

Fokken, hoe doe je dat?

Kor Oldenbroek, CGN (<http://www.wageningenur.nl/nl/Expertises-Dienstverlening/Wettelijke-Onderzoekstaken/Centrum-voor-Genetische-Bronnen-Nederland-1.htm>) en Jinke Hesterman, Levende Have (<http://www.levendehave.nl/>)

Fokkerij

Fokkerij is het verbeteren van de erfelijke aanleg van de dieren in de volgende generatie door de beste dieren uit de huidige generatie te gebruiken als ouderdieren. Wanneer je dat generaties lang systematisch doet, beantwoorden de nakomelingen steeds meer aan jouw doel. Maar in de fokkerij kom je aangename en onaangename verrassingen tegen, omdat bij het doorgeven van de erfelijke aanleg naast een aantal wetmatigheden ook het toeval een rol speelt.

Fokkerij: rekening houden met wetten en toeval

De monnik Gregor Mendel stond aan de wieg van de genetica toen hij 150 jaar geleden beschreef hoe de kleur en de vorm van zaden overerven van ouder op nakomeling. Hij ontdekte ook dat een jonge plant of een jong dier de helft van de erfelijke aanleg van zijn vader en de helft van zijn moeder meekrijgt. Die erfelijke aanleg, ook wel het genotype genoemd, bepaalt hoe een dier eruitziet, zich gedraagt of hoeveel het produceert. Maar dat is ook afhankelijk van het milieu waarin het leeft. Erfelijke aanleg en milieu bepalen samen het fenotype en ook het resultaat van fokkerij. Dat kan voor iedere eigenschap in verschillende mate het geval zijn.

De DNA-code

Watson en Crick ontdekten in 1953 dat de erfelijke aanleg is vastgelegd in de DNA-code. Elke lichaamscel van een dier heeft dezelfde DNA-code. De DNA-code bestaat uit chromosomen in de kern van elke cel. In de gewone lichaamscellen komen ze paarsgewijs voor. Eén chromosoom van elk paar is afkomstig van de vader en één van de moeder. Een stukje DNA op een chromosoom dat verantwoordelijk is voor één eigenschap noemen we een gen. Een gen bestaat uit stukjes DNA. Het is steeds in tweevoud aanwezig. Eén ligt op een stukje chromosoom afkomstig van de vader en één van de moeder. Alle genen samen zorgen ervoor dat een dier de eigenschappen heeft die je kunt zien of kunt meten en die ervoor zorgen dat het leeft, groeit en productief is.

Zaadcel en eicel

In een zaadcel en een eicel zijn de chromosomen enkelvoudig aanwezig. Bij de bevruchting van de eicel vormen de overeenkomstige chromosomen uit de zaadcel en uit de eicel samen een nieuw chromosomenpaar dat vervolgens naar elke celkern van het jong wordt gekopieerd. Bij de vorming van de eicellen en de zaadcellen vinden er een aantal processen plaats, waarbij het toeval een grote rol speelt:

- Er treden kleine foutjes op in de DNA code van een eicel of een zaadcel. Dit noemen we een mutatie. Die kan grote effecten hebben op de eigenschap waar dat stukje DNA code voor verantwoordelijk is.
- Bij de vorming van de zaadcel en de eicel splitsen de chromosomenparen zich in enkelvoudige chromosomen. Maar voordat ze splitsen wisselen ze stukken DNA uit. Dit noemen we overkruising. Zo kan een chromosoom in een zaadcel een mix zijn van DNA-codes van de vader en de moeder van het dier.
- Wanneer de chromosoomparen zich gesplitst hebben, bepaalt het toeval welk chromosoom van een paar naar één bepaalde eicel of zaadcel gaat.

Allelen

Elk gen komt in elke lichaamscel in tweevoud voor. Maar het kan zijn dat het gen van de vader een iets andere DNA-code heeft dan het gen van de moeder. Dan spreken we van twee allelen een verschillend effect hebben op een bepaalde eigenschap. Het allel van de vader geeft bijvoorbeeld een oranje kippenkleur en die van de moeder een witte kippenkleur. Wanneer er sprake is van twee verschillende allelen op één gen - aangeduid met A en a - kunnen zich drie situaties voordoen:

- De combinatie AA: het gen is homozygoot voor het allel A.
- De combinatie Aa: het gen is heterozygoot.
- De combinatie aa: het gen is homozygoot voor het allel a.

Recessief en dominant

Stel dat de grote A staat voor blauwe ogen en de kleine a voor groene ogen. Een dier dat homozygoot is voor AA, heeft dan blauwe ogen en een dier dat homozygoot is voor aa, heeft groene ogen. Maar wat is dan de oogkleur van een heterozygoot Aa dier? Wanneer de werking van de allelen A en a even sterk is, dan is de oogkleur lichtblauw, een mengsel van blauw en groen. Wordt de werking van allel a onderdrukt door de werking van het allel A, dan is de oogkleur blauw. We zeggen in dat geval dat het allel A *dominant* is over het allel a. Alleen de allelcombinatie aa levert dieren met groene ogen op. We zeggen dan dat het allel a *recessief* is ten opzichte van het allel A.

Drie broers, hetzelfde en toch verschillend

Zaad- en eicellen bestaan uit willekeurige combinaties van verschillende chromosomenparen van respectievelijk de vader en de moeder. Dit verklaart dat volle broers en zussen gemiddeld op hun ouders lijken en de erfelijke aanleg van hun ouders hebben, maar door het toeval kunnen ze toch nog veel van elkaar verschillen, omdat ze uit verschillende zaad- en eicellen zijn ontstaan.

Verbeteren erfelijke aanleg heeft tijd nodig

De verschillende soorten boerderijdieren die wij kennen, zijn 10.000 jaar geleden gedomesticeerd. Voor een belangrijk deel gebeurde dit in Centraal en West Azië. Van daaruit zijn de verschillende diersoorten door de mensen over grote afstanden verspreid. Grote groepen van dieren van één soort, populaties, zijn zo gescheiden van elkaar op verschillende plaatsen ontwikkeld en vormden een natuurlijke basis voor het ontstaan van verschillende rassen.

