 32	Pr. Hendrik 24
			Jeanne IV 953	Gr. Adolf 21 Jeanne 6B
		Anna 2590	Frits 95	Nemo 51
				Keesje 101
	Paulina 1203	Friso 117	Ulbe 100	Nemo 51
		Caspara 1100	Sultan 105 ▲	Drenthe I 91
				Nona 952– Regent 32
			Dina 997	Drenthe I 91 Juffer 689

Fig. 8. Pedigree of Morgengroet 1544, born 1932 (F = 6,01 %)

TABEL 39
Percentage der merriën en hengsten met stamboom ingeteeld op Nemo 51

Periode	*% ingeteeld*	
	Merriën	*Hengsten*
1918-'23	54,17	42,85
1923-'28	73,68	25,00
1928-'33	87,32	100,—
1933-'38	96,83	84,61
1938-'43	100,—	100,—
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1898	1913
Period	*Mares*	*Sires*
	% inbred	

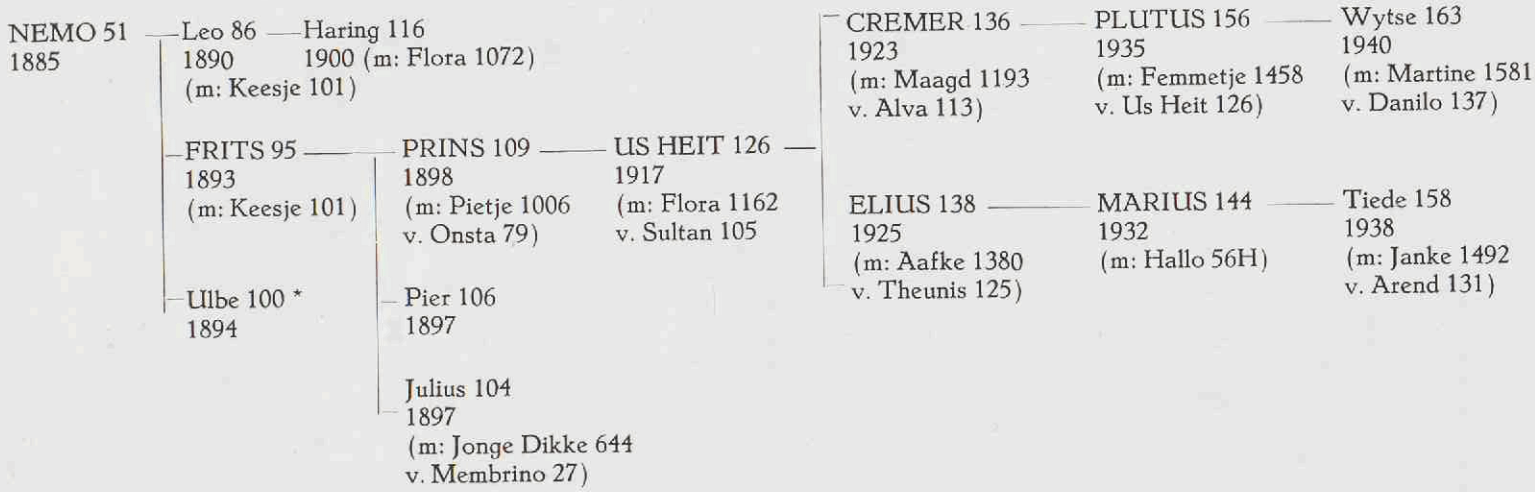
TABLE 39
Percentages of pedigree mares and sires inbred on Nemo 51

5.5.1. DE FRITS 95 – PRINS 109 LIJN

Frits 95, een lichte hengst met wat weinig rug en niet zeer vlotte en achter niet erg krachtige gangen, stamt uit de bekende hengstenmoeder Keesje 101, en was aanbevolen van 1896-1913. Vanaf 1905 stond hij bij J. A. Bouma te St. Johannesga. Hier dekte hij van 1909-'12 nog 472 merriën. Van zijn 5 geprimeerde zoons, waarvan er 3 werden opgenomen in het stamboek, is Prins 109 de enige die de lijn voortzet. Prins 109 was een elegante hengst met zeer veel actie vóór, maar achter weinig krachtig. Hij had een wat zware hals met veel opzet, maar ook het karakteristieke kleine, edele hoofd met de kleine oren van de typische inlander. Als 3-jarige aangekocht door de fokvereniging te Kimswerd, stond Prins de laatste jaren van zijn dekloopbaan nog bij J. A. Bouma. Hij was aanbevolen van 1901-'22, en werd in 1918 preferent verklaard op zijn afstammelingen. Prins' enig opgenomen zoon Us Heit 126, gefokt door P. Knol te Scharsterbrug, uit de preferentie Flora 1162 van Sultan 105, was aanbevolen van 1920-'31 en gestationeerd op „De Oorsprong". Naast de zoons Cremer 136 en Elius 138 werden van Us Heit opgenomen 34 dochters, waarvan er vele bekend zijn geworden als zeer productieve stammoeders.

Van de goedfokkende Cremer 136, aanbevolen van 1926-'35, werden slechts 19 dochters opgenomen, waaronder de bekende Klavervrouw 1505, preferent op afstammelingen en exterieur, en moeder van de hengst Eelke 183. Van Plutus 156, die sterk op Us Heit is ingeteeld (hij is een product van halfbroer × halfzus) werden een 70-tal dochters opgenomen. Hij was aanbevolen van 1940-'46 en werd vrij intensief benut. Van Marius 144, die was aanbevolen van 1935-47 werden 50 dochters opgenomen

5.5.1. DE FRITS 95 – PRINS 109 LIJN
5.5.1. Sire Line FRITS 95 – PRINS 109



* Zie 5.5.2.
See 5.5.2.

TABEL 40

Percentages der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Prins 109, met de gemiddelde inteeltgraad

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1918-'23	4,17	0,00	6,25	0,00
1923-'28	26,32	0,00	5,47	0,00
1928-'33	59,49	100,—	1,52	1,50
1933-'38	67,76	53,85	1,00	1,12
1938-'43	88,57	92,86	0,60	0,61
1943-'48	92,98	100,—	0,45	0,38
1948-'53	100,—	100,—	0,41	0,61
1953-'58	100,—	100,—	0,36	0,45
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1921	1928		
Period	*Mares*	*Sires*	*Mares*	*Sires*
	% inbred		*Coefficient of inbreeding (%)*	

TABLE 40

Percentages of pedigree mares and sires inbred on Prins 109 and average intensity of inbreeding

Hoewel de latere representanten redelijk fokten is de Frits-Prinslijn niet tot grote uitbreiding gekomen. Us Heit was drager van het dwergveulen-gen, dat hij ook aan verschillende van zijn zoons doorgaf. Zowel de Cremer- als de Eliuslijn lopen na 2 generaties dood, waardoor het bloed van Prins bij toenemende verbreiding tevens sterk afneemt in intensiteit, en na 1948 nauwelijks een rol meer speelt (tabel 40). Het frequent optreden van Us Heit in de stambomen was aanleiding om ook de invloed van deze hengst, apart van die van Prins, na te gaan (tabel 41). Vooral bij de hengsten blijft de inteeltgraad opmerkelijk hoog tot ongeveer 1948.

