

Selectie in zuivere lijn leidt niet altijd tot een zuiver resultaat

Tekst: Wim Gorssen & Steven Janssens (KU Leuven) en Jürgen Depuydt & Chris Dhondt (VPF)
Beeld: VPF

Wanneer informatie verzameld wordt via vleesvarkens, zullen deze geslacht worden op een gelijkaardige slachtleeftijd. Tijdens dit slachtproces wordt het vleespercentage nauwkeurig bepaald, bijvoorbeeld via autofom.

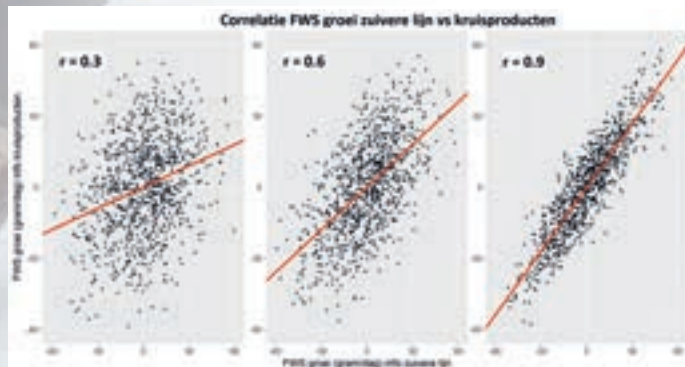
FOCUS

Tot zover de theorie.

Het hoofddoel van dit kruisingsschema is om een (kosten)efficiënt vleesvarken te produceren dat voldoet aan de eisen van de markt. De prestatie van een varken in zuivere lijn is dus van ondergeschikt belang aan de prestatie van zijn gekruiste nakomelingen, de vleesvarkens. Voor de fokkerij is het bijgevolg zaak om de genetica van de drie zuivere rassen aan de basis van dit kruisingsschema optimaal op elkaar af te stemmen. Dit alles in functie van het gekruiste eindproduct, het vleesvarken.

In de praktijk gebruiken de meeste fokkerijbedrijven echter enkel prestatiegegevens van varkens uit zuivere lijn om de genetische waarde van hun fokdieren in te schatten. De reden hiervoor hoeft niet ver gezocht te worden. Bij het fokken van een zuivere lijn, is het relatief goedkoop om alle geboren biggen in deze lijn te scoren voor bepaalde kenmerken. Hierdoor zal voor een fokdier al op relatief jonge leeftijd informatie aanwezig zijn over zijn eigen prestatie en de prestaties van verwanten uit dezelfde zuivere lijn. Het meten van gekruiste nakomelingen is duurder en kost meer tijd, omdat nakomelingen getest moeten worden om een betrouwbare fokwaardeschatting (FWS) te bekomen. Hierdoor stijgt het generatie-interval: de tijdsperiode tussen de geboorte van een fokdier zelf en de geboorte van zijn nakomelingen die ook in aanmerking komen als fokdier.

Wanneer selectie gebeurt op basis van informatie uit zuivere lijn is de aanname dat een varken dat goed presteert in zuivere lijn, zijn goede genen zal doorgeven aan zijn nakomelingen, ook al zijn dit gekruiste vleesvarkens. Simpel gezegd: beren waarvan de nakomelingen het best presteren in zuivere lijn worden verwacht ook het best te presteren in de kruisproducten. De rangschikking van beren naargelang hun FWS zou in



Figuur 1. Weergave van drie verschillende correlaties tussen FWS op basis van info uit zuivere lijn (x-as) of uit kruisproducten (y-as). Ieder punt stelt een fictieve beer voor met zijn FWS via gegevens uit zuivere of gekruiste lijn. De rode lijn komt overeen met de overeenkomende correlatie (symbool r ; linksboven weergegeven). Hieruit blijkt bij een lage correlatie ($r=0,3$) dat beren die goed presteren in zuivere lijn, dit niet per se ook doen in de kruisproducten.

De commerciële varkenshouderij is gericht op het produceren van vleesvarkens. In de praktijk wordt doorgaans de driewegskruising gebruikt om een optimaal eindresultaat te bekomen. De basis van dergelijk kruisingsschema ligt – zoals de naam verradt – bij drie zuivere rassen. Langs moederskant worden twee zuivere zeugenlijnen gekruist om F1-hybrides te produceren. De F1-hybrides dienen als moederlijn van de vleesvarkens. Dit is een eerste kruising die gebeurt met oog op het verhogen van reproductiekenmerken – zoals worpgrootte en melkgift – via het heterosis-effect. Langs vaderskant zorgen de eindberen voor productiekenmerken zoals een goede voederefficiëntie, groei en karkaskwaliteit van het vleesvarken.

dit opzicht dus niet mogen veranderen op basis van de aard van de data: zuivere verwanten vs. gekruiste nakomelingen.