De (gestandaardiseerde) rassen die wij nu kennen zijn niet ouder dan 250 jaar. In het midden van de achttiende eeuw legde Robert Bakewell op een boerderij in Schotland de basis voor het Longhorn rundveeras, het Leicester schapen ras en het Shire paardenras. Hij selecteerde de dieren die zijn ideaal benaderden als ouders voor de volgende generatie en paarde die met elkaar. Dat deed hij generaties lang en zo vormde hij een populatie van verwante dieren die in uiterlijke kenmerken op elkaar leken en dit ook doorgaven aan hun nakomelingen.

Kunstmatige selectie

Nadat Mendel had ontdekt dat een individu de helft van de erfelijke aanleg heeft van de vader en de andere helft van de moeder, is de mens die kennis gaan gebruiken bij het fokken van dieren. Ze selecteerden die manlijke en vrouwelijke dieren die het

beste aan hun ideaal beantwoordden en paarden die met elkaar. Deze kunstmatige selectie vraagt om een sluitende identificatie van de dieren en om een eensluitende registratie van de kenmerken waarvan je de erfelijke aanleg wilt verbeteren. Bij de identificatie van een dier is het ook gewenst om de afstamming vast te leggen, zodat paring van sterk verwante dieren wordt voorkomen. Zo kun je inteelt en de negatieve gevolgen daarvan tegengaan.

Fokdoel

Het verbeteren van de erfelijke aanleg met kunstmatige selectie vraagt bij de meeste diersoorten de nodige tijd. Fokkers moeten van te voren goed nadenken over het fokdoel: een nauwkeurige omschrijving van de kenmerken waarvoor de erfelijke aanleg verbeterd moet worden. Het gaat om kenmerken uit de rasstandaard en om kenmerken die van belang zijn voor het functioneren van het dier. Het fokdoel is richtinggevend voor een fokker of een stamboek. De keuze van het aantal kenmerken in het fokdoel is mede bepalend voor de snelheid waarmee de erfelijke aanleg verbeterd kan worden. Dat gaat trager naarmate je meer kenmerken kiest in het fokdoel.

Selectie op fenotype

Veel kenmerken kun je bij een dier gemakkelijk vaststellen: kleur, lichaamsbouw en gewicht zijn daar voorbeelden van. Andere kenmerken, zoals karakter, zijn niet aan de buitenkant af te lezen. Op basis van hun eigen prestaties kun je dieren selecteren als ouderdier voor de volgende generatie. Maar je kunt ook een aantal generaties terugkijken (selectie op afstamming) of door nakomelingenonderzoek nagaan of een bepaald kenmerk aanwezig is.

Selectie op DNA

In het laboratorium is het tegenwoordig mogelijk verschillen te meten in de samenstelling van het DNA. Een stukje DNA waarin we verschillen kunnen ontdekken noemen we een genetische merker. De verschillende vormen van DNA die we op één plek op het chromosoom tegenkomen, noemen we allelen. Een dier kan homozygoot zijn voor dat allel (het heeft dezelfde merker van de vader en de moeder) of heterozygoot (het heeft van de vader en de moeder een verschillend allel gekregen). In groots opgezette studies zijn verbanden gevonden tussen een bepaald allel en een belangrijke eigenschap van een dier, bijvoorbeeld de snelheid van dravers of de melkproductie van koeien. Met behulp van genetische merkers kunnen we dus direct het genotype van een dier bepalen en daarop selecteren.

Fenotype = genotype + milieu

Elk dier is het "resultaat" van erfelijke factoren en de omgeving waarin het verkeert. Sommige kenmerken, zoals haarkleur en aftekening, worden voor een groot deel door de genen bepaald, andere kenmerken worden sterk door het milieu beïnvloed. Hoe een dier eruit ziet vertelt wel veel, maar lang niet alles over de nakomelingen die het zal voortbrengen.

De leefomgeving van een dier wordt door veel factoren bepaald: het klimaat, de huisvesting, het voer en de ziekteverwekkers die voorkomen. En, zeker niet onbelangrijk, de deskundigheid van de fokker of de houder die op die factoren veel invloed heeft. Zij of hij bepaalt meestal of het dier buiten of binnen loopt, wat het dier kan eten en tegen welke ziekten het dier gevaccineerd wordt. Het uiterlijk van een dier en de prestaties, die we het fenotype noemen, is het resultaat van de erfelijke

aanleg en de leefomgeving die ook wel het milieu genoemd wordt. In formulevorm: fenotype = genotype + milieu. De invloed van het milieu op het fenotype hangt sterk van het kenmerk af. Bij vruchtbaarheid en ziekteverstand is de invloed van het milieu heel groot. Een kenmerk als kleur van huid en haar wordt vrijwel volledig door het genotype bepaald.

Haarkleur: geen invloed van milieu

Een kenmerk van een dier dat vrijwel ongevoelig is voor het milieu is de kleur van huid, haar of veren. Maar dat wil niet zeggen dat het genotype voor de kleur en de kleuraftekening eenvoudig af te leiden is uit het fenotype. Er zijn verschillende genen die de kleur, de verdeling van de kleur over het lichaam en de vorm en grootte van de witte vlekken bepalen.

Het pigment van huid en haar bestaat uit het eiwit melanine dat in twee basisvormen kan voorkomen. De ene vorm leidt tot donkere kleuren: zwart, donkergrijs of chocoladebruin en de andere vorm tot lichte bruin- en roodtinten. Er zijn meerdere genen die de vorm en de hoeveelheid, de dichtheid van melanine, de uiteindelijke kleur bepalen. Er is één gen dat de vorm van het melanine bepaalt. Bij geiten speelt als tweede het Agouti-gen een belangrijke rol, omdat het verantwoordelijk is voor de verdeling en de dichtheid van het melanine. Bij geiten komen maar liefst 21 verschillende kleurpatronen voor. Als derde is het gen bekend dat de verschillende bontpatronen (8!) veroorzaakt. Eén daarvan is het Lakenvelder patroon dat dominant overerft, dat wil zeggen dat je gemakkelijk een lakenvelder aftekening kunt fokken: slechts een van de twee ouders hoeft een laken te hebben. Maar tegelijk is het ook moeilijk, want een Lakenvelder kan ook fokonzuiver zijn voor het laken en bij paring met een Lakenvelder toch een aantal bonte dieren produceren. Vanuit andere diersoorten waar de Lakenvelder aftekening ook voorkomt, weten we dat je het mooiste laken krijgt wanneer je een Lakenvelder kruist met een éénkleurig dier een dier met veel pigment.