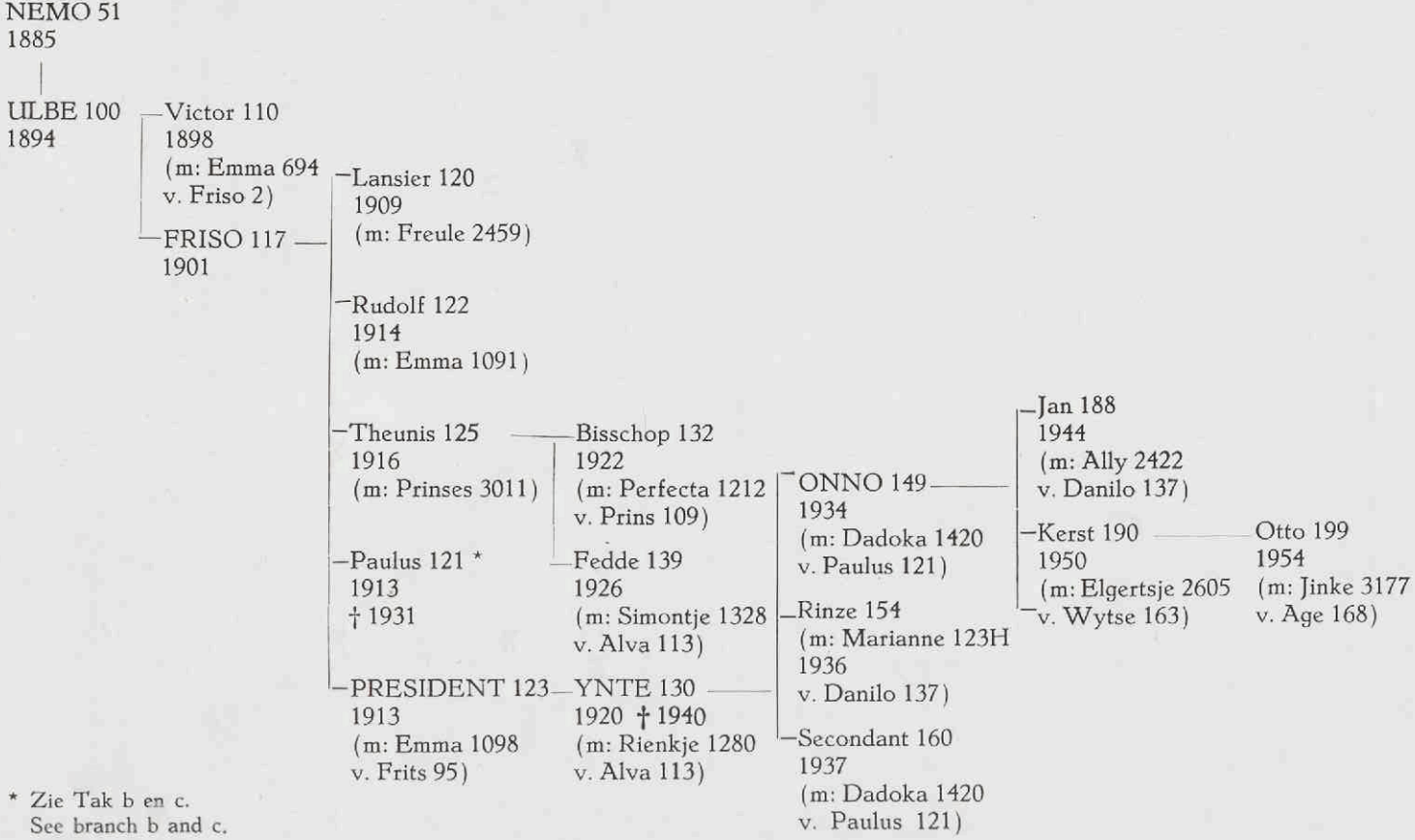
5.5.2. DE ULBE 100 – FRISO 117 LIJN

a. TAK PRESIDENT 123 – YNTE 130

Ulbe 100 was een vrij sierlijk tuigpaard met vrij veel actie maar met iets fijne benen. Hij werd in 1897 in het stamboek opgenomen en dekte het jaar daarop reeds 130 merriën. Hij stond bij F. van der Zee te Dronrijp, maar werd in 1906 voor *f* 375,– verkocht aan Jepkema te Roordahuyzen en stond daarna nog bij Sj. Asma te Heeg tot 1911. Ulbe werd in 1905 preferent op zijn geprimeerde afstammelingen, waaronder een 9-tal zoons. Van zijn opgenomen zoons zette alleen Friso 117 van G. de Jong te Lievevrouweparochie, en later staande bij Galema te Kimswerd, de lijn voort.

5.5.2. DE ULBE 100 – FRISO 117 LIJN
5.5.2. Sire Line ULBE 100 – FRISO 117

a. Tak PRESIDENT 123 – YNTE 130
a. Branch PRESIDENT 123 – YNTE 130



* Zie Tak b en c.
See branch b and c.

TABEL 41

Percentage der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Us Heit 126, met de gemiddelde inteeltgraad

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1928-'33	1,28	0,00	12,50	0,00
1933-'38	9,83	15,38	5,73	9,38
1938-'43	11,43	14,29	1,95	1,56
1943-'48	15,80	23,07	1,80	1,95
1948-'53	42,25	38,46	0,63	0,74
1953-'58	53,03	91,67	0,61	0,51
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1930	1935		
Period	*Mares*	*Sires*	*Mares*	*Sires*
	% inbred		*Coefficient of inbreeding (%)*	

TABLE 41

Percentages of pedigree mares and sires inbred on Us Heit 126 and average intensity of inbreeding

Friso 117 was een flink ontwikkelde maar wat ordinaire hengst (maten: lengte voorbeen 94 cm, omvang pijp 22 cm, borstomvang 200 cm), die bij een schofthoogte van 1,64 m een wat hoogbenige indruk maakte. Hoewel hij nog al wat tekortkomingen had in gangen en model, vooral in voorhand en rug, werd hij vrij intensief benut en dekte in de jaren 1910-'19 gemiddeld 115 merriën per jaar. Hij werd in 1914 preferent verklaard. Van zijn 9 geprimeerde zoons werden er 5 opgenomen; daarnaast 35 dochters. President 123, gefokt door E. van Veenland te Lippenhuyzen, uit een dochter van Frits 95, was eveneens een wat hoogbenige hengst (schofthoogte 1,65 m) met een zeer verheven actie vóór. Hij stond bij J. A. Bouma, maar werd in 1920 afgekeurd op exterieur.

Presidents zoon Ynte 130, uit de preferente Alva-dochter Rienkje 1280, was aanbevolen van 1924-'41 en leverde een aantal voortreffelijke merriën, vaak uit Danilo-dochters, en meestal uit zijn laatste dekjaren. Hierbij speelt echter het feit dat beide hengsten later bij dezelfde eigenaar stonden zeker een rol. Ynte's opgenomen mannelijke afstammelingen hebben geen grote rol gespeeld en de lijn loopt tenslotte dood in de 8e generatie met Otto 199. Behalve Ynte 130, die geheel in het President-Friso-type stond, hebben de representanten uit de Presidenttak maar weinig goed stamboekmateriaal opgeleverd. Hun afstammelingen waren in het algemeen van onvoldoende kwaliteit en hadden niet het gewenste type.

b. TAK PAULUS 121 – VREDESTICHTER 127

Paulus 121, evenals zijn halfbroer Rudolf 122, gefokt door R. van der Wey te Teerns, was aanbevolen van 1917-'31. Hij kan beschouwd worden als de grondlegger van het moderne, diepere type. Door zijn moeder Kiliana 2725 zou hij meer het type van Prins 109 dan dat van Friso 117 vertegenwoordigen. Van Paulus werden 38 dochters en 6 zoons opgenomen. De belangrijkste hiervan zijn Vredestichter 127 en Arend 131, beide gefokt door J. W. Hoogterp te Deersum, uit de preferente Irma 2708 van Aäron 114. Vredestichter stierf vroegtijdig in 1924. Hij liet echter na de beroemde Danilo 137, de hengst die wel de grootste invloed heeft gehad op het ras. Hij is uit een Alva-dochter en dus nauwelijks ingeteeld (F = 0,29 %).

Als 3-jarige aangekocht door J. A. Bouma te Oudeschoot, was Danilo aanbevolen van 1927-'49 en hij werd in 1934 preferent verklaard op zijn afstammelingen. Zijn productie omvat 674 geregistreerde veulens, 236 opgenomen dochters en 8 goedgekeurde zoons. De sterke uitbreiding van de Paulus-Vredestichtertak komt vooral op rekening van de zware Danilo-zoon Obscurant 150, in 1934 geboren uit de preferente Alva-dochter Simontje 1328 van J. J. de Vries te Ypecolsga, die uit dezelfde merrie nog de hengsten Fedde 139 en Nicolson 146 fokte. Simontje is uit de stammoeder Prinses 3011, geboren in 1909. In deze stam komt nogal inteelt voor op Alva 113 maar ook op de stammoeder én op Simontje 1328, zoals blijkt uit de stambomen van de best fokkende Bouk 2262 Pref. A (fig. 9) en van Othellie 4260 (fig. 10). De productie van Obscurant, die op Alva en op Graaf Adolf is ingeteeld (F = 6,40 %), omvat 389 geregistreerde veulens, 154 opgenomen dochters en 10 goedgekeurde zoons. Hij was aanbevolen van 1937-'44 en werd in 1943 preferent verklaard.

Tabel 42 en 43 geven een overzicht van de invloed van Danilo en Obscurant. Vooral bij de merriën is de inteeltgraad nog vrij hoog in de laatste periode. Inteelt op Danilo treedt voor het eerst op in 1936, inteelt op Obscurant in 1947. Dit is vrij snel: voor beide hengsten binnen ongeveer anderhalve generatie.

Van de afstammelingen van Obscurant 150 zijn van belang: Aize 170, Bouke 174, Eelke 183, en op de 2de plaats Auke 171, Doede 178 en Eldert 180. Aize 170 werd in 1942 geboren bij J. K. Tromp te Harich, uit de preferente Gepke 1463 van Cremer 136, en is dus ook ingeteeld op Alva 113 (F = 3,50%). Hij was aanbevolen van 1946-'65 en werd in 1956 preferent verklaard. Van zijn 5 opgenomen zoons traden slechts op de voorgrond: Gabe 221 en de sterk op zijn vader ingeteelde Yke 206 (uit de paring vader × kleindochter, F = 19,42 %). Bouke 174 is uit de bekende en preferente Lientje 1535, en daardoor ingeteeld op de reeds eerder genoemde stammoeder Prinses 3011. Hij was aanbevolen van 1946-'64 en werd in 1962 preferent verklaard.

Eelke 183 was aanbevolen van 1949-'64. Zijn moeder is de vele malen bekroonde en preferente Klavervrouw 1505 uit de Koosje 1233-stam. Eelke blijkt de belangrijkste voortzetter te zijn van de Obscurantlijn en wel door zijn zoon Ritske 202. Deze beste hengst met zijn enorme gangen is uit de preferente Brecht 2302 (stam Emma 21H) en hij vertoont slechts inteelt op Ynte 130 en Danilo 137 (F = 6,76 %). Aanbevolen sinds 1958 en staande bij J. A. Bouma te Oudeschoot, werden van hem reeds 8 zonen opgenomen. Ritske geeft zeer edele afstammelingen met beste bewegingen. Van zijn zoons vielen tot nu toe

5.5.2. DE ULBE 100 – FRISO 117 LIJN
5.5.2. Sire Line ULBE 100 – FRISO 117
b. Tak PAULUS 121 – VREDESTICHTER 127
b. Branch PAULUS 121 – VREDESTICHTER 127

Nemo 51
Ulbe 100
Friso 117
PAULUS 121
1913
(m: Kiliana 2725
v. Prins 109)

VREDESTICHTER 127
1918
(m: Irma 2708
v. Aäron 114)

Bart 133
1922
(m: Rienkje 1280
v. Alva 113)

DANILO 137
1924 † 1948
(m: Olga 54H
v. Alva 113)

Louw 142
1931
(m: Ulkje 1339
v. Prins 109)

Nicolson 146
1933
(m: Simontje 1328
v. Alva 113)

Orleans 148
1934
(m: Gerbrigje 1464
v. Us Heit 126)

OBSCURANT 150
1934
(m: Simontje 1328
v. Alva 113)

