

Selectie en genetische variatie in een fokprogramma

In de drie voorgaande artikelen in deze serie zijn achtereenvolgens het fokdoel, de registratie van gegevens en de basisprincipes van de erfelijkheid besproken. In dit laatste artikel wordt het belang van genetische variatie en de selectie van ouderdieren besproken. Twee belangrijke elementen in het fokprogramma van een zeldzaam ras.

Een belangrijk verschil tussen zeldzame en commerciële rassen is het aantal dieren waaruit de populatie bestaat. Zo heb je bij het Holstein Friesian runderras een veel grotere keus wanneer je een stiermoeder zoekt dan bij Brandrode koeien. Wanneer een commercieel fokbedrijf een haan van een zuivere vleesraslijn selecteert, krijgt deze haan veel meer klein- en achterkleinkinderen die vlees produceren dan een haan van het Noord-Hollandse hoen bij een

hobbyfokker. In commerciële rassen kan de scherpte van de selectie veel groter zijn en levert selectie veel meer op dan bij de kleinere zeldzame rassen. Daarom besteden we in deze artikelenserie geen aandacht aan het verspreiden van genetische vooruitgang, aan de opbrengsten van selectie en aan kruisingsschema's, maar juist wel aan de selectie voor behoud van het ras en genetische variatie (genetische diversiteit). Hoewel er niet veel financiële mogelijkhe-

den zijn om te investeren in een fokprogramma voor een zeldzaam ras, kan men ook met weinig geld, mits professioneel aangepakt, positieve resultaten bereiken. De algemene stappen van een fokprogramma zijn weergegeven in figuur 1.

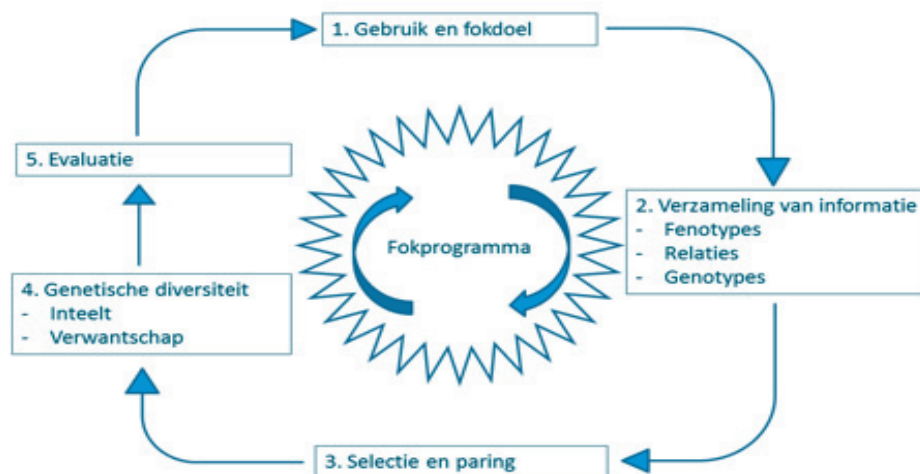
Selecteren

Bij de selectie van ouderdieren is het belangrijk om dieren te selecteren met het oog op het fokdoel. Een goede registratie van kenmerken kan hierbij een belangrijk hulpmiddel zijn en als je een kenmerk wilt veranderen vaak zelfs essentieel. Wanneer vleesproductie het fokdoel is, maken de dieren die snel willen groeien met een goede bespiering meer kans om ouderdier te worden dan langzame groeiers met weinig bespiering. Als de aftekening van de dieren belangrijk is, wordt de aftekening van alle dieren vergeleken met de ideale aftekening. Wanneer er erfelijke gebreken worden geregistreerd in de populatie, dan selecteer je ouderdieren die het erfelijke gebrek niet door kunnen geven.