Korte termijn effecten van het milieu

Veel hobbyfokkers gaan met hun dieren naar keuringen. Een keurmeester beoordeelt dan in hoeverre een dier overeenkomt met de rasstandaard. De rasstandaard beschrijft het ideale fenotype. Het is richtinggevend voor de fokkerij: het is het fokdoel. In veel organisaties en voor veel fokkers is het oordeel van de keurmeester doorslaggevend of een dier gebruikt kan worden voor de fokkerij. Een goede keurmeester probeert op het moment van keuren vanuit het fenotype het genotype af te leiden, hij of zij probeert te voorspellen hoe de nakomelingen eruit zullen zien, wat de fokwaarde van het dier is. Maar dat valt niet altijd mee. Het ene dier heeft dag en nacht buiten gelopen en het andere wordt bij de eerste regendruppels binnengehaald. Het ene dier heeft van gras moeten leven en het andere is volop bijgevoerd met biks. Het ene dier heeft aan een ziekte geleden en het andere is op tijd gevaccineerd. Het komt nogal eens voor dat niet het dier met de beste erfelijke aanleg kampioen wordt omdat het er op dat moment niet ideaal voorstaat. De winnaar wordt het dier dat er op de keuringsdag het mooiste uitziet, omdat het beter verzorgd of misschien wel opgepept is. Uiteraard is het aan de fokker om te bepalen hoe hij of zij het dier gaat gebruiken in de fokkerij. Naast de keuringsuitslag gebruikt hij ook informatie te verzamelen over (voor)ouders en nakomelingen. Op deze manier schat de fokker in hoe het dier vererft.

De fokwaardeschatting

Het fenotype wordt bepaald door de erfelijke aanleg, het genotype en het milieu waarin een dier gehouden wordt. Het fenotype bestaat bijvoorbeeld uit een meting aan het dier (het gewicht) of een waardering van het exterieur. Vanuit het fenotype wil je in kunnen schatten hoe goed het dier zal zijn als ouder van de volgende generatie. Je wilt de genetische aanleg van het dier weten, de aanleg die doorgegeven wordt aan de nakomelingen. Dat noemen we de fokwaarde. De fokwaarde van een dier kan met wiskundige methoden geschat worden. Bij de fokwaardeschatting worden de effecten van een verschillende voeding, huisvesting, training geëlimineerd, zodat het genotype, de fokwaarde overblijft. En bij de fokwaardeschatting wordt niet alleen het fenotype van het dier betrokken, maar ook dat van alle verwanten die bekend zijn: ouders, broers, zussen, kinderen en kleinkinderen. Op deze manier is de fokwaardeschatting een nauwkeurige maat voor de genetische waarde van een dier en is de beste basis voor selectie.

Als voorbeeld: fokwaardeschatting bij runderen

De meeste runderen die melk en of vlees produceren lopen een deel van het jaar buiten. Het andere deel worden ze in stallen gehouden waarin daglicht en buiten temperatuur nog een grote rol spelen. Dit maakt dat het seizoen, het jaargetijde, door verschillen in temperatuur en daglicht direct invloed kan hebben op de melkproductie en de groei. Runderen worden in de winter gevoerd met geconserveerd ruwvoer: hooi, grassilage en maïssilage. De kwaliteit van dit voer, maar ook van het verse gras in de wei, kan sterk verschillen van het ene jaar op het andere. Deze verschillen tussen jaren in de kwaliteit van het voer hebben ook flinke invloed op melkproductie en groei. Tussen rundveebedrijven zien we tegenwoordig grote verschillen in bedrijfsvoering: bijvoorbeeld al of niet het hele jaar op stal, al of niet beschikken over snijmaïssilage en de hoogte van de "bijvoeding" in de vorm van krachtvoer. Ook deze verschillen zie je terug in melkproductie en in groei. Vanwege de effecten van bedrijfsvoering, jaar en seizoen worden bij de fokwaardeschatting (voor melk en ook voor vleesproductie) de resultaten van de nakomelingen van de stier waarvoor je de fokwaarde wilt schatten, altijd vergeleken met de resultaten van de nakomelingen van de andere stieren die op hetzelfde bedrijf in hetzelfde jaar en in het zelfde seizoen geproduceerd hebben. Dit is een krachtige methode om de effecten van bedrijf, jaar en seizoen uit te schakelen in de fokwaardeschatting.

Genetische vooruitgang

Hoe snel kun je nu een fokdoel bereiken? Dat hangt van veel factoren af.

- Hoeveel verschillen zie je in het kenmerk tussen de ouderdieren die je wilt selecteren? Wanneer je bijvoorbeeld wilt selecteren op hoogtemaat bij paarden zie je veel meer verschillen dan wanneer je wilt selecteren op het aantal veulens per merrie per jaar.
- Hoe groot is de erfelijkheidsgraad? Van de verschillen die je ziet, de uiterlijke kenmerken (fenotype), is maar een deel terug te voeren op verschillen in erfelijke aanleg (genotype). Het milieu heeft op het ene kenmerk een veel groter effect dan op het andere.
- Hoe scherp kun je selecteren? Dit hangt sterk af van de natuurlijke vruchtbaarheid, de diersoort en de kunstmatige voortplantingsmethoden die beschikbaar zijn.
- Het lang is het generatie-interval? Dat is de leeftijd van de ouders waarop de jongen geboren worden, die de volgende generatie vormen. Een merrie werpt pas voor het eerst als ze minimaal drie jaar oud is en dan duurt het meestal

ook nog wel even voordat er een goed merrieveulen geboren wordt, dat de merrie kan vervangen.

Kortom: de erfelijkheidsgraad van een kenmerk en de voortplantingsmogelijkheden van een diersoort bepalen in belangrijke mate in hoeverre een fokker haar of zijn doel snel kan bereiken.