Petrus 152
1935
(m: Dorothy 1427
v. Us Heit 126)

Rouke 155
1936
(m: Manda 1561
v. Arend 131)

STOFFEL 157
1937
(m: Lep 1529
v. Arend 131)

YNSE 164
1941
(m: Poai 1732
v. Cremer 136)

ATE 209
1958
(m: Koopke 3717
v. Eelke 183)

Yme 165
1941
(m: Polly 156H
v. Paulus 121)

Bokke 177
1943
(m: Stedina 1726
v. Mengelberg 145)

Epke 182
1945
(m: Rozana 1685
v. Mengelberg 145)

EELKE 183
1945
(m: Klavervrouw 1505
v. Cremer 136)

DOEDE 178
1944
(m: Sypke 1765
v. Marius 144)

ELDERT 180
1945
(m: Martha 1560
v. Arend 131)

BOUKE 174
1943
(m: Lientje 1535
v. Elius 138)

Evert 179
1945
(m: Tabba 1800
v. Nammele 147)

Wouter 162
1940
(m: Oetsche 1598
v. Knjilles 141)

Abe 169
1942
(m: Kitty 1509
v. Us Heit 126)

AIZE 170
1942
(m: Gepke 1463
v. Cremer 136)

Auke 171
1942
(m: Stedina 1726
v. Mengelberg 145)

Binne 173
1943
(m: Martha 1560
v. Arend 131)

Gosse 185
1947
(m: Bouk 2262
v. Obscurant 150)

Metske 195
1952
(m: Feikje 2647
v. Onno 149)

Tabe 203
1956
(m: Hermina 3066
v. Nammele 147)

YKE 206
1957
(m: Martsje 3812
v. Stoffel 157)

Gauke-Lientje 224
1961
(m: Nienke-Lientje 4067
v. Ewold 181)

Gabe 221
1961
(m: Hermina 3066
v. Nammele 147)

NANNE 197
1953
(m: Hartsje 3111
v. Auke 171)

Drewes 213
1959
(m: Makke 3815
v. Ewold 181)

Evert 216
1960
(m: Minkje 3644
v. Beint 175)

Hindrik 222
1961
(m: Tina 4240
v. Age 168)

Fedde 219
1960
(m: Peddy 3980
v. Jippe 189)

Meine 230
1964
(m: Corina 4839
v. Ritske 202)

Ljibbe 191
1951
(m: Tango 1833
v. Danilo 137)

Meint 196
1952
(m: Timmel 1787
v. Ynte 130)

OENE 201
1954
(m: Timmel 1787
v. Ynte 130)

Noldus 198
1953
(m: Brecht 2302
v. Tiemen 159)

Bindert 210
1958
(m: Nicola 3838
v. Aize 170)

Alwin 211
1958
(m: Mentha 3753
v. Aize 170)

Boate 212
1958
(m: Henny 3181
v. Aize 170)

RITSKE 202

Douwe 214
1959
(m: Ganneke 2818
v. Auke 171)

DURK 215
1959
(m: Menka 3711
v. Bouke 174)

Kasper 229
1963
(m: Tina 4240
v. Age 168)

Fokke 217
1960
(m: Richt 4203
v. Geert 184)

Freark 218
1960
(m: Typies 4521
v. Meint 196)

HOTSE 223
1961
(m: Noira 3903
v. Bouke 174)

Jetse 225
1961
(m: Katriena 3393
v. Auke 171)

Klaes 228
1963
(m: Rozwita 4204
v. Nammele 147)

Kaey 227
1963
(m: Sipkjen 4168
v. Geert 184)

Maurits Abe 231
1964
(m: Fidela 4968
v. Bouke 174)

Fig. 9. Stamboom van Bouk 2262, geboren 1943 (F = 12,23 %)

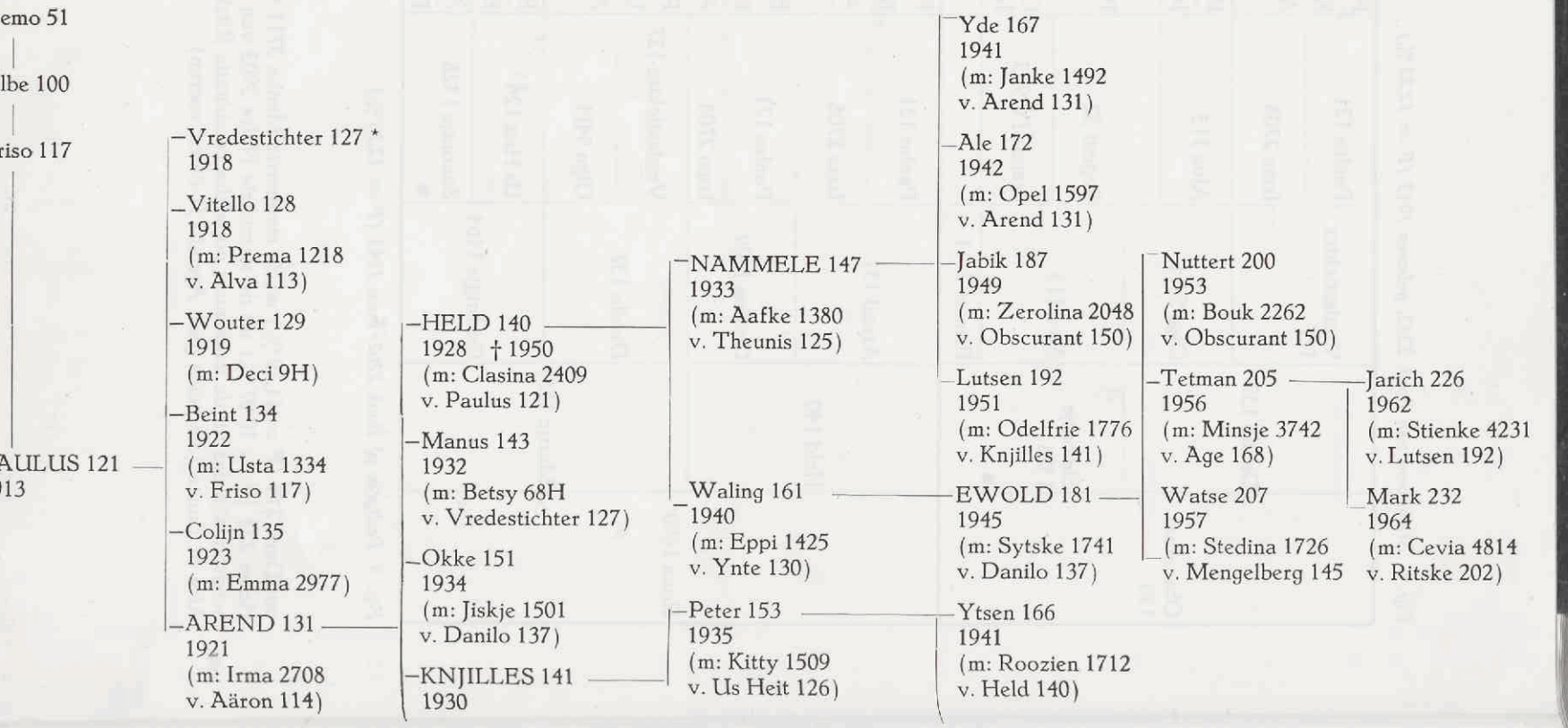
Obscurant 150	Danilo 137	Vredestichter 127	Paulus 121	Friso 117
				Kiliana 2725
			Irma 2708	Aäron 114
		Olga 54H	Alva 113	Regent 32
				Jeanne IV 953
	Simontje 1328 ●	Alva 113	Regent 32	Prins Hendrik 24
			Jeanne IV 953	Graaf Adolf 21 Jeanne 6B
		Prinses 3011		
Rona 1690	Held 140	Arend 131	Paulus 121	Friso 117
				Kiliana 2725
			Irma 2708	Aäron 114
		Clasina 1409	Paulus 121	Friso 117
				Kiliana 2725
			Irma 2708	Aäron 114
	Martje 1562	Danilo 137	Vredestichter 127	Paulus 121
				Irma 2708
			Olga 54H	Alva 113
		Gerbrigje 1464	Us Heit 126	Prins 109
				Flora 1162
			Simontje 1328 ●	Alva 113
				Prinses 3011

Fig. 9. Pedigree of Bouk 2262, born 1943 (F = 12,23 %)

op: Durk 215 (F = 11,79 %) uit de stermerrie Menka 3711 van Bouke 174 en Hotse 223 (F = 10,07 %) uit de stermerrie Noira 3903 van Bouke 174. Beide hengsten zijn dus uit de momenteel populaire combinatie Ritske × dochter van Aize of Bouke (die beide geen Arend 131-bloed voeren).

5.2. DE ULBE 100 – FRISO 117 LIJN
5.2. Sire Line ULBE 100 – FRISO 117

Tak PAULUS 121 – AREND 131
Branch PAULUS 121 – AREND 131



Zie Tak b.
See branch b.