Erfelijkheidsgraad

In de selectie maken we onderscheid tussen kenmerken die op één gen berusten (enkelvoudig), bijvoorbeeld kleur of erfelijk gebrek, en kenmerken die op veel genen berusten (meervoudig), bijvoorbeeld schofthoogte, groei of vruchtbaarheid. In hoeverre deze kenmerken erfelijk zijn, wordt uitgedrukt in de erfelijkheidsgraad, die varieert van 0 tot 1. Voor schofthoogte is

Figuur 1: Selectie van ouderdieren



verwantschap:

% DNA dat afstamt
van gemeenschappelijke
voorouder tussen twee individuen

ouder-kind	50%
grootouder-kind	25%
overgrootouder-kind	12,5%
volle zus-volle broer	50%
halfbroer-halfzus	25%

inteeft:

% DNA van gemeenschappelijke
voorouder binnen een individu
= 0,5 x verwantschap
van de twee ouders

die meestal hoog: 0,8; voor groei meestal 0,4; en voor vruchtbaarheid laag: 0,1. Dat betekent dat wanneer je selecteert op schofthoogte je snel resultaat ziet in volgende generaties en bij vruchtbaarheid veel langzamer.

Selectieresultaat

Het effect van selectie wordt echter niet alleen bepaald door de erfelijkheidsgraad, maar ook door de verschillen die je tussen de dieren ziet in fenotype (waar te nemen). Daarnaast is de intensiteit van selectie bepalend. In een klein ras worden vrijwel alle vrouwelijke dieren geselecteerd als moederdier voor de volgende generatie. Daar kun je niet scherp selecteren. Bij de manlijke dieren lukt dat wat beter, want daar heb je er op het eerste gezicht minder van nodig. Meet je een selectieresultaat over een periode van tien jaar, dan zie je ook dat het generatie-interval belangrijk is. Bij een paard omvat een periode van tien jaar ongeveer één generatie, terwijl je in die periode bij kippen al tien generaties lang hebt kunnen selecteren. Het resultaat van selectie wordt dus positief beïnvloed door een hogere erfelijkheidsgraad, een scher-

pere selectie, grote verschillen tussen dieren en een korter generatie-interval.

Compensatie

Een fokker wil alleen de beste vader- en moederdieren gebruiken om de volgende generatie te krijgen. Maar ook bij de geselecteerde dieren zijn altijd wel een paar zwakke punten, omdat we op veel kenmerken selecteren. Dat betekent dat er meestal een zogenoemde compensatieparing plaatsvindt: de zwakke punten bij de moeder trachten we te compenseren door een mannelijk dier te vinden die juist op de zwakke punten van de moeder sterk is. Dat is een effectief middel om zwakke punten te overwinnen in de fokkerij op dierniveau.

Inteelt en verwantschap

Een ander belangrijk aspect bij de paring is het voorkomen van inteelt. Wanneer

twee ouderdieren familie van elkaar (dus verwant) zijn, wat in kleine populaties altijd in meer of mindere mate het geval is, zijn hun nakomelingen ingeteeld. In figuur 2 is een extreem voorbeeld van inteelt uitgebeeld: een dochter wordt gedekt door haar vader: vaders en dochters zijn gemiddeld voor 50% aan elkaar verwant. Hun nakomelingen zijn gemiddeld voor 25% ingeteeld.