De nauwkeurigheid van de fokwaarde

De nauwkeurigheid van de fokwaarde ligt tussen 0 (onnauwkeurig) en 1 (honderd procent nauwkeurig) en wordt voor een belangrijk deel bepaald door de hoogte van de erfelijkheidsgraad. De verschillen tussen dieren die je ziet, worden dan grotendeels verklaard door de genetische verschillen tussen de dieren. Verder kan informatie van verwante dieren de nauwkeurigheid van de fokwaarde verhogen. Belangrijk is wel dat het nauw verwante dieren zijn (dus vader, moeder, broers, zussen, kinderen). Hoe minder nauw verwant een dier is, hoe minder de prestatie van dat dier wat zegt over de aanleg van het dier waar je de fokwaarde voor wilt schatten. En aantallen verwanten zijn ook belangrijk, zeker bij kenmerken met een lage erfelijkheidsgraad.

Het generatie interval

Geduld is een schone zaak, ook in de fokkerij. Vasthoudendheid is minstens even belangrijk, voor wie een bepaald fokdoel nastreeft. De snelheid waarmee resultaten kunnen worden geboekt, is afhankelijk van veel factoren. Bij kippen lukt het fokkers sneller tot het gewenste resultaat te komen dan bij paarden. Bij pluimvee neemt het bereiken van een bepaald fokdoel ongeveer een jaar in beslag. Bij paarden kan het wel acht jaar duren voordat een veulen voldoet aan de verwachtingen. Schapen en geiten zitten daar zo'n beetje tussenin. Het heeft te maken met het generatie-interval: de gemiddelde leeftijd van de ouders bij de geboorte van hun jongen.

Bij het generatie-interval speelt de voortplanting een belangrijke rol: wanneer kan het eerste jong geboren worden, hoeveel komen er tegelijkertijd ter wereld en hoe vaak per jaar gebeurt dat? De voortplantingsmogelijkheden bepalen ook uit hoeveel jonge dieren je een keuze kunt maken als ouders voor de volgende generatie. Bij een kip zijn er dat er meer dan bij een schaap of paard. In de dierenwereld krijgen de mannetjes bovendien doorgaans veel meer nakomelingen dan de vrouwtjes. Mannetjes kun je dus veel scherper selecteren op gewenste of ongewenste kenmerken dan de vrouwtjes.

Het selectieresultaat

Ren kort generatie-interval, intensief selecteren, een hoge erfelijkheidsgraad van de gewenste kenmerken en duidelijke verschillen tussen de dieren bevorderen de snelheid van het fokresultaat.

Aanpassing door natuurlijke selectie

Darwin ontdekte dat populaties van planten en dieren zich aanpassen aan hun leefomgeving. Dat komt omdat dieren met een erfelijke aanleg die goed aansluit op de leefomgeving langer leven en meer nakomelingen krijgen. Ze krijgen meer nakomelingen dan dieren met een erfelijke aanleg die minder goed past bij het milieu. Dieren met een dikke vacht die goed tegen kou kunnen, overleven gemakkelijker in een koude winter. Dieren met een goede ziekteverstand worden minder ziek bij een uitbraak en leven langer. In hun leven krijgen ze "vanzelf" meer

nakomelingen, die op hun beurt ook weer een betere weerstand hebben. Dit verschijnsel heet natuurlijke selectie. Populaties die al generaties lang in een bepaald gebied voorkomen, passen daar goed. Wanneer je het ras verplaatst naar een gebied met totaal andere leefomstandigheden, dan kan het ras het moeilijk krijgen.

Zo doet de Schotse Hooglander het prima in onze winters, maar in een hete zomer, met hoge temperaturen die het ras nog nooit meegemaakt heeft, krijgt het dier al snel behoefte aan verkoeling en loopt de voeropname en de conditie terug. Een dier past dus niet overal. Een schaap met voorouders die eeuwenlang op goed grasland hebben gelopen, zal het moeilijk krijgen op de heide. Een varkenspopulatie die in Spanje gefokt is, blijft in de zomer in Nederland harder groeien dan een populatie die in Finland gefokt is.

Kruisen

Soms kan het heel lastig zijn om twee kenmerken van een ras tegelijk te verbeteren. Kruisen van rassen die elk uitblinken in één van die kenmerken is dan een optie. Verschillende vormen van kruisingen dienen elk een ander doel. Enkele zijn interessant voor de hobbyfokker:

- Enkelvoudige kruising: twee rassen A en B worden met elkaar gekruist. Met de nakomelingen wordt niet verder gefokt.
- Voortgezette kruising: ras A wordt gepaard met ras B en de nakomelingen (A*B) worden ouderdier voor een volgende generatie. Op deze manier ontstaat een nieuw ras (A*B). Denk bijvoorbeeld aan het Swifter schaap.
- Terugkruising: ras A wordt éénmalig gekruist met ras B. Dit gebeurt vaak omdat ras B een bijzondere eigenschap bezit die ras A mist. De nakomelingen (A*B) worden weer gepaard met ras A en hun nakomelingen ook weer. Het gaat hierbij om het inkruisen van de eigenschap van ras B in ras A.

Het kruisen van rassen moet weldoordacht en beheersbaar gebeuren. In de praktijk zijn kruisingsschema's alleen uitvoerbaar bij een strak management. Bovendien: je kunt uitsluitend kruisen als je zuivere rassen hebt. Je zult dus ook populaties met zuivere rassen moeten onderhouden (behalve bij de voortgezette kruising). En dat is kostbaar.

Kruisen is het overwegen waard als je de goede eigenschappen van twee rassen met elkaar wilt combineren en wanneer dat moeilijk lukt binnen het ras. Bedenk altijd wel dat kruisen onomkeerbaar is. Naast het overbrengen van gewenste eigenschappen van ras B naar ras A kunnen ook ongewenste eigenschappen overgebracht worden. In plaats van ras A te verbeteren, hebben we ras A verslechterd. Je moet dus het risico reduceren dat je eigenschappen inbrengt die je niet wilt. Dit kan met een goed kruising- en selectieplan, waarin je steeds nagaat of gekruiste dieren geen ongewenste eigenschappen bezitten.

Heterosis bij kruising

Sommige fokkers kruisen omdat de nakomelingen van de gekruiste dieren beter presteren dan je dan je op basis van de ouders zou verwachten. Dit effect heet *heterosis*. Het effect van heterosis wordt wel iedere volgende generatie gehalveerd. Heterosis treedt vooral op bij kenmerken met een lage erfelijkheidsgraad: vruchtbaarheid en gezondheidskenmerken. Hoe meer de rassen van elkaar verschillen hoe groter de heterosis. Een kruising tussen een Nederlands Landvarken

en een Chinees varken zal een grotere heterosis geven dan een kruising tussen twee Europese Landrassen.