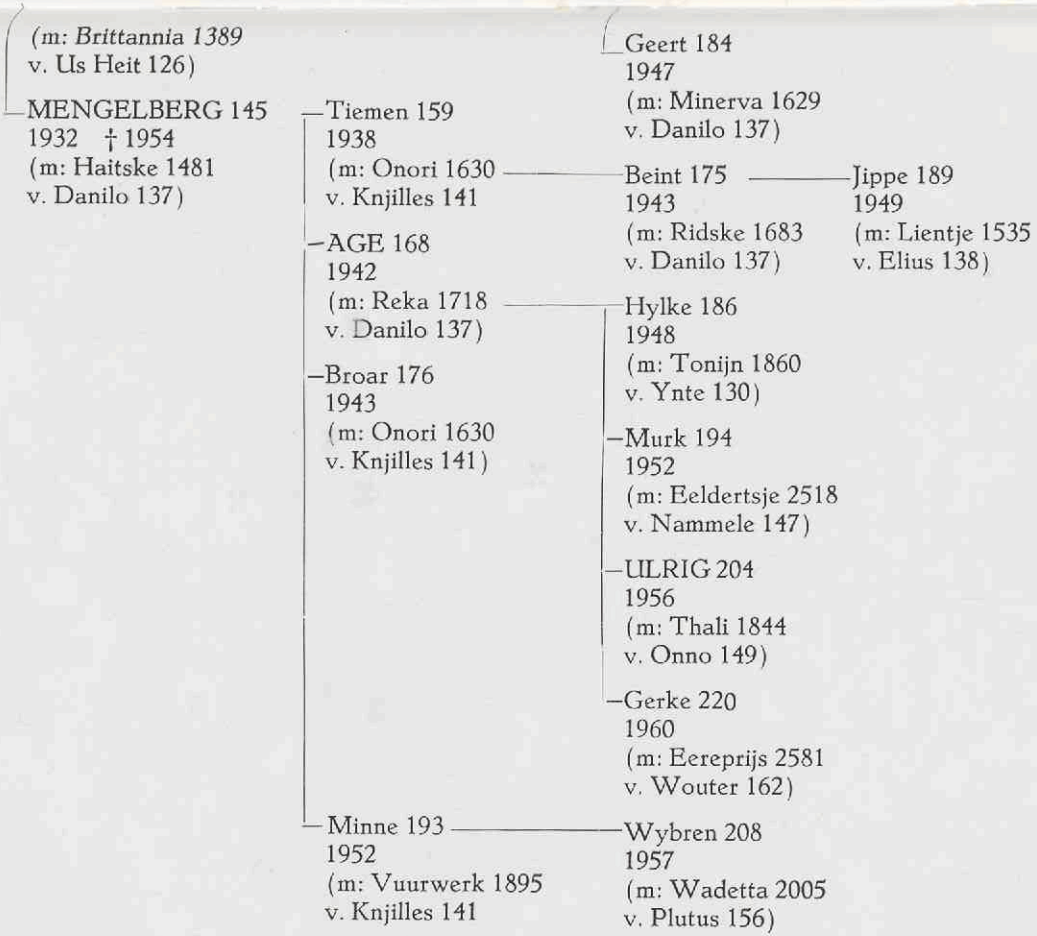


Fig. 10. Stamboom van Othellie 4260, geboren 1954 (F = 22,32 %)

Gosse 185	Aize 170	Obscurant 150	Danilo 137	Vredestichter 127
				Olga 54H
			Simontje 1328 ●	Alva 113
				Prinses 3011
		Gepke 1463	Cremer 136	Us Heit 126
				Maagd 1193
			Prissila 1208	Friso 117
				Emma 2714
	Bouk 2262	Obscurant 150	Danilo 137	Vredestichter 127
				Olga 54H
			Simontje 1328 ●	Alva 113
				Prinses 3011
		Rona 1690	Held 140	Arend 131
				Clasina 1409
			Martje 1562	Danilo 137
				Gerbrigje 1464
Gerbrigje II 2886	Aize 170	Obscurant 150	Danilo 137	Vredestichter 127
				Olga 54H
			Simontje 1328 ●	Alva 113
				Prinses 3011
		Gepke 1463	Cremer 136	Us Heit 126
				Maagd 1193
			Prissila 1208	Friso 117 Emma 2714
	Gerbrigje 1464	Us Heit 126	Prins 109	Frits 95
				Pietje 1006
			Flora 1162	Sultan 105
		Simontje 1328 ●	Alva 113	Regent 32
				Jeanne IV 953
			Prinses 3011	

Fig. 10. Pedigree of Othellie 4260, born 1954 (F = 22,32 %)

TABEL 42

Percentages der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Danilo 137, met de gemiddelde inteeltgraad

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1933-'38	2,73	7,70	5,64	12,54
1938-'43	17,14	14,29	5,75	7,84
1943-'48	38,60	30,77	4,70	6,66
1948-'53	76,05	38,46	4,51	3,76
1953-'58	87,88	75,00	3,59	3,26
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1936	1936		
Period	*Mares*	*Sires*	*Coefficient of inbreeding (%)*	
	% inbred		*Mares*	*Sires*

TABLE 42

Percentages of pedigree mares and sires inbred on Danilo 137 and average intensity of inbreeding

TABEL 43

Percentages der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Obscurant 150 met de gemiddelde inteeltgraad

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1943-'48	3,51	7,69	13,30	13,30
1948-'53	7,04	0,00	10,65	0,00
1953-'58	13,64	16,67	7,02	4,99
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1947	1947		
Period	*Mares*	*Sires*	*Coefficient of inbreeding (%)*	
	% inbred		*Mares*	*Sires*

TABLE 43

Percentages of pedigree mares and sires inbred on Obscurant 150 and average intensity of inbreeding

Danilo's zoon Stoffel 157 Pref. A was aanbevolen van 1940-'58. Hij is uit de preferente Arend-dochter Lep 1529 uit Rienkje 1280, en is dus eveneens op Alva 113 ingeteeld (F = 9,77 %). Stoffel gaf vrij veel aftekeningen; zijn veulens hadden in het algemeen te weinig adel, de hengstveulens werden slechts zelden bekroond. Er werden dan ook slechts 3 zoons opgenomen die verder niet veel betekend hebben voor de fokkerij.

De laatste zoon van Danilo: Ynse 164, uit een Cremer-dochter, werd in 1944 opgenomen in het stamboek en was aanbevolen tot 1961. Hij had een goede zoon in Ate 209, in 1958 geboren uit de modelmerrie Koopke 3717 van Eelke 183. In de voorhand herinnerde hij sterk aan Danilo, waarop hij ook was ingeteeld (F = 10,10 %). Ate werd in 1966 uit de fokkerij genomen en verkocht naar het buitenland.

c. TAK PAULUS 121 – AREND 131

De lijn die uitgaat van Vredestichters' volle broer Arend 131, steunt vooral op de hengsten Held 140 en Mengelberg 145, terwijl Knjilles 141 van minder belang is gebleken. Van Arend, die aanbevolen was van 1924-'34 werden slechts 65 dochters opgenomen en 5 zoons. Held 140, een product van volle broer en zuster, en evenals Arend gefokt door J. W. Hoogterp te Deersum, had in zijn model veel van zijn vader en was een goed gestopte en met 1,54 m schofthoogte niet al te grote hengst. Aanbevolen van 1931-'51, werd hij reeds in 1935 preferent verklaard. Uit zijn productie van 293 geregistreerde veulens werden 118 dochters opgenomen en de zoons Nammele 147 en Waling 161.

Nammele 147, aanbevolen van 1937-'57 en in 1949 preferent verklaard, komt van moederskant uit beste familie, namelijk uit de preferente Aafke 1380 van Theunis 125. Nammele liet uitstekend vrouwelijk fokmateriaal na, waaronder de bekende, zeer goed fokkende Eeldertsje 2518 Pref., terwijl zijn 4 zoons geen belangrijke rol hebben gespeeld en het niet tot een opvolger hebben kunnen brengen. Waling 161 liet een beste zoon na in Ewold 181, uit de stermerrie Sytske 1714 uit de bekende Lientje 1535. De lijn wordt voortgezet door zijn kleinzoon Jarich 226, die in 1965 werd goedgekeurd, voornamelijk omdat zijn stamboom vrij is van het overheersende Obscurantbloed (hoewel hij wel op Danilo is ingeteeld, en verder op Held 140 en op Eppi 1425. Zijn directe verwantschap met Danilo bedraagt 26,38 % en met Arend 13,56 %). In 1967 werd verder uit deze lijn aangekeurd de jonge Tetman: Mark 232, uit de modelmerrie Cevia 4814. Mark vertoont een concentratie van Arend-bloed: hij is zowel op Age 168 als op Mengelberg 145 ingeteeld en verder nog op Eppi 1425 en op Ynte 130.

Knjilles 141, in 1930 geboren uit de preferente Brittannia 1389 van Us Heit 126, was aanbevolen van 1933-'43. Hij liet weinig stamboekmateriaal na. In mannelijke lijn is alleen van belang zijn kleinzoon Geert 184, die in 1958 verkocht werd naar Zuid-Afrika.

De zijtak uitgaande van Mengelberg 145 wordt op de eerste plaats gevormd door de lijn Age-Ulrig. Mengelberg zelf, uit de preferente Danilo-dochter Haitske 1481, was aanbevolen van 1935-'55 en werd in 1953 preferent verklaard. Van belang voor de fokkerij is zijn in 1945 opgenomen zoon Age 168 van J. H. Pasma te Akkrum en aldaar praktisch zijn gehele loopbaan ge-

stationeerd geweest. Age is uit de preferente Reka 1718 van Danilo, en van zijn ruim 600 veulens werden 213 dochters opgenomen. Age gaf zeer goede afstammelingen uit luxe merriën. Hij vererfde echter ook zijn niet al te sterk achterbeen, een reden waarschijnlijk waarom er zo weinig mannelijke afstammelingen werden opgenomen. Veelbelovend is echter zijn zoon Ulrig 204, die gefokt is uit de bekende Thali 1844 (stam Koosje 1233) van Onno 149 en dus op Ynte 130 ingeteeld (directe verwantschap met Ynte = 12,50 %), evenals zijn halfbroer Gerke 220, een elegante hengst uit de zeer goede merrie Ereprijs 2581.

Hoewel de belangrijkste representanten van beide lijnen tijdgenoten waren, heeft de Arendtak niet die uitbreiding gekregen die we zien bij de Danilotak. Voornamelijk is dit te wijten aan de kwaliteit der afstammelingen die bij de hengsten uit de Arendtak gemiddeld lager was. Men ziet dan ook in tabel 44 een minder sterke verbreiding van het Arendbloed en een minder intensieve consolidatie hierop, vooral bij de vrouwelijke fokproducten. Bij de hengsten is de inteeltgraad gemiddeld iets hoger dan bij de merriën. Het is echter niet zo dat bij de hengsten gelet werd op een groter aandeel van Arend-bloed in de stamboom.