Deze 1 op 1 relatie tussen prestatie in zuivere lijn en kruisproducten blijkt (helaas) niet te bestaan. Om het werkelijke verband te achterhalen, spreekt de statistische genetica over de genetische correlatie tussen prestaties in zuivere lijn (Z) en kruisproducten (K), kortweg r_{ZK} . De r_{ZK} kan berekend worden als de correlatie tussen fokwaardes geschat op basis van info uit zuivere lijn tegenover fokwaardes geschat op basis van info uit kruisproducten. De waarde van r_{ZK} ligt in theorie tussen -1 en 1. Hierbij betekent een waarde van -1 dat de beste genetica in zuivere lijn het slechtst presteert in de kruisproducten. Een r_{ZK} van 0 wijst op het ontbreken van enig verband tussen zuivere lijn en kruisproducten en een r_{ZK} van 1 duidt aan dat de beste genetica in zuivere lijn ook het best zal presteren in de kruisproducten. In figuur 1 wordt het effect van de grootte van deze correlatie visueel voorgesteld via een fictief voorbeeld voor dagelijkse groei. Hoe lager de correlatie, hoe zwakker het verband tussen de prestatie in zuivere lijn en de prestatie in de kruisproducten.

De waarde van r_{ZK} is heel belangrijk voor de fokkerij omdat het de nauwkeurigheid en betrouwbaarheid van selectie bepaalt. Als vuistregel geldt dat het bij een r_{ZK} kleiner dan 0,80 ten zeerste aangewezen is om ook info van kruisproducten te gebruiken om de genetische waarde in te schatten (Wientjes en Calus, 2017). Wordt bij een r_{ZK} kleiner dan 0,80 toch enkel info uit zuivere lijn gebruikt, dan zal de genetische vooruitgang wel aanzienlijk zijn in de zuivere lijn zelf, maar zal deze genetische vooruitgang veel beperkter zijn voor de vleesvarkens.

De r_{ZK} kan gezien worden als correctiefactor voor de betrouwbaarheid van een fokwaardeschatting (FWS). Indien een FWS enkel gebaseerd is op info uit zuivere lijn, moet de betrouwbaarheid van deze FWS vermenigvuldigd worden met correctiefactor r_{ZK} om de betrouwbaarheid van de FWS voor de kruisproducten te kennen. Indien een FWS enkel gebaseerd is op info uit kruisproducten, is geen correctiefactor nodig. **De waarde van r_{ZK} kan je dus interpreteren als het percentage aan informatie over de genetische waarde van een dier dat je verliest als je enkel info uit zuivere lijn gebruikt.** Bij een r_{ZK} van 0,80, zal je dus 20 procent informatie 'verliezen' als je enkel info uit zuivere lijn gebruikt.

Een simpel voorbeeld. Stel: twee beren met eenzelfde, gunstige FWS van 140 voor groei, maar verschillende betrouwbaarheden. Welke beer valt te verkiezen?

- Beer 1: FWS via info uit zuivere lijn met een betrouwbaarheid van 80%
- Beer 2: FWS via info uit kruisproducten met betrouwbaarheid van 70%
- Drie scenario's: (1) $r_{ZK}=0,90$ (2) $r_{ZK}=0,80$ (3) $r_{ZK}=0,70$

• De werkelijke betrouwbaarheid voor de genetische waarde (FWS) van de kruisproducten is:

- Beer 1: (1) $80\% \cdot 0,9 = 72\%$ (2) $80\% \cdot 0,8 = 64\%$ (3) $80\% \cdot 0,7 = 56\%$
- Beer 2: (1,2,3) $70\% \cdot 1,0 = 70\%$

Uit dit voorbeeld blijkt dat bij een r_{ZK} van 0,9 (slechts 10 procent verlies van informatie) beer 1 met enkel info uit zuivere lijn in het voordeel is. Zijn voordeel smelt echter weg bij het lager worden van r_{ZK} , waardoor beer 2 de te verkiezen beer wordt. Voor de fokkerij en de varkenshouders is het dus van zeer groot belang om de waarde van r_{ZK} in te kunnen schatten om de reële betrouwbaarheid van FWS in de kruisproducten te kennen. Merk op dat de inschatting van de fokwaarde van de beren identiek is maar dat het hier gaat over de betrouwbaarheid van die inschattingen.

Hoe komt het nu dat dezelfde beren anders presteren al naargelang ze in zuivere lijn of in een kruising worden ingezet? Met andere woorden, welke mechanismen hebben tot gevolg dat r_{ZK} kleiner is dan 1?