Lijnenteelt

Aan het begin van elk fokseizoen staat iedere fokker weer voor de keus: welke vader- en moederdieren voldoen het beste aan mijn fokdoel? Welke dieren laat ik met elkaar paren? Die vraag is belangrijk omdat bij het fokken van dieren inteelt kan optreden. Inteelt biedt kansen, maar ook risico's.

Fokkerijorganisaties voor varkens en kippen passen lijnenteelt toe: ze selecteren een groep dieren generaties achter elkaar op een scherp gedefinieerd fokdoel, bijvoorbeeld de productie van mager varkensvlees of het produceren van eieren. We spreken dan van *selectielijnen*. Fokkers die een ideaal dier voor ogen hebben, kunnen gebruik maken van inteelt. Ze zorgen ervoor dat in de stamboom van toekomstige generaties hun ideale dier vaak voorkomt: ze maken *inteeeltlijnen* door familieteelt toe te passen (het paren van familieleden). Het doel is om de eigenschappen van hun ideale dier stevig te verankeren in hun nakomelingen.

Wat is inteelt?

Inteelt is het paren van dieren die aan elkaar verwant zijn: vader x dochter, zoon x moeder of volle broer x volle zus. Maar ook verderop in een stamboom kunnen aan vaders en aan moederskant dezelfde dieren voorkomen en dan is er eveneens sprake van inteelt, al is het in mindere mate.

Inteelt leidt ertoe dat op veel plaatsen op de chromosomen de genen homozygoot worden. Ze hebben een allelenpaar, waarbij het allel afkomstig van de vader gelijk is aan dat van de moeder, omdat het allel van dezelfde voorouder afkomstig is.

Wanneer dat een allel is met een gunstig effect op één of meerdere kenmerken uit het fokdoel, is dat prima. Dan is inteelt een kans om vooruit te komen en een dier te fokken dat fokzuiver is, waarvan je zeker weet welk allel het door zal geven aan zijn of haar nakomelingen.

Maar een ingeteeld dier zal ook homozygoot zijn voor allelen die ongunstige effecten hebben. Dat kan leiden tot inteeltdepressie: bij inteelt zien we nogal eens een afname van gezondheid en vruchtbaarheid. Ingeteelde dieren zijn soms vaker ziek en kunnen zich moeilijker voortplanten. Wanneer nakomelingen homozygoot worden voor allelen met een desastreuus effect, spreken we van een erfelijk gebrek.

Erfelijke gebreken

Bij het fokken van dieren worden voortdurend erfelijke gebreken ontdekt. Dergelijke gebreken kunnen samenhangen met een mutatie tijdens de vorming van een eicel of een zaadcel. De DNA volgorde van een allel is dan veranderd. Wanneer dit veranderde allel dominant is, wordt de nakomeling gehandicapt of dood geboren. Het allel sterft met andere woorden uit.

Maar wanneer het nieuwe allel recessief is, kan het zich breed verspreiden in het ras of de lijn. Het probleem wordt pas zichtbaar bij intelen: dan zal blijken dat een verre voorouder, met vaak heel veel nakomelingen in de populatie, drager was van een erfelijk gebrek. Op dat moment is het allel voor het erfelijk gebrek breed verspreid in de populatie en zijn er veel heterozygote dragers.

Is een dier drager – vast te stellen via DNA-onderzoek – dan is het voor het ras het beste om het dier uit te sluiten van de fokkerij. Fokkers zijn gebaat bij het paren van dieren die geen dragers zijn van erfelijke gebreken. Wie wel dragers van erfelijke gebreken in een populatie gebruikt, vraagt om een stevige ethische discussie.

Kleurvererving

De vererving van kleur van huid en haar of van het verenkleed bij dieren houdt veel hobby dierhouders bezig. Soms omdat de rasstandaard veel eisen stelt, soms omdat ze het boeiend vinden om bewust bijzondere kleurvarianten te fokken. De vererving van de kleuren verschilt tussen de diersoorten omdat er verschillende genen in het spel zijn. Maar ook zijn er overeenkomsten omdat een aantal genen bij meerdere diersoorten lijkt voor te komen en overeenkomstige kleuren en kleurpatronen bij verschillende diersoorten voorkomen. Het is belangrijk om kleur en kleurpatronen te onderscheiden, omdat die op verschillende genen berusten of op het samenspel van een beperkt aantal genen.

De genen betrokken bij de kleurvererving

Bij de zoogdieren komen er twee verschillende soorten pigment voor: eumelanine en phaeomelanine. Eumelaninen is verantwoordelijk voor de kleuren zwart en bruin en phaeomelanine voor bruin, rood en geel.

Het genotype op het "**Extension**" gen bepaalt welke pigmentstof een dier heeft. Het dominante allel E zorgt voor de aanmaak van eumelanine en dat geeft de basiskleur zwart aan de homozygote en heterozygote dieren. De homozygoot recessieve ee zorgt voor de aanmaak van phaeomelanine en dat geeft de basiskleur bruin. Naast deze twee allelen komt er nog een derde allel voor dat verantwoordelijk is voor de wildkleur.

Wanneer het wild allel op het Extension gen homozygoot of heterozygoot in combinatie met e aanwezig is, komt ook het "**Agouti**" gen (ook wel Brindle genoemd) tot expressie. Dit is een voorbeeld dat twee verschillende genen elkaar beïnvloeden en samen verantwoordelijk zijn voor een fenotype. Het Agouti gen levert een systematische en symmetrische zwart en bruin kleuring.

Een derde gen dat belangrijk is voor de kleur is het "**Roan**" gen. Het dominante allel leidt tot het naast elkaar voorkomen van witte en gekleurde haren. Het leidt tot een schimmelachtige kleuring van de dieren.