TABEL 44

Percentages der merriën en hengsten met stamboom, ingeteeld op Arend 131, met de gemiddelde inteeltgraad

Periode	*% ingeteeld*		*Inteeltgraad in %*	
	Merriën	*Hengsten*	*Merriën*	*Hengsten*
1933-'38	1,64	0,00	8,46	0,00
1938-'43	8,57	28,57	4,76	5,55
1943-'48	22,80	23,08	3,21	4,23
1948-'53	39,44	30,77	2,38	3,52
1953-'58	48,48	33,33	1,58	2,28
Inteelt voor het eerst in Inbreeding is first met with in	1935	1938		
Period	*Mares*	*Sires*	*Mares*	*Sires*
	% inbred		*Coefficient of inbreeding (%)*	

TABLE 44

Percentages of pedigree mares and sires inbred on Arend 131 and average intensity of inbreeding

5.5.3. DE VERWANTSCHAP DER HENGSTEN MET HUN STAMVADERS

De onderlinge verwantschap der hengsten zal gemiddeld overeenkomen met die der merriën. Daarnaast is de verwantschap der hengsten met de stam-

vaders van hun lijn afhankelijk van de intensiteit waarmee op deze stamvaders wordt ingeteeld. Hoewel de Danilo- en de Arendtak als afzonderlijke lijnen behandeld werden, hebben ze dezelfde oorsprong, en het was derhalve interessant na te gaan hoe nu de totale verwantschap (volgens formule 2, paragraaf 3.2) van enkele belangrijke representanten was met de stamvader van hun lijn en met de stamvader van de andere lijn. Daar de invloed van Danilo groter is dan die van Arend, zal de verwantschap met Danilo in het algemeen het grootst zijn.

TABEL 45

Totale verwantschap (in %) van hengsten van de Danilo- en Arend-lijn met Danilo 137 en Arend 131 en vice versa

		Inteeltgraad (in %)	*Verwantschapsgraad (in % met)* *Danilo 137*	*Arend 131*
Hengsten der Danilo-lijn Sires of the Danilo line	Danilo 137	0,29		26,04
	Obscurant 150	6,40	54,89	12,93
	Stoffel 157	9,77	57,11	36,72
	Ynse 164	2,65	51,12	14,96
	Aize 170	3,50	31,10	10,92
	Bouke 174	3,27	29,36	9,77
	Ate 209	10,10	38,01	12,82
	Ritske 202	6,76	27,46	20,16
Hengsten der Arend-lijn Sires of the Arend line	Arend 131	1,56	26,04	
	Held 140	25,98	23,40	66,99
	Knjilles 141	4,98	15,24	54,08
	Mengelberg 145	8,25	37,40	56,28
	Nammele 147	3,22	14,53	40,14
	Age 168	10,74	43,52	34,97
	Ewold 181	5,10	33,41	27,27
	Ulrig 204	5,96	26,95	23,44
	Jarich ~~224~~ 226	9,10	33,86	26,98
		Coefficient of inbreeding (in %)	*Arend 131* *Coefficient of relationship (in %) to*	*Danilo 137*

TABLE 45

Relationship (in %) of sires of the Danilo- and Arend line to Danilo 137 and Arend 131 and vice versa

In tabel 45 ziet men dan ook dat de verwantschap van de hengsten uit de Arendlijn met Danilo gemiddeld sterker is dan de verwantschap van de hengsten uit de Danilolijn met Arend, hetgeen vooral duidelijk is bij de hengsten Age 168, Ewold 181, Ulrig 204 en Jarich 220. De verwantschap van deze hengsten met Danilo is zelfs steeds iets groter dan de verwantschap met Arend,

en zelfs gemiddeld groter dan de verwantschap van de hengsten Ate 209, Aize 170, Bouke 174 en Ritske 202 met Danilo. De gemiddelde verwantschap van alle hengsten met Danilo bedraagt 33,96 % en die met Arend 29,65 %.

Uit het oogpunt van verwantschap, die via een ingewikkeld net van verbindingen tot stand komt, kan men bij de hengsten der jongere generaties niet duidelijk meer spreken van een behoren tot een bepaalde bloedlijn. Veeleer is in dit opzicht de directe verwantschap met contemporaine invloedrijke hengsten belangrijker.

5.6. CONCLUSIE

Samenvattend kan men stellen dat voor de ontwikkeling van het ras ná 1900 de Nemo 51-stam de belangrijkste bloedlijn is geweest. En hierin vooral de Danilo-Obscurantlijn, met op de 2e plaats de lijn uitgaande van Arend 131.

Bij de hengsten blijkt na 1957 vooral de invloed van Obscurant 150 sterk toe te nemen. Van de 18 hengsten, geboren in de jaren 1958-'63 bleken er 10 (55,56 %) op Obscurant te zijn ingeteeld (9 van hen stamden uit een paring van kleinzoon × kleindochter). Op Danilo 137 waren 17 (94,44 %) en op Arend 131 13 (72,22 %) der hengsten ingeteeld. Een verdere analyse van de afstamming van deze hengsten (waarbij alleen de vadersvader- en de moedersvaderkant van de bloedlijnen der ouders werd beschouwd) leerde dat het hier betrof: in 50 % en afstammeling van Danilo × een afstammeling van Danilo, in 44,44 % een afstammeling van Danilo × een afstammeling van Arend, en in 5,55 % een afstamming van Arend × een afstammeling van Arend.

In 1966 waren als dekhengsten aanwezig: van Danilo 1 kleinzoon, 6 achterkleinzoons, 9 achter-achterkleinzoons en 1 achter-achter-achterkleinzoon. Van Arend 2 achterkleinzoons en 1 achter-achter-achterkleinzoon.

Van deze 20 hengsten bleken er verder 18 (90,0 %) ingeteeld te zijn op Danilo, en wel 10 (50,0 %) alleen op Danilo en 8 (40,0 %) tevens op Obscurant. Op Arend bleken 14 (70,0 %) hengsten te zijn ingeteeld.

Van de 18 voor 1968 aanbevolen hengsten was 38,89 % op Danilo alleen en 50,0 % op Danillo én Obscurant ingeteeld. Hoe sterk de concentratie is op de Obscurantlijn moge verder blijken uit het feit dat 14 van de 18 hengsten tot deze lijn behoren en uitsluitend afstammelingen zijn van de 3 Obscurantzonen: Aize 170, Bouke 174 en Eelke 183. De verdeling van de afstammelingen over deze hengsten en bovendien over de belangrijke hengst Ritske 202 is als volgt:

	Obscurant 150	*Aize 170*	*Bouke 174*	*Eelke 183*	*Ritske 202*
Zoons	–	1	2	2	6
Kleinzoons	5	–	2	6	1
Achterkleinzoons	8	–	–	1	–
Achter-achter-kleinzoons	1	–	–	–	–
	14	1	4	9	7

Van de overige 4 hengsten zijn er 2 zoons van Age 168 (Arend-Mengelberglijn) en 2 zoons van Tetman 205 (Arend-Heldlijn). De invloed van Ritske 202

TABEL 46 *Productie der belangrijkste hengsten*

Naam	*Aantal dekjaren*	*Aantal gedekte merriën*	*Aantal opgegeven veulens*	*Opgenomen in het stamboek* Zoons	Dochters
Gr. Adolf 21	11		97	4	22
Regent 32	16		106	6	30
Alva 113	13		99	2	23
Oom 119	5	642	49	0	9
Drenthe 91	10		67	2	18
Sultan 105	11		34	0	8
Aäron 114	6		24	0	5
Frits 95	17		43	3	5
Prins 109	21		92	1	27
Us Heit 126	11	567	125	2	34
Cremer 136	9	721	36	1	19
Elius 138	6	292	39	1	15
Marius 144	12		129	0	46
Plutus 156	6		250	1	70
Ulbe 100	14		31	2	5
Friso 117	14		142	5	35
President 123	3	409	67	1	17
Ynte 130	17	1358	201	3	77
Paulus 121	14	1109	143	6	38
Vredestichter 127	3	177	36	2	12
Danilo 137	22	2283	674	8	236
Obscurant 150	8	1031	389	10	154
Stoffel 157	18	1428	600	3	196
Ynse 164	16	1867	351	1	121
Aize 170	20	1542	735	5	226
Bouke 174	18	1216	492	3	144
Auke 171	8	826	296	0	91
Doede 178	18	563	216	3	60
Eldert 180	8	522	189	0	57
Eelke 183	15	665	297	3	73
Nanne 197 *	12	788	251	1	55
Oene 201	9	451	174	0	37
Noldus 198	5	390	183	3	41
Ritske 202 *	10	1230	564	8	100
Arend 131	10	531	134	5	65
Held 140	20	1070	293	2	118
Knjilles 141	11	894	139	2	43
Mengelberg 145	20	1222	354	4	113
Nammele 147	20	1337	394	4	146
Age 168	20	1609	606	4	213
Lutsen 192	9	521	216	0	40
Ewold 181	13	907	484	3	173
Geert 184	9	648	292	0	88
Beint 175	8	688	297	1	71
Jippe 189	8	753	356	0	94

Name	*Years at stud*	*No. of covered mares*	*No. of foals registered*	*Sons*	*Daughters* *Studbook entered*

* Volgens de stand eind 1967.
Up to 1967 inclusive.

TABLE 46 *Produce of important sires*

is nog niet te overzien. Ritske's zoons echter staan verspreid over het hele fokgebied en samen met de vader brachten zij ruim 40 % van het totaal aantal in 1968 gedekte merriën op hun naam.