Drie fenomenen liggen aan de oorsprong van een r_{ZK} kleiner dan 1:

- Genotype*omgeving interacties (G*O)
- Genotype*genotype interacties (G*G)
- Verschillen in meetmethode

Genotype*omgeving interacties (G*O)

De voorbije decennia is de algemene bioveiligheid en klimaatbeheersing in de varkensproductie aanzienlijk toegenomen. Fokkerijbedrijven hebben hier echter veel zwaarder op ingezet, om te verzekeren dat hun waardevolle genetica afgeschermd is van mogelijke catastrofes en bovendien optimaal presteert. Denk hierbij aan maatregelen zoals luchtfilters, verplicht douchen voor en na betreden van de stal en het vrijhouden van de stal tegen specifieke pathogenen (SPF). Dit zijn de zogenaamde nucleus-bedrijven. Bovendien worden zuivere varkens in fokkerijbedrijven vaak gehouden in een lagere hokbezetting, worden ze ad libitum gevoerd en individueel opgevolgd.

Dit alles zorgt voor een groot verschil in omgevingsomstandigheden en ziektedruk tussen nucleus en commerciële omstandigheden. Indien selectie gebeurt op basis van data uit zuivere lijn bij bedrijven met een hoge gezondheid en strikte klimaatcontrole, worden genen bevoordeeld die optimaal presteren in deze specifieke omgeving. Hierdoor valt de selectiedruk op bepaalde andere genen weg, zoals tolerantie tegen ziektes en hittestress.

Een mooi voorbeeld hiervan komt uit een wetenschappelijke publicatie van de universiteit van Lleida in Spanje (Abella et al., 2015). In deze studie werd de PRRS-tolerantie bekeken voor twee groepen varkens: een groep met een variant van een gen gelinkt aan verhoogde PRRS-tolerantie en een groep zonder deze variant. Uit deze studie bleek dat in een omgeving met PRRS-druk (commerciële varkenshouderij) de groep met het gen voor PRRS-tolerantie gemiddeld 50-100 g/dag sneller groeiden. In PRRS-vrije omstandigheden (nucleus bedrijven) was deze trend omgekeerd. Varkens zonder het gen voor PRRS-tolerantie groeiden 10-40 gram/dag sneller. Selectie voor een hogere groei op basis van info uit zuivere lijn (PRRS-vrij) zou in dit voorbeeld dus leiden tot nakomelingen die het slechter doen in commerciële omstandigheden!

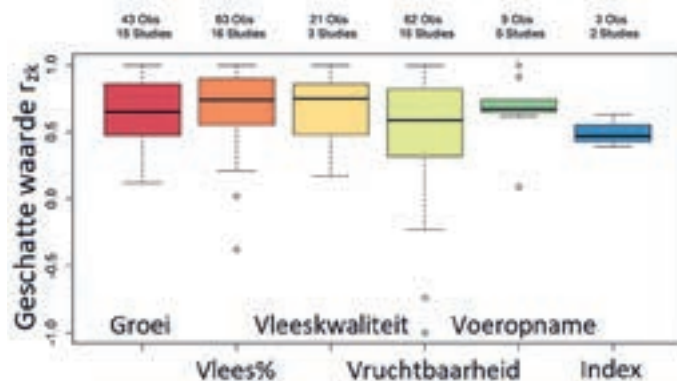
Dit betekent dat een bepaalde genetische lijn het wel uitstekend kan doen in de nucleus, maar problemen kan krijgen in commerciële omstandigheden, m.a.w. r_{ZK} zal dalen en niet gelijk zijn aan 1.

Genotype*genotype interacties (G*G)

De genetische achtergrond tussen varkens uit zuivere lijn en kruisproducten verschilt. Een vleesvarken is immers het resultaat van het mengen van de genen van drie verschillende zuivere lijnen. Door de kruisingen ontstaat een nieuwe combinatie van genen. Varkens die enkel gefokt zijn op basis van info uit zuivere lijn, zijn mogelijks indirect geselecteerd op de gunstige combinaties van bepaalde gen-varianten in zuivere lijn (epistasie) of homozygotie van recessieve gen-varianten met een gunstig effect. Door de combinatie met een nieuwe genenpoel (kruising), worden deze

Kenmerk	Aantal schattingen r_{ZK}	Gemiddelde waarde r_{ZK}
Groei	43	0,66
Hoeveelheid vlees	63	0,69
Vleeskwaliteit	21	0,67
Voedergebruik	62	0,67
Vruchtbaarheid	9	0,54
Fokwaardeschatting index	3	0,50

Tabel 1. Overzicht van r_{ZK} schattingen uit de literatuur voor 6 verschillende kenmerken. Bron: Wientjes en Calus (2017).



Figuur 2. Boxplots van schattingen van de genetische correlatie tussen zuivere lijn en kruisproducten (r_{ZK}) voor 6 types kenmerken. Boven ieder kenmerk wordt het aantal schattingen weergegeven per kenmerk (x Obs), evenals het aantal wetenschappelijke studies (x Studies). Ieder boxplot is een weergave van de gemiddelde schatting r_{ZK} van een kenmerk (dikke zwarte lijn) en de spreiding van de schattingen. De vooropgestelde grenswaarde van 0,8 is weergegeven met volle rode lijn. Bron: Wientjes en Calus (2017).

gunstige combinaties vaak doorbroken. Hierdoor kan dit voordelige effect verdwijnen in de gekruiste producten. Dit leidt tot een daling van r_{ZK} . Indien selectie gebeurt op basis van info uit gekruiste nakomelingen, kunnen gunstige genencombinaties tussen enerzijds de vaderlijn en anderzijds de moederlijn bevoordeeld worden. Dit kan leiden tot een verhoogde prestatie van de vleesvarkens.

Verschillen in meetmethode

Een meting kan verschillen tussen zuivere lijn en kruisproducten. Een duidelijk voorbeeld hiervan is vleespercentage. Wanneer informatie verzameld wordt via vleesvarkens, zullen deze geslacht worden op een gelijkwaardige slachtleeftijd. Tijdens dit slachtproces wordt het vleespercentage nauwkeurig bepaald, bijvoorbeeld via autofom. Bij nakomelingenonderzoek worden dus zeer vergelijkbare en betrouwbare data verkregen.

In zuivere lijn zal aanvankelijk slechts een deel van de varkens geslacht worden op slachtleeftijd. Dit zijn meestal mindere varkens die niet waardevol zijn om mee verder te fokken. Enkel voor deze varkens wordt een directe, nauwkeurige meting bekomen. Zuivere dieren die gehouden worden om mee verder te fokken, worden meestal indirect gemeten via ultrasone meetapparatuur. De correlatie tussen indirecte, ultrasone metingen en directe metingen op het karkas bedragen volgens de literatuur ongeveer 0,85 (Wientjes en Calus, 2017). Dit verschil in meetmethode zorgt bijgevolg voor een daling in r_{ZK} .

Opmerking hierbij is dat nieuwe technieken, zoals CT-scans (röntgenstralen) op levende fokvarkens, dit verschil tussen directe en indirecte metingen kunnen wegwerken. Deze technieken zijn echter peperduur en bieden nog altijd geen oplossing voor genotype*genotype (G*G) en genotype*omgeving (G*O) interacties, die zorgen voor een daling in r_{ZK} .



Het aftesten van Piétrain-beren via gekruiste nakomelingen blijft cruciaal om een betrouwbare fokwaardeschatting te bekomen die bovendien representatief is voor de praktijk.

Wat zegt de wetenschappelijke literatuur over r_{ZK} bij varkens?

Zoals hiervoor aangetoond, is de r_{ZK} een zeer belangrijke parameter in de fokkerijpiramide van varkens. De voorbije 50 jaar hebben verschillende genetici dan ook geprobeerd om de waarde van deze parameter correct te schatten voor relevante kenmerken voor de varkenshouderij. In een recent artikel hebben twee onderzoekers van de universiteit van Wageningen 27 verschillende studies tussen 1964 en 2017 met 201 schattingen voor r_{ZK} bij varkens geanalyseerd en besproken (Wientjes en Calus, 2017). Een overzicht van deze schattingen is gegeven in tabel 1 en figuur 2.

De gemiddelde schatting van r_{ZK} is 0,63, waarbij het merendeel van alle schattingen van r_{ZK} vallen tussen 0,45 en 0,85. Voor productie-eigenschappen – groei, hoeveelheid en kwaliteit van vlees en voedergebruik – zijn de gemiddelde schattingen vrij consistent (0,66-0,69) en gebeurden deze op basis van een aanzienlijk aantal schattingen (>20). Voor vruchtbaarheidskenmerken (levend/dood geboren, drachtduur, aantal tepels,...) ligt r_{ZK} merkbaar lager (0,54), maar zijn ook een lager aantal schattingen gemaakt.

Voor alle kenmerken is de gemiddelde waarde van r_{ZK} duidelijk kleiner dan 1 en zit het een stuk onder de vooropgestelde grens van 0,80 (figuur 2). Dit geeft aan dat voor de fokkerij van varkens het aangewezen is om tenminste deels informatie van vleesvarkens te gebruiken om fokwaardes te schatten. De geschatte r_{ZK} van 0,66-0,69 voor productie-eigenschappen geeft aan dat **het fokken via info uit zuivere lijn aanleiding geeft tot het verlies van meer dan 30 procent van de informatie voor de vleesvarkens!** Met andere woorden: de maximale betrouwbaarheid van FWS van fokdieren die enkel geselecteerd zijn op info uit zuivere lijn is 66 à 69 procent. Bij selectie op basis van gekruiste nakomelingen is de maximale betrouwbaarheid daarentegen 100 procent.

Voorbeeld vanuit de praktijk

De Vlaamse Piétrain Fokkerij (VPF) zet al decennialang in op nakomelingenonderzoek om de genetische waarde van haar fokdieren zo betrouwbaar mogelijk in te schatten. Elke potentiële fokbeer produceert minstens 18 tot 24 vleesvarkens die op proef gaan in de zogenaamde selectiemesterijen. Aanvankelijk werden deze enkel gemeten voor groei, karkaskwaliteit en voederconversie. De voorbije jaren is bovendien geïnvesteerd in de data-collectie waardoor ook kraamstalgegevens zoals vitaliteit, vruchtbaarheid en erfelijke gebreken geregistreerd worden.

Omdat de genetische waarde van deze beren bepaald wordt met het eindproduct (=vleesvarken) in zicht, zijn deze FWS betrouwbaar en hoeft er geen rekening gehouden worden met de correctiefactor r_{ZK} . Predikaatberen van de VPF hebben doorgaans een betrouwbaarheid hoger dan 85

procent voor hun FWS-index voor productie-eigenschappen. Dit is, zoals eerder aangegeven, een waarde die moeilijk te evenaren is indien enkel informatie uit zuivere lijn gebruikt zou worden.

Voor de fokkerij is het echter ook van belang om al op zeer jonge leeftijd de genetische waarde betrouwbaar te kennen. Voor jonge fokvarkens zijn nog geen gegevens van gekruiste nakomelingen beschikbaar, waardoor in eerste instantie gegevens uit zuivere lijn gebruikt moeten worden. Daarom werden recent 9 hoogtechnologische voederautomaten geïnstalleerd bij 4 VPF-fokkers. Deze voederautomaten registreren bij elk bezoek het gewicht, het gebruikte voeder en gependeerde tijd van zuivere Piétrains tussen 25 en 110 kilogram.

Op deze manier wordt vroegtijdige informatie verkregen over groei, voederconversie en gedrag in zuivere lijn. VPF zal deze data in een eerste project gebruiken om r_{ZK} van groei, voederconversie en dagelijkse voederopname in een Vlaamse context te onderzoeken. Een groot gedeelte van de zuivere Piétrain-beren die opgevolgd worden op deze voederautomaten, zal immers ook afgetest worden op gekruiste nakomelingen in de selectiemesterij.

Via deze gegevens kunnen de kosten en baten van de investering van deze voederautomaten in kader van genetische vooruitgang geëvalueerd worden ten opzichte van alternatieve investeringen. Kosten en baten zullen uiteraard in belangrijke mate afhangen van de grootte van r_{ZK} en de uiteindelijke waarde voor de gewone varkenshouder die werkt met gekruiste vleesvarkens.

VPF is bovendien de weg van genomics ingeslagen. Momenteel zijn een 650-tal afgeteste VPF-beren gegenotypeerd: de DNA-sequentie op ongeveer 70.000 welgemikte plaatsen is bepaald. Parallel met bovenstaande proef zullen beren op voerstations gegenotypeerd worden. Het doel is om via genomische selectie de betrouwbaarheid van de afstammingsindex bij de jonge beren verder te verhogen. Hierbij zal niet geraakt worden aan de selectiemesterijwerking. Zoals dit artikel aangeeft, blijft het aftesten van Piétrain-beren via gekruiste nakomelingen cruciaal om een betrouwbare fokwaardeschatting te bekomen die bovendien representatief is voor de praktijk.

Deze ontwikkelingen zullen samen ongetwijfeld leiden tot een nieuwe dimensie binnen de Vlaamse Piétrain Fokkerij en bij uitbreiding de Vlaamse varkenssector. ←

Voor meer informatie: Onderzoeksgroep Huisdierengenetica van de KU Leuven (Wim Gorssen, wim.gorssen@kuleuven.be; Steven Janssens, steven.janssens@kuleuven.be) en Vlaamse Piétrain Fokkerij (Jürgen Depuydt, jurgen@vpfo.be).