Het vierde gen is het "**Dilution**" gen. De homozygoot dominante variant verdunt de basiskleur heel sterk en leidt bijvoorbeeld bij dieren met een zwarte basiskleur tot lichtgrijze aftekening. In dat geval geeft de heterozygote variant een donkergrijze aftekening. Bij dieren met de bruine basiskleur

De genen betrokken bij de kleur en aftekening bij zoogdieren

Bij runderen, schapen en geiten kunnen witte vlekken op het haarkleed ontstaan door de loci *Spotting*, *Blaze*, *Belting*, *Colour-sided* en *Brockling*. Spotting leidt tot een bonte aftekening, waarbij de hoeveelheid witte vlekken fors kan variëren. Blaze is een aftekening waarbij er blaren rond de ogen voorkomen. Belting is verantwoordelijk voor de Laken aftekening. Colour-sided leidt tot een wittrik of aalstreep aftekening en Brockling geeft aanleiding tot gekleurde vlekken in een witte aftekening. Bij varkens bepaalt ook het samenspel tussen het "Extension", het "Agouti", het "Roan" en het "Dilution" gen voor een belangrijk deel de kleur. Daarnaast is er nog een gen dat verantwoordelijk is voor een Hereford aftekening en een gen voor een Lakenvelderachtige aftekening. Bijzonder bij het varken is een dominante allel op het "Roan" gen dat verantwoordelijk is voor de volkomen witte varkens die veelal in de intensieve varkenshouderij tegenkomen. Het "Roan" gen bij varkens wordt ook wel het "White" gen genoemd.

Bij de paarden bepalen de allelen op het "Extension" gen of de basiskleur zwart (dominant) of vos (recessief) is. De bruine kleur wordt veroorzaakt door het "Agouti" gen. Het allel voor de bruine kleur is dominant en verdrijft bij zwarte paarden (EE of Ee) de zwarte kleur naar de benen, de manen en de staart. De "Agouti" allelen leiden niet tot een bruine kleur bij de vossen (ee). Bij het paard is het "Roan" gen verantwoordelijk voor de moorkopschimmel of de onveranderlijke schimmel en dat allel is dominant. Deze variant kan bij elke kleur voorkomen en het maakt het lijf van het paard per seizoen anders van kleur, maar de benen en het hoofd houden de oorspronkelijke kleur. Andere genen voor de basiskleur zijn "Dun", "Grey" (schimmel), "Creme" en "Silver" waarbij op alle vier genen een dominant allel de basiskleur beïnvloedt. Daarnaast zijn er nog genen die witpatronen geven: "Pinto", "Sabino" en "Splash".

De genen betrokken bij de kleur en aftekening bij pluimvee

Bij de kippen bestaan heel veel verschillende veerkleuren. Ook hier speelt het "Extension" gen een rol. De wildkleur, afkomstig van het gedomesticeerde kip (het Bankiva hoen), is de patrijskleur. Het gen kent bij de kip heel veel allelen. Het allel voor zwart is ook hier dominant over alle andere allelen. Bij de kip bestaat ook het MI gen dat ook in homozygote vorm een volledig zwarte veerkleur geeft, maar geen zwarte poten zoals bij het Extension-gen. Daarnaast zijn er nog vier genen die het zwart beperken en daarmee een uitbreiding geven van het rood, bruin, geel of goud. Bij de kippen bestaan er ook nog vele soorten veertekeningen die tot stand komen door de combinatie van allelen op een aantal genen. Verder zijn er genen die kleuren verdunnen en is er nog een gen voor wit: waarbij het "wit" allel dominant is. In de westerse wereld bestaat een voorkeur voor de witte veerkleur voor vleeskuikens. Mogelijk omdat wit gezien wordt als een teken van hygiëne. Om diezelfde reden moet het vel van het karkas ook witgekleurd zijn. Bovendien vallen witte stoppels minder op. In de Aziatische landen bestaat juist voorkeur voor donkere karkassen en gekleurde veren, omdat dat een teken is van een meer natuurlijke oorsprong. Een commerciële toepassing van kleurpatronen is het kunnen onderscheiden van het geslacht van eendagskuikens. In de leghennenhouderij hebben we alleen maar hennetjes nodig en zijn de haantjes overbodig. Voor de selectie van eendagskuikens kunnen bepaalde geslachtsgebonden kleur- en veerpatronen gebruikt worden. Dat zijn kleur en veerpatronen waarvan we weten dat het gen op het geslachtschromosoom ligt. Bij de kip heeft de hen één geslachtschromosoom en de haan twee. Eén chromosoom geeft een ander kleur en veerpatroon dan twee chromosomen. Die kleur en veerpatronen vallen dus al te voorspellen in de donskleurpatronen van kuikens.

De rol van de voortplanting

Fokkerij kan niet zonder voortplanting; voortplanting kan niet zonder sturing van de mens. Het moment waarop de mannelijke en vrouwelijke dieren bij elkaar worden gebracht, luistert nogal nauw. Voor de zoogperiode en het spenen gelden bepaalde richtlijnen die voor de hobbymatig gehouden dieren anders uitpakken dan voor de productiedieren.

De selectie van de dieren die de volgende generatie dieren mogen voortbrengen is een belangrijke taak voor de fokkers. Maar dit werk slaagt alleen als de aangewezen dieren zich daadwerkelijk voortplanten: wanneer ze vruchtbaar zijn en het resultaat van de dekkingen of inseminaties gezonde, levende jongen oplevert.

De voortplanting bestaat uit een opeenvolging van gebeurtenissen in het leven van een dier. Het begint al bij de bevruchting: daar wordt bepaald of het embryo zal uitgroeien tot een mannetje of een vrouwtje. Na de geboorte groeit het dier verder uit en komt het in de puberteit: het vrouwtje gaat eicellen produceren en het mannetje spermacellen. De leeftijd waarop dit gebeurt hangt heel sterk van de diersoort af.

De diersoorten vertonen ook een verschillend voortplantingsgedrag en paringspatroon wat gevolgen heeft voor het bepalen van het juiste moment van dekking of inseminatie. Dat moment wordt meestal aangegeven in het aantal uren dat verstreken is na het zien van de eerste bronstverschijnselen. Bij de meeste diersoorten zien we bronstkenmerken, zoals onrustig gedrag, springen en vaak urineren. Ook gaat de bronst gepaard met allerlei geluiden. Hengsten en rammen flemen, ze krullen de bovenlip. Bij varkens schuimbekken en kwijlen de beren. Dat bevordert de berigheid bij de zeug.