Een overzicht, tenslotte, van de dekloopbaan, aantal veulens en aantal opgenomen afstammelingen van de belangrijkste hengsten der verschillende lijnen wordt gegeven in tabel 46. De gegevens over Nanne 197 en Ritske 202 zijn nog niet afgesloten daar deze hengsten na 1967 nog ter dekking stonden.

Samenvatting

Uit de stambomen bleek dat alle huidige Friese paarden teruggaan op voorouders die langs mannelijke kant behoren tot 7 bloedlijnen. Hiervan worden besproken de bloedlijnen van Graaf Adolf 21, Prins Hendrik 24, Landszoon 46 en Nemo 51 die een blijvende invloed hebben gehad op het ras. Behalve de lijnen van Prins Hendrik 24 en Nemo 51, waren alle andere lijnen reeds uitgestorven in mannelijke lijn vóór 1900.

Van de belangrijkste representanten van iedere lijn werd de invloed op het ras nagegaan door berekening van het percentage dieren dat in de verschillende perioden tussen 1918 en 1958 op hen was ingeteeld, terwijl tevens de sterkte van deze inteelt werd aangegeven (tabel 36-44). Van alle besproken bloedlijnen worden stamtabellen gegeven.

De belangrijkste bloedlijn ná 1900 blijkt die van Nemo 51, waartoe alle hengsten geboren ná 1915 behoren. Op Nemo zelf bleken alle fokdieren, geboren vanaf 1938, te zijn ingeteeld (tabel 39). Een korte beschrijving wordt gegeven van de Frits95-Prins 109 tak en van de Ulbe 100-Friso 117 tak, die verder onderverdeeld kan worden in de zijtakken: President 123-Ynte 130, Paulus 121-Vredestichter 127 en Paulus 121-Arend 131. Tot de Paulus 121-Vredestichter 127-lijn behoort de bekende en invloedrijke hengst Danilo 137, geboren in 1924. Van de merriën, geboren 1953-'58 was 87,88 % op Danilo ingeteeld met een gemiddelde graad van 3,59 %, terwijl op Arend 131 48,48 % was ingeteeld met een gemiddelde graad van 1,58 %. De belangrijkste voortzetting van de Danilolijn gaat via Obscurant 150-Eelke 183-Ritske 202. Van deze laatste hengst, geboren in 1955, werden reeds 8 zoons en 1 kleinzoon opgenomen. Naast Eelke 183 blijken van Obscurants zonen vooral te domineren Aize 170 en Bouke 174. De invloed van Obscurant neemt nog steeds toe: was in de periode 1953-'58 16,67 % der hengsten op Obscurant ingeteeld, in de periode 1958-'63 was dit percentage reeds gestegen tot 55,56 %.

Verder werd nagegaan de verwantschap van enkele belangrijke hengsten van de Danilo- en Arendlijn met hun respectievelijke stamvaders en vice versa (tabel 45). Een overzicht van het aantal dekjaren, aantal opgegeven veulens, aantal opgenomen zoons en dochters van een aantal hengsten uit de verschillende bloedlijnen vindt men in tabel 46.

Summary

Important sire-lines

From 1880-1900 103 sires were registered. These belong to 50 different sire-lines, 9 of which came to some extension. All present day Friesian horses, however, go back to only 7 lines. A detailed review is given of the Graaf Adolf 21, Prins Hendrik 24, Landszoon 46 and Nemo 51 sire-lines, which had a lasting influence on the breed. Except for the Prins Hendrik and Nemo lines, all other sire-lines became extinct in the male line before 1900.

The genetic contribution to the breed of the top sires of every line was measured by the percentages of registered mares and sires inbred on them and by the average intensity of this inbreeding (tables 36-44 inclusive). In addition, of all lines charts of descent are given. (The names of leading sires are printed in capitals.)

For the development of the breed after 1900 the Nemo-line is of sole importance. In fact all registered sires born after 1915 go back to Nemo 51 in straight paternal line. Consolidation on sires of the Nemo line already started in the 1908-'18 period, when the breed passed a bottleneck.

The Nemo 51 line produced 2 chief branches:

1. The Frits 95-Prins 109 line, which influenced the breed in the years 1905-'20, but became extinct after 6 generations.
2. The Ulbe 100-Friso 117 line, again branching in:

a. The President 123-Ynte 130 line, being of minor importance as regards number and quality, although Ynte 130 produced some very good female offspring.

b. The Paulus 121-Vredestichter 127 line, to which belongs the wellknown and popular sire Danilo 137, born in 1924 and at stud from 1927-'49. He left a strong impression on the breed as judged by the fact that 87,88 % of the registered pedigree mares, born 1953-'58, are inbred on him with an average inbreeding of 3,59 % (table 42). Out of 674 registered offspring of Danilo 137,236 daughters and 8 sons have been entered in the studbooks. In 1934 he got the predicate of preference (i.e. preferable on outstanding quality of offspring). His best son, the stocky built Obscurant 150, still holds a strong position (table 43), as 14 out of 18 sires at stud in 1968 are lineal descendants. Of his 10 registered sons especially Aize 170, Bouke 174 and Eelke 183 have an increasing influence on the breed. The first two of them also got the P-predicate, while Eelke 183 is the father of another top sire of this line: Ritske 202. His elegant and proud carriage and his brilliant and impressive action make him one of the most popular sires today. He is still at stud in 1968 together with 6 sons and 1 grandson.

c. The Paulus 121-Arend 131 line. Descending from Arend 131, full brother to Vredestichter 127 (Danilo's sire), this line mainly relies on the 2 P-predicate sires Held 140 and Mengelberg 145. Being a contemporary of Danilo, Arend, standing at stud till 1934 only, was not so popular, because of minor quality of his get, and his influence is not so strong as Danilo's, as only 48,43 % of the registered mares, born in the years 1953-'58, are inbred on him with an average inbreeding of 1,58 % (table 44). Held's best son was Nammele 147 and his grandson Ewold 181 is also of some importance. Major influence, however, at the present day is exercised by the line Mengelberg 145-Age 168-Ulrig 204. However, out of 18 sires at stud in 1968, only 2 are descendants of Age 168 and 2 trace back to Held 140 in their paternal line.

In table 46 a review is given of the produce of the most important sires of every line.

The relationship of some important sires of the Danilo and Arend lines to their foundation sires Danilo 137 and Arend 131 and vice versa is shown in table 45. Here again the strong influence of Danilo is apparent, but also the tendency of the lines to be less clearly defined in respect to their foundation ancestor. This may be seen as a consequence of the increase of the inter se relationship in all individuals of the breed.

ALGEMENE SAMENVATTING

In deze studie worden populatie-genetische aspecten nagegaan van de structuur van Nederlands oudste paardenras: het Friese paard. Hierbij waren de stamboeken de belangrijkste bron voor de fokgeschiedenis van het Friese paard ná 1880.

In hoofdstuk 1 wordt aandacht geschonken aan de invloed van het Spaanse paard op het inlands ras in de noordelijke provinciën in de 17de eeuw, en aan historische gegevens over de paardenfokkerij in Friesland. Verder wordt ingegaan op het verloop van de fokkerij na de oprichting van het Stamboek, waarbij de terugdringing van het inlandse ras tot de provincie Friesland, de toenemende populariteit van het bovenlandse paard en de onvoldoende interesse om het Friese paard methodisch te verbeteren, als de belangrijkste oorzaken gezien moeten worden van de sterke depressie in de fokkerij in de jaren 1908-'18.

Hoofdstuk 2 handelt over de kenmerken van het huidige Friese paard, de schofthoogte en over haarkleur en aftekeningen. Aan de hand van de stamboekgegevens werden nagegaan:

1. De gemiddelde schofthoogte voor 3-jarige en oudere merriën en hengsten in de perioden 1880-1900 en 1950-'55. De gemiddelde schofthoogte der merriën bleek praktisch niet veranderd en kan gesteld worden op 1,55 m op 3-jarige leeftijd. De hengsten bleken gemiddeld 2,5 cm groter in de 2de periode als gevolg van selectie, vooral de laatste 10 jaar, op een grotere schoftmaat, die nu gemiddeld ligt op 1,60 m op 3-jarige leeftijd. Na het 3de jaar groeit het Friese paard nog 1,5-2 cm.

2. De erfelijkheidsgraad (h^2) voor schofthoogte, berekend via de regressie (binnen hengsten) van dochters op moeder. Voor h^2 werd een waarde gevonden van 0,61.

3. Haarkleur en aftekeningen. Uit historische gegevens blijkt dat er reeds in het begin van de 19de eeuw een voorkeur bestond voor de zwarte en bruine robe. Een overzicht van de haarkleuren in de perioden 1880-1895 en 1895-1919 laat de toename zien der zwarte robe van 74,97 % tot 93,45 %. In de eerste periode bleek het percentage aftekeningen aan het hoofd reeds opmerkelijk laag: 29,61 % bij de zwarte en 36,20 % bij de bruine haarkleur.

Aan de hand van het signalement van 4300 veulens, geboren in de jaren 1943-'53, werd een gedetailleerd overzicht gemaakt van de voorkomende aftekeningen. Aftekeningen aan het hoofd werden gevonden in 12,68 %, aan de benen in 2,05 %, en gecombineerd aan hoofd en benen in 0,5 %. Aan het hoofd overwegen de kleine aftekeningen. Er werden geen significante verschillen gevonden tussen de frequenties van de verschillende vormen van hoofdaftekening bij hengst- en merrieveulens. Hoofdaftekeningen in totaal kwamen bij de ouders even vaak voor als bij hun veulens. Aan de hand van de gegevens werden zowel de recessieve als de dominante vererving shypothese getoetst volgens een opgesteld populatiemodel, waarbij uitgegaan werd van enkelvoudige erfelijkheid. De resultaten steunen de hypothese der dominante vererving met incomplete penetrantie.

