

Kleurmutaties bij vogels

Hein van Grouw

Inleiding

Er is tot op heden weinig belangstelling bij natuurbeschermers en ornithologen voor kleurafwijkingen bij vogels (en andere dieren). Dit gebrek aan interesse zal mede de oorzaak zijn voor het gebrek aan kennis omtrent dit fenomeen. Veel te vaak nog wordt een willekeurige kleurafwijking als albino of gedeeltelijk albino betiteld zoals recentelijk weer bleek in het artikel *Albinistische Zwarte kraaien, Kauwen en Eksters* (Het Vogeljaar 46 (1998) 3). Het merendeel van alle voorkomende kleurafwijkingen betreft juist geen albino's en gedeeltelijk albino is zelfs onmogelijk.

In 1995 heeft Otten (*Genetisch bepaalde kleurafwijkingen bij vogels*, Het Vogeljaar 43: 2) een aanzet gegeven om meer duidelijkheid te scheppen in deze materie. Helaas was mijns inziens de informatie in dit artikel niet geheel juist en onvolledig.

In dit artikel wil ik proberen een aantal hardnekkig foutieve opvattingen omtrent de verschillende kleurafwijkingen uit de weg te ruimen door de meest voorkomende kleurafwijkingen te beschrijven en het ontstaan hiervan uit te leggen.

De hier beschreven kleurafwijkingen zijn alle erfelijk bepaald. Zij zijn dus ontstaan als mutatie uit de oorspronkelijke wildkleur. Om het ontstaan van deze kleurafwijkingen te begrijpen is het van belang om allereerst te weten welke pigmenten de (normale) veerkleur bepalen en hoe deze pigmentatie ontstaat.

Pigmentatie

De belangrijkste pigmenten die de kleur van het verenkleed bepalen zijn melaninen en carotenoiden. Carotenoiden variëren in kleur van lichtgeel tot scharlaken rood. Het zijn koolwaterstofverbindingen waarvan de kleur afhankelijk is van de chemische bouw van de moleculen. Carotenoiden komen in plantaardige voedingsstoffen voor en zijn in vet oplosbaar. Door deze eigenschap wordt ook wel de term lipochroomkleuren gebruikt. Carotenoiden worden via de voeding opgenomen en onder invloed van enzymwerking omgezet in kleurstof. De kleurafzetting vindt direct plaats bij het begin van de veergroei.

Afwijkingen in deze pigmentatie zijn veelal een voedingsprobleem en veel minder