Dracht, geboorte en zoogperiode

Wanneer een dekking slaagt, groeien er bij de zoogdieren in de baarmoeder één of meerdere embryo's uit tot jonge dieren die bij de geboorte levensvatbaar zijn. Ook de draagtijd is sterk afhankelijk van de diersoort. Deze wordt sterk bepaald door het volwassen formaat: voor een hond is het ruim 2 maanden en voor een paard 11 maanden. De draagtijd vertoont binnen een diersoort eveneens de nodige variatie. Een week eerder of later werpen dan de gemiddelde draagtijd is heel normaal.

Het verloop van het geboorteproces is voor elke diersoort verschillend. Voor beginnende fokkers is het aan te raden zich hierin verder te verdiepen (geldt ook voor bronst en dekking) en te profiteren van de kennis van ervaren fokkers. Na de geboorte produceren de vrouwelijke zoogdieren melk in hun uier voor hun jongen. Tijdens de zoogperiode, na het spenen van de jongen (waarbij de leeftijd sterk van de diersoort afhangt) gaan de vrouwelijke dieren weer eicellen produceren en kan het proces opnieuw beginnen. Het produceren van jongen vraagt het nodige van het moederdier. Daarom wordt afgeraden jonge dieren al vroeg te laten dekken en zijn er optimale perioden tussen twee opeenvolgende drachten bij de verschillende diersoorten.

Diersoort	Leeftijd puberteit / eerste dekking *)	Bronstverschijnselen en interval tussen eerste bronstverschijnselen en dekking	Draagtijd	Worpgrootte	Speenleeftijd
Rund	5 / 15 maanden	Bespringt koppelgenoten, wordt besprongen en blijft dan staan. 12-24 u na aanvang springgedrag	9 maanden	1	8 maanden

Schaap	5 / 9 maanden	Ooi onrustig; ruig in de wol bij de staart. Urineert in aanwezigheid ram. Ram met dekblok in de herfst continue in koppel	5 maanden	2	3 maanden
Geit	5 / 9 maanden	Geit onrustig. Bok in de herfst bij de koppel	5 maanden	2	3 maanden
Paard	14 / 24 maanden	Merrie onrustig, urineert in aanwezigheid hengst. Dekken in eerste 5 dagen	11 maanden	1	9 maanden
Varken	6 / 9 maanden	Zeug staat voor de beer. 24 u na aanvang en herhalen als de zeug na 48 u nog staat voor de beer	115 dagen	6 tot 10	2 maanden

*) Let op: er is een groot verschil tussen de rassen mogelijk.

Praktische tips rond de voortplanting

De leeftijd bij het begin van de puberteit is een belangrijk moment in de veehouderij, want voordat de puberteit begint moeten de mannetjes van de vrouwtjes gescheiden worden, ook de moeders van hun zonen. Anders is de kans op ongewenst dracht groot, met alle gevolgen van dien: niet uitgegroeide moederdieren die een jong ter wereld moeten brengen, dat ook nog sterk is ingeteeld (zeker bij een moeder-zoon paring).

Wanneer de dieren in de puberteit komen, gaan ze voortplantingsgedrag vertonen. De mannetjes hebben dan bijvoorbeeld de neiging koppelgenoten te bespringen. Bij de meeste diersoorten ligt het moment van de eerste dekking een aantal maanden na het intreden van de puberteit. Dan produceren ze een goede kwaliteit zaad en eicellen en zijn de vrouwelijke dieren bij de geboorte van hun eerste jongen ook goed uitgegroeid. Er is overigens op dit punt een grote variatie tussen rassen. Zo kunnen Lakenvelder kalveren al op een leeftijd van drie maanden vruchtbaar blijken en stierkalveren met vijf maanden.

De diersoorten in de tabel hebben een cyclus van tweeënhalf tot drie weken. Het is erg belangrijk om in de periode van 2,5-3,5 week na de dekking de gedekte dieren te controleren op bronstgedrag. Is de dekking mislukt dan worden ze opnieuw bronstig. Soms worden dieren na langere tijd weer bronstig, omdat het embryo is afgestorven. Bij enkele diersoorten komt schijndracht voor, bijvoorbeeld bij geiten (zie kader).

Bij een aantal diersoorten is de bronst seizoensgebonden: schaap en geit in de herfst, paard in het voorjaar en de zomer. Dit leidt ertoe dat hun jongen in het voorjaar worden geboren en ouders en jongen buiten opgroeien. Bij het houden van

zoogkoeien kan het daarom gunstig zijn ze in de zomer te laten dekken, zodat hun kalveren in het voorjaar geboren worden.

Voortplantingstechnieken

Enkele voortplantingstechnieken kunnen de selectie en dus het bereiken van het fokdoel versnellen. Door *kunstmatige inseminatie* is er een scherpere selectie mogelijk van het aantal vaderdieren dat nodig is voor de volgende generatie. De erfelijke vooruitgang wordt ook nog eens benut in een groot aantal dochters per vaderdier.

Dankzij *superovulatie en embryotransplantatie* kan het generatie-interval worden verkleind door van één moederdier, dat van nature één nakomeling werpt, meerdere nakomelingen te krijgen. Door het afzuigen van eicellen en een speciale kweektechniek voor embryo's kan een koe bijvoorbeeld 15 embryo's per week produceren en kunnen er met behulp van draagmoeders 250 kalveren van een donorkoe per jaar worden geboren.

Met behulp van *klonen* kan een exacte kopie van een gewenst dier worden geproduceerd. In Frankrijk is men erin geslaagd om een kloon te fokken van een ruin die het in de sport uitstekend deed en waarvan men graag veulens wilde fokken. Sinds kort passen enkele runder KI-verenigingen *spermascheiding* toe. Door mannelijke (Y) en vrouwelijk spermacellen (X) van elkaar te scheiden vergroten ze de kans op de geboorte van een vaarskalf. Een boer kan met behulp van deze techniek uit zijn beste koeien vaarskalveren verkrijgen. Deze vaarskalveren zijn zijn melkkoeien voor de toekomst. De minder goede koeien worden geïnsemineerd met een vleesras. De (liefst mannelijke) nakomelingen uit deze kruising worden alleen gebruikt voor de vleesproductie.

Fokken doe je samen

Fokkers bepalen zelf welke moederdieren nakomelingen mogen krijgen en wie de vader wordt. Maar het voortbestaan van een ras hangt af van samenwerking tussen fokkers en de afspraken die ze met elkaar maken. Deel zes in een serie over fokkerij en erfelijkheid.

Als lid van een stamboek of fokkersclub dragen fokkers de gezamenlijke verantwoordelijkheid voor het voortbestaan van een ras. De eerste afspraak die ze met elkaar maken gaat over de rasstandaard: hoe ziet ons ideale dier eruit, wat is het gewenste fenotype? De rasstandaard wordt gebruikt tijdens keuringen om vast te kunnen stellen in hoeverre een dier de juiste raskenmerken heeft en of een dier opgenomen kan worden in het stamboek.

Stamboeken leggen ook de afstamming van de dieren vast. Door dit generaties achtereenvolgend te doen, kunnen er stambomen van de jonge dieren worden afgegeven als een verklaring van raszuiverheid bij verkoop. De meeste stamboeken bepalen dat het jonge dier tot het ras behoort, wanneer er minimaal in twee of drie generaties van de stamboom alle ouderdieren erkend zijn als zuiver ras. Bij de rassen die gebruikt worden voor sport of voedselproductie maken fokkers ook afspraken over het fokdoel: bijvoorbeeld de snelheid bij dravers of de groeisnelheid van een schaap.

Inteelttoename

Bij de vorming van inteeltlijnen is voortdurend selectie nodig. Dat geldt ook voor grote populaties van dieren (rassen) waarin altijd wel sprake is van enige inteelt. Met die selectie wordt getracht de negatieve effecten van inteelt uit te bannen.

Maar wanneer in een inteeltlijn of een ras sterk ingeteeld wordt en de inteelt van

generatie op generatie snel toeneemt, is de mogelijkheid voor selectie op ongewenste kenmerken vrijwel afwezig. Een sterke toename van de inteelt wordt daarom afgeraden en het advies is dan ook om bij de vorming van rassen en lijnen altijd gebruik te maken van een brede basis aan fokdieren. Ook het aantal fokdieren per generatie moet zo groot mogelijk worden gehouden. Een stamboom die zo ver mogelijk teruggaat, is daarbij onontbeerlijk. Hiermee kan het inteeltpercentage van een dier goed worden vastgesteld.

Inteelt beheersen

Een sterke toename van de verwantschap tussen de dieren in een ras leidt tot een sterke toename van inteelt in de volgende generatie(s). Dit gaat vaak gepaard met een afname van de vruchtbaarheid en de gezondheid van de dieren. Sommige dieren worden geboren met afwijkingen of gebreken. Aangeboren gebreken kunnen erfelijk zijn. De toename van de verwantschap is te voorkomen door een brede variatie in de afstamming van de dieren te behouden. In veel rassen van koeien, paarden en honden is de verwantschap sterk toegenomen doordat er in het (recente) verleden een beperkt aantal mannelijke dieren populair was (of goedgekeurd voor de dekdienst) en heel veel nakomelingen kreeg, die vervolgens alle sterk verwant zijn aan die vaderdieren.

Een belangrijke taak voor de stamboekbesturen is ervoor te zorgen dat fokkers bij iedere generatie minimaal 25 verschillende vaderdieren beschikbaar hebben en dat ze alle gelijke kansen krijgen om nakomelingen te produceren. Stamboeken kunnen fokkers dan adviseren welke mannelijke dieren ze het beste kunnen inzetten om inteelt te voorkomen.

Kruisen met een ander ras

Professionele fokkerijorganisaties hebben een fokprogramma waarbij ze heel systematisch te werk gaan om de genetische variatie in hun basislijnen vast te houden. Bij de ontwikkeling van lijnen en kruisingsprogramma maken de fokkers gebruik van een groot deel van de genetische variatie die er binnen de soort bestaat en waar ze zorgvuldig mee omgaan. Zo produceren ze efficiënt hun eindproducten en hebben ze geen last van inteeltproblemen. Integendeel, ze profiteren juist van de positieve kruisingseffecten: van heterosis.

In minder streng gecontroleerde populaties kan door fouten of door toeval de verwantschap tussen de ouderdieren in het ras echter zo groot worden, dat inteelt problemen gaat opleveren: er zijn verschijnselen van inteeltdepressie en veel ouderdieren blijken drager te zijn van erfelijke gebreken. Dan kan het inkruisen van dieren van een ander ras helpen om de verwantschap in een ras te verlagen en daarmee de inteelt(problemen) terug te dringen.

Dit middel is alleen doeltreffend wanneer het planmatig en strikt wordt uitgevoerd. Er is een verwant ras nodig of een ras dat grote gelijkenis vertoont met de eigen rasstandaard. In dat "vreemde" ras wordt een beperkt aantal mannelijke dieren geselecteerd, die bij voorkeur vrij zijn van erfelijke gebreken. Deze "vreemde" mannelijke dieren dekken een beperkt aantal vrouwelijke dieren van het eigen ras. De nakomelingen die het dichtst in de buurt van de rasstandaard komen, worden verder voor de fokkerij benut en teruggekruist met een dier van het eigen ras. Ook de kleinkinderen van de "vreemde" grootvader worden weer beoordeeld op de eigen rasstandaard voordat er mee gefokt mag worden.

Genenbank

Het Centrum Genetische Bronnen Nederland (CGN) in Nederland heeft een genenbank voor dieren. Van de belangrijkste soorten boerderijdieren is sperma ingevroren en opgeslagen. Van een aantal diersoorten (rund en paard) zijn zelfs spermadoses ingevroren van vaderdieren die vijftig jaar geleden leefden. Donatie van erfelijk materiaal van een ras aan een dergelijke diepgevroren genenbank vormt een verzekering tegen onverwachte gebeurtenissen: een ziekte-uitbraak of het verdwijnen van bepaalde foklijnen door toeval. In dergelijke gevallen mag het materiaal uit de genenbank gebruikt worden. Een stamboek dat meewerkt aan de genenbank geeft aan dat het verantwoord omgaat met het voortbestaan van het ras en de genetische variatie in het ras wil veiligstellen.