4. De erfelijkheidsgraad voor hoofdaftekening, berekend via de regressie van afstammelingen op oudergemiddelde. Gevonden werd een h^2-waarde van 0,35.

Hoofdstuk 3 geeft de resultaten van een onderzoek naar de inteelt bij het Friese paard. Nagegaan werden:

1. Het gemiddeld generatie-interval voor hengsten en merriën, geboren in de jaren 1918-'58.
2. De gemiddelde inteeltgraad en de inteelttoename per generatie, die verwacht kan worden bij toevalsparing, voor opeenvolgende perioden der jaren 1880-1958.
3. De gemiddelde inteeltgraad van merriën en hengsten, geboren in de jaren 1880-1958, berekend aan de hand van 877 stambomen, deels steekproefsgewijs genomen uit de stamboeken.
4. De gemiddelde verwantschap der merriën onderling, alsmede hun verwantschap met een 4-tal belangrijke voorvaders.

De te verwachten inteeltgraad bij toevalsparing werd geschat op 12,95 % in 1957, de berekende inteeltgraad bedroeg 8,63 %. De grootste inteelttoename per generatie werd gevonden in de periode 1908-'18 en bedroeg 3,05 %. De gemiddelde onderlinge verwantschap der merriën bereikte een waarde van 21,21 % in 1958. De verwantschap met belangrijke voorvaders bleek het grootst bij de hengsten Danilo 137 en Obscurant 150, waarmee de merriën in 1958 respectievelijk 25,40 % en 15,75 % verwant waren.

Bij een onderzoek naar inteeltdepressie werd geen verschil gevonden in vruchtbaarheid (gemeten naar de gemiddelde fokloopbaan en het gemiddeld aantal veulens) bij 2 groepen merriën met een gemiddelde inteeltgraad van respectievelijk 2,77 % en 15,42 %.

Hoofdstuk 4 geeft een analyse van de leeftijdsopbouw van de ouders der steekproefdieren, alsmede van het totale stamboekbestand in een aantal richtjaren. 50 % der fokdieren valt in de leeftijdsklasse van 6-10 jaar.

Van de merriën, geboren in de jaren 1940 en '41 werd de fokloopbaan en het aantal veulens bepaald. De fokloopbaan was gemiddeld 6,3 jaar en het gemiddeld aantal veulens in deze loopbaan 4,4. De gemiddelde dekloopbaan der hengsten bleek 12 jaar te bedragen.

Uitgaande van de stambomen der steekproefmerriën, geboren in de jaren 1918-'58, werd een indeling gemaakt naar een 13-tal voorkomende paringssystemen. Het meest blijken voor te komen de paringen: kleinzoon × kleindochter en kleinzoon × achterkleindochter, in respectievelijk 31,82 % en 27,27 % in de periode 1953-'58.

Het centralisatie-effect in de fokkerij wordt gedemonstreerd aan de hand van het effectief aantal fokhengsten, berekend naar de afstamming van alle merriën, opgenomen in de jaren 1918-'58. Eveneens werd berekend het effectief aantal ouders en grootouders van de in 1966 ter dekking staande hengsten. Aan de hand van deze gegevens kon de inteelttoename per generatie geschat worden op 1,53 %.

In hoofdstuk 5 vindt men een korte bespreking en een overzicht der 4 belangrijkste mannelijke bloedlijnen. Het blijkt dat de fokkerij na 1900 steunt op slechts één bloedlijn: de lijn van Nemo 51, en hierin vooral de tak Danilo 137-Obscurant 150.

Van een 8-tal invloedrijke stamhengsten werd, over de jaren 1918-'58, bepaald:

1. Het aantal op hen ingeteelde merriën en hengsten als percentage van het aantal dieren met stamboom.
2. De gemiddelde inteeltgraad op deze hengsten. Hierbij bleek ook weer de sterke invloed van Danilo 137, waarop, in de periode 1953-'58, 87,88 % der merriën was ingeteeld met een gemiddelde inteeltgraad van 3,59 %.

Van een aantal representanten uit de Danilo- en Arendlijn werd de verwantschap nagegaan met de stamvaders van hun lijn en vice versa. De gemiddelde verwantschap van alle hengsten met Danilo 137 bedroeg 33,96 % en met Arend 131 29,65 %.

MAIN SUMMARY

In this paper some aspects of the structure of the oldest Dutch breed of horses have been analysed. The studbooks formed the main source of data on the breeding history of the Friesian Horse after 1880.

In Chapter 1 attention has been paid to the influence of the Spanish Horse on the indigenous breed in the northern parts of the Netherlands in the 17th century, and to historical facts on horsebreeding in the province of Friesland, especially to the ups and downs of the old breed after the foundation of the Studbook Society in 1879.

Chapter 2 deals with the main characteristics of the present day Friesian Horse, the height at the withers and with coat colour and white markings. From studbook data calculations have been made of:

1. The average height in mares and sires registered in the periods 1880-1900 and 1950-1955. The average height did not change much in mares and can be considered to be 1,55 m at the age of 3 years. Sires, however, showed an increase in height of 2,5 cm, mainly due to selection by the breeder, the average height of 3 year old sires now being 1,60 m. Average growth in mares after the age of 3 was 1,5-2 cm.
2. The heritability (h^2) of the height, computed by intra-sire regression of offspring on dam. h^2 was found to be 0,61.
3. Coat colour and markings. The proportions of coat colours in the years 1880-'95 and 1895-1919 showed an increase of black from 74,97 % to 93,45 %. In the first period face markings per coat colour gave remarkably low values in black and brown coats (29,61 % and 36,20 % respectively).

From the description of 4300 foals, born 1943-'53, face markings were found in only 12,68 % and could be arranged in a series of 6 phenotypes, the greater part of them being small markings. The incidence of leg markings was 2,05 %, of which 0,5 % were combined face-leg markings. No significant differences were found between markings in parents and offspring and in colts and fillies. From the data of all foals and their parents a population model based on the hypothesis of recessive and dominant inheritance of face markings was tested. The results agree best with a hypothesis of dominance with incomplete penetrance. The heritability of face markings, computed by regression of offspring on mean of parents, was found to be 0,35.

In Chapter 3 coefficients of inbreeding and relationship have been computed from a sample of 877 pedigrees. Following determinations have been made:

1. The average generation interval for mares and sires, born in the years 1918-'58.
2. The average degree of inbreeding expected under random mating and the increase of inbreeding per generation, for subsequent periods of the years 1880-1958.
3. The average degree of inbreeding in mares and sires, computed from the sample pedigrees, for the years 1880-1958.
4. The computed inter se relationship of the mares born in the years 1918, 1928, 1938 and 1958, and their direct relationship to some important sires,

showing the strong influence of Danilo 137 and Obscurant 150, to which the mares were related 25,40 % and 15,75 % respectively in 1958.

The expected degree of inbreeding amounted to 12,95 % at the end of 1957, the calculated one 8,63 %. The average degree of inter se relationship was found to be 21,21 % in 1958. The 1908-'18 period showed the greatest increase of inbreeding per generation (3,05 %). As for inbreeding depression, no difference in fertility (as measured by average breeding career and average number of foals) was found in 2 groups of mares with a coefficient of inbreeding of 2,77 % and 15,42 % on average respectively.

Chapter 4 gives an analysis of the age distribution of the parents of the sample mares and sires, and also of the total registered stock in some years. About 50 % of the breeding animals fall in the 6-10 years of age class. From the mares born in 1940-'41 the potential and the real breeding career was determined. The average breeding career of this group was found to be 6,3 years and the average foal number 4,4. The average stud career of sires was 12 years.

In a survey of mating systems (13 headings) it was shown that matings of grandson × granddaughter and grandson × great-granddaughter are most frequent, amounting to 31,82 % and 27,27 % respectively in the period 1953-'58.

The centralization effect in the breed was demonstrated by calculation of the effective number of sires, grandsires, etc. for some generations, using the total number of females registered in the years 1918-'58, and also by calculation of the effective number of parents and grandparents, using the sire group at stud in 1966. The increase of inbreeding per generation computed from these data was estimated as 1,53 %.

In Chapter 5 a detailed review is given of 4 most important sire lines. However, after 1900 the Friesian Horse can be considered as a one-sire line breed. The influence on the breed of 8 important sires in the period 1918-'58 was measured by the percentages of mares and sires inbred on these sires and by the average degrees of inbreeding. The contribution of the famous sire Danilo 137 to the total inbreeding amounted to 3,59 % in the 1953-'58 period, while 87,88 % of the mares had been inbred on him. In the relationship of some sires of the Danilo and Arend lines to their foundations sire and vice versa, the average relationship of all sires to Danilo 137 and Arend 131 was found to be 33,96 % and 29,65 % respectively.

For a summary more in detail you are referred to the summaries at the end of each chapter.

LITERATUUR

BEUKEBOOM J. A./POLITIEK R. D.: De structuur van de zwartbonte rundveefokkerij in K.I.-verband in de gebieden Friesland, Noord-Holland en Drenthe-Overijsel, Veeteelt en Zuivelber. 1965; 8, 505-511.

BIDDELL H.: Heavy Horses, Breeds and Management, London 1910.

BLUNN C. T./HOWELL C. E.: The inheritance of white facial markings in Arabian horses. Journ. Hered. 1936; 27, 293-299.

BRIQUET R. Jr.: Genetica do Pelagem do Cavallo. Instituto do Zoôtechnia, Rio de Janeiro, 1959.

BRITZEL L.: Bekende harddravers. Artikelenserie in Hippos, Weekbl. bel. Paardenf. Groningen, jrg. 1896-'99.

CALDER H.: The role of inbreeding in the development of the Clydesdale breed of horses. Proc. Royal Soc. Edinburgh, 1927; 47, 118-140.

CAMENZIND Th.: Handbuch der Pferdezucht und -Pflege, Bern 1945.

CASTLE W. L.: The genetics of coat colour in horses. Journ. Hered. 1940; 31, 127-128.

CREW F. A. W./BUCHANAN SMITH A. D.: The genetics of the horse. Bibl. Genet. 1930; 6, 123-170.

COTTERMAN C. W.: Estimation of gene frequencies in non-experimental populations. Statistics and Mathematics in Biology, Iowa State University Press, 1954.

DE GROOT TH.: Erfelijke gebreken, een theoretische beschouwing. Tijdschr. Diergen. 1964; 89, 1599-1604.

DREUX PH.: Introduction statistique a la génétique des marques blanches limitées chez le Cheval domestique. Ann. de Genet. 1966; 9, 66-72.

FALCONER D. S.: Introduction to quantitative Genetics. London 1960.

FISCHER R. H.: Statistical methode for research workers. 13de druk, Edinburgh 1958.

FLETCHER J. Lane: A study of the first 50 years of Tenessee Walking Horse breeding. Journ. Hered. 1946; 37, 369-373.

GAZDER P. J.: The genetic history of the Arabian Horse in the USA. Journ. Hered. 1954; 45, 119-123.

GEURTS R.: Het Friese paard. De belangrijkste merriestammen. Leeuwarden 1968.

GOODALL Machin D.: British Native Ponies, London 1964.

GROOTENHUIS G.: Een statistisch onderzoek betreffende de voortplantingsstoornissen bij het paard. Dissertatie, Utrecht 1956.

GROSS H.: Das Ostfriesische Pferd, Hannover 1909.

HOGBEN L.: Introduction to mathematical genetics. New York 1946.

JOHANSSON I./HAMMOND/HARING: Handbuch der Tierzüchtung, Bnd. 2, Haustiergenetiek. Hamburg 1959.

JOHANSSON I.: The organisation of dairy herd improvement under A.I. Tijdschr. Diergen. 1961; 86, 1074-1084.

JONGSMA H.: De paardenfokkerij in Friesland. Leeuwarden 1865.

KEMPTHORNE O./TANDON O. B.: The estimation of heritability by regression of offspring on parent. Biometr. 1953; 9, 90-100.

KIDWELL J.: The number of progeny required to test a male for Heterozygosity for a recessive autosomal gene. Journ. Hered. 1951; 42, 215.
KLEMOLA V.: The pied and splashed white patterns in horses and ponies. Journ. Hered. 1933; 24, 65-69.
KREUZ W.: Die Teel van Perde in die Unie van Suid-Afrika. Pretoria 1957.
KROON H. M.: De fokkerij der landbouwhuisdieren in Nederland. Utrecht 1925.
KROON H. M./PLANK G. M. van der: Enkele sub-letaalfactoren bij huisdieren in Nederland. Tijdschr. Diergen. 1931; 58, 688-694.
LABOUCHERE P.: De geschiedenis van het Belgisch Trekpaard en de invloed van Indigène du Fosteau op de Nederlandse trekpaardfokkerij. Dissertatie, Maastricht 1927.
LERNER I. M.: Population Genetics and Animal Improvement. Cambridge University Press 1950.
LERNER I. M./DONALD H.: Modern developments in Animal Breeding. Academic Press, London/New York 1966.
LE ROY H. L.: Statistische Methoden der Populations-Genetik, Drezden/Stuttgart 1960.
LI C. C.: Population Genetics. Chicage University Press 1955.
LUSH J. L.: Chance as a cause of changes in gene frequency within pure breeds of livestock. Am. Nat. 1946; 80, 318-322.
LUSH J. L.: The Importance of Quantitative Genetics for Animal Breeding. Tijdschr. Diergen. 1964; 89, 1592-1598.
McPHEE H. C./WRIGHT S.: Mendelian analysis of the pure breeds of livestock. Journ. Hered. 1923; 14, 339-348 en 405-422; 1925; 16, 205-215; 1926; 17, 397-401.
MERKENS J.: De vererving der kleuren bij paarden. Tijdschr. Diergen. 1953, 78, 189-215.
MINKEMA D.: De erfelijke basis in de veefokkerij. Zwolle 1966.
MOTLOCH R.: Geschichte und Zucht der Kladruber Race. Wien 1886.
MOTLOCH R.: Studien über Pferdezucht. Hannover 1911.
MUNCKEL H.: Untersuchungen über Farben und Abzeichen des Pferdes und ihre Vererbung. Zeitschr. Tierz. Z. biol. 1929; 16, 1-200.
PEARSON P. B./LUSH J.: A linebreeding program for horsebreeders. Journ. Hered. 1933; 24, 232-245.
PHRYSO: Officieel orgaan van de Kon. Ver. „Het Friesch Paarden-Stamboek". Leeuwarden, jrg. 1950-'65.
PIRCHNER Fr./JOHANSSON I.: Population-Genetik in der Tierzucht. Berlin 1963.
RHOAD A. O./KLEBERG R. J.: The development of a superior family in the modern Quarter Horse. Journ. Hered. 1946; 37, 67-73.
ROBERTSON A.: A numerical description of breed structure. Journ. Agr. Sc. 1953; 43, 334-336.
SALISBURY G. W./BRITTON E.: The inheritance of equine coat colours. Journ. Hered. 1941; 32, 255-260.
SIEBENGA J.: Rapport over het onderzoek naar het voorkomen van steriliteit bij paarden, 1943.
SLOB W.: Het Friese Paard, voorheen en thans. Leeuwarden 1963.

SMITH Buchanan A. D.: Inbreeding in Cattle and Horses. Eug. Rev. 1926; 18, 189-204.
STAMBOEKEN van de Kon. Ver. „Het Friesch Paarden Stamboek", Afl. 1-60, Leeuwarden 1880-1966.
STAMBOEKEN van de Kon. Ver. „Het Drenth's Paarden Stamboek", Afl. 1-10, Assen 1897-1908.
STARING W. C. H.: Maten, Gewichten en Munten. 4de druk, Schoonhoven 1902.
STONAKER H.: A unique Herd of Hereford Cattle. Journ. Hered. 1951. 42, 207.
SCHWARK H. J.: Das Haflinger Pferd, Wittenberg Lutherstadt 1965.
SCHWEISGUT O.: Der Haflinger in Tirol, Innsbruck 1955.
WALTHER A. R.: Die Vererbung unpigmentierter Haare und Hautstellen bei Rind und Pferd. Zeitschr. Ind. Abst. Vererb. 1913; 10, 1-48.
WENTWORTH E. N.: Color inheritance in the Horse. Zeitschr. Ind. Abst. Vererb. 1914; 11, 10-17.
WIENER G.: Livestock improvement and population dynamics. An. Breed. Res. Org. Report, Edinburgh 1963.
WOOD R. H.: On Linebreeding. Journ. Hered. 1916; 7, 53-54.
WRIGHT S.: Systems of Matings. Genet. 1921; 6, 111-178.
WRIGHT S.: Coefficients of inbreeding and relationship. Am. Nat. 1922; 56, 330-338.
WRIGHT S./McPHEE H. C.: An approximate method of calculating coefficients of inbreeding and relationship from livestock pedigrees. Journ. Agr. Res. 1925; 31, 377-383.
WRIGHT S.: Evolution in mendelian populations. Genet. 1931, 16, 97-159.
WRIGHT S.: Genetic principles governing the rate of progress in Livestock breeding Proc. 32nd Ann. Meet. Am. Soc. Anim. Prod. 1939.
YOUNG G. B./PURSER A. F.: Breed structure and genetic analysis of Border Leicester sheep. Anim. Red. 1962; 4, 379-389.
ZORN W.: Pferdezucht, Stuttgart 1952.

CURRICULUM VITAE

Reinier Hubert Joseph Jules Geurts. Geboren te Echt op 26 juni 1929.

Middelbare Schoolopleiding: Bisschoppelijk College te Roermond, afdeling Gymnasium B. September 1950 ingeschreven als student in de Geneeskunde aan de Rijksuniversiteit te Utrecht. Artsexamen 14 november 1958. Assistentschap Interne Geneeskunde (Hoofd Dr. W. Th. Snoek) St. Jozef-Ziekenhuis te Kerkrade januari 1959—november 1961. Basiscursus Sociale Geneeskunde en Gezondheidsleer 1962 Dr. Veeger Instituut te Nijmegen. Sinds 1 november 1961 verbonden aan de Gemeentelijke Geneeskundige en Gezondheidsdienst te Heerlen.

STELLINGEN

I

Een voortdurende controle op de aanwezigheid van antibiotica in levensmiddelen van dierlijke oorsprong is noodzakelijk.

II

De sex-ratio bij zoogdieren wordt mede beïnvloed door immunologische factoren.

III

De zienswijze van W. E. Castle omtrent de haarkleurvererving bij paarden is te simplistisch (Genetics 46, 1961, 1143-1150).

IV

Dierenasyls dienen te worden opgezet als streekasyl.

V

Gezien de inteelt bij het Friese paard moeten foktechnische maatregelen overwogen worden.

VI

Betreffende Rabies biedt de Veewet onvoldoende bescherming van de volksgezondheid.

VII

Het toenemend aantal kleine huisdieren, behorend tot steeds meer diersoorten, vraagt intensievere veterinaire begeleiding, zowel in het belang van het dier zelf, als uit oogpunt van volksgezondheid.

VIII

Het voortbestaan van het Friese paard is mede afhankelijk van een reorganisatie van het Stamboek.

IX

Ter preventie van Rhesus-immunisatie dient de toediening van anti-Rh-immunoglobuline een routinemaatregel te worden.

X

De preventieve bestrijding der infectieziekten dient gelijke tred te houden met het toenemend aantal dier-eenheden per bedrijf.

XI

De huidige radioactieve besmetting van melk en vlees levert geen gevaar op voor de menselijke genetiek.

9 oktober 1969

R. H. J. J. Geurts