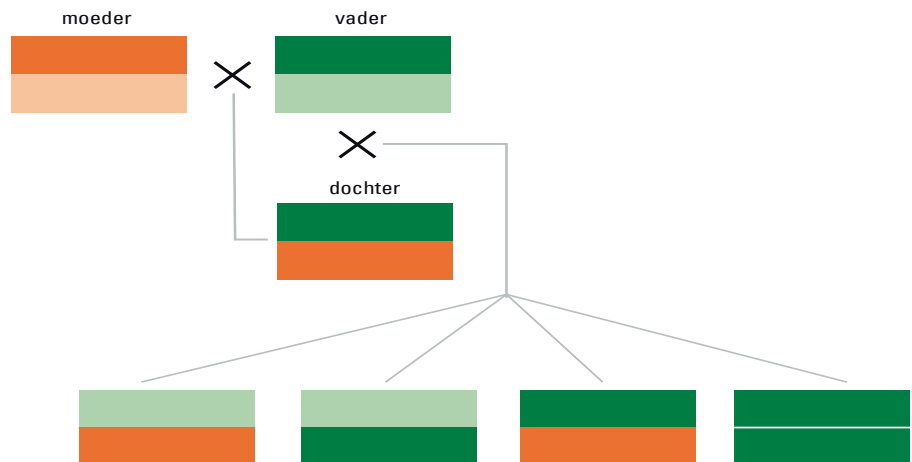
Hoe hoger de verwantschap tussen twee ouderdieren, des te hoger de inteeltcoëfficiënt van hun kinderen. De inteeltcoëfficiënt daarvan is per definitie de helft van de verwantschap van de ouders, oftewel in hoeverre het DNA afkomstig is van een gezamenlijke voorouder.

Inteelt voorkomen

Er zijn twee belangrijke redenen om inteelt zoveel mogelijk te voorkomen:

1) Een sterke inteelttoename leidt bij dieren

Figuur 2: Illustratie van de effecten van inteelt: het roze allele van de moeder komt niet meer voor in haar kleinkinderen en er is 25% kans dat een van die kleinkinderen hetzelfde allele van de vader (donkergroene) tweemaal heeft gekregen



tot inteeltdepressie: geleidelijk aan neemt de ziekteverstand af en de onvruchtbaarheid toe; en

- 2) Ingeeelde dieren hebben meer kans op erfelijke gebreken die tot uiting komen. Wanneer op een bepaalde locus (specifieke plek op het DNA) beide allelen een kopie zijn van hetzelfde allel van een gezamenlijke voorouder (als de ouders familie zijn via die ene voorouder), kan dat problemen veroorzaken wanneer er een 'foutje' in dat allel zat. Ieder dier draagt een aantal erfelijke gebreken in het DNA (zelfs 3-5 letale) waarvan ze zelf geen last hebben omdat ze naast het allel met het 'foutje' een gezond allel hebben. Dit houdt wel in dat bij de keuze van vader- en moederdieren niet alleen moet worden bekeken of ze qua eigenschappen goed bij elkaar passen, maar ook te kijken hoe het staat met hun verwant-

schap. Een vuistregel is dat er in de stamboom van deze ouderdieren in de eerste drie generaties niet dezelfde voorouders voorkomen. Dat maakt dat hun nakomelingen nooit meer dan voor 6,25% ingeelde zijn en een risico van maximaal 6,25% lopen op het lijderschap voor een erfelijke aandoening.

Evaluatie nodig

Voor fokkers is het heel nuttig om regelmatig, bijvoorbeeld jaarlijks, de resultaten van selectie en paring te beoordelen: wat heb ik bereikt en voldoen de dieren die dit jaar geboren zijn aan mijn verwachtingen? Deze evaluatie kan een antwoord geven op de vraag: moet ik volgend jaar anders selecteren en op een andere manier combinaties van ouderdieren maken? Een dergelijke evaluatie is zeker gewenst door de foktechnische commissies van de rasvereniging: is

het ras er in het afgelopen jaar op vooruit gegaan? Op welke punten zijn de jonge dieren beter dan hun ouders? Hebben wij de juiste keuze gemaakt bij het goedkeuren van ouderdieren voor de fokkerij? Het bijhouden van een dergelijke evaluatie in een jaarverslag, kan het werk van de foktechnische commissie voor het volgend seizoen bijsturen: op welke kenmerken gaan wij wat meer nadruk leggen bij het goedkeuren van fokdieren? Maar, met name voor zeldzame rassen, is het zeker zo van belang om na te gaan of de genetische variatie in het ras op peil blijft.

Risicostoplicht

Om te evalueren of de genetische variatie in het ras op peil blijft, is het schatten van de inteelt(toename) en verwantschapsgraad van groot belang. Voor de inteelttoename is er zelfs een algemene inschatting van risico

Figuur 3: risicostoplicht voor inteelt (uit het boek 'Het fokken van rashonden' van Kor Oldenbroek en Jack Windig)

inteelttoename per generatie	risico op problemen	langetermijnverwachting	minimum aantal dekhengsten*
> 1%	 onaanvaardbaar hoog	uitsterven ras door opeenstapeling van erfelijke aandoeningen	< 25
0,5 – 1%	 hoog	erfelijke aandoeningen komen frequent voor	25-50
0,25 – 0,5%	 vrij hoog	erfelijke aandoeningen komen voor	50-100
< 0,25%	 gering	slechts af en toe een erfelijke aandoening	>100

* In het geval van een paardenpopulatie: zie ook pagina 18

op problemen opgesteld (weergegeven in figuur 3). Voor het schatten van deze graadmeters zijn er computerprogramma's die ontwikkeld zijn door onder andere het Centrum voor Genetische Bronnen Nederland. Hoewel voor de meeste rassen een jaarlijkse evaluatie met inteelt- en verwantschapsberekeningen niet haalbaar is, kan aan de hand van de volgende criteria worden bekeken of het ras niet in gevaar dreigt te komen:

- 1) hoeveel vaderdieren zijn er dit jaar ingezet (bij voorkeur meer dan 25!);
- 2) zijn deze vaderdieren evenredig ingezet, met andere woorden heeft elk vaderdier ongeveer evenveel nakomelingen gekregen;
- 3) in hoeverre zijn deze vaderdieren familie van elkaar en nog belangrijker in hoeverre zijn ze familie van de vrouwelijke dieren; en
- 4) hebben wij de fokdieren die een minder voorkomende stamboom hebben ook goed ingezet.

Advies

Een veelvoorkomend advies dat uit deze evaluatie voortkomt is: meer vaderdieren inzetten en ervoor zorgen dat ze niet te veel familie zijn van elkaar. Daarnaast is het raadzaam gericht te zoeken naar vaderdieren die minder dan gemiddeld familie zijn van de vrouwelijke dieren. Op die manier kunnen foktechnische commissies samen met de fokkers het ras gezond houden en zo blijft het mogelijk om inteeltdepressie en het fokken van dieren met erfelijke gebreken te voorkomen. ●

Voorbeeld van populatieonderzoek

Voorals rassen met relatief kleine aantallen dieren, zoals het Groninger paard, lopen het risico dat zich een hoge inteelttoename voordoet. Het is dan zinvol om de invloed van de populatiestructuur op de inteelttoename te onderzoeken. Dat is kortgeleden gedaan door de student Kelly Verhoeven bij het CGN (zie pagina 18).

Kenmerkend voor de Vereniging Het Groninger Paard is dat het stamboek zo ingericht is, dat dieren die nog niet in het stamboek van de vereniging staan kunnen worden toegelaten, waarbij de zogenoemde bloedvoering en exterieurkeuring leidend zijn. Het doel hiervan is de genetische variatie hoog te houden en daarmee de inteelttoename laag. Op dit moment bestaat de populatie uit ongeveer 1.500 dieren met jaarlijks circa vijftig veulens in de verschillende boeken.

Het systeem om ook dieren van buiten het stamboek te kunnen opnemen blijft noodzakelijk voor een duurzaam fokbeleid bij het Groninger paard. Een belangrijke aanbeveling is om voldoende goedgekeurde vaderdieren gelijkmatiger te gebruiken. Ook kunnen relatief laag verwante hengsten uit de genenbank een positieve bijdrage leveren aan de variatie binnen de levende populatie.

Groninger hengst tijdens een keuring



Hans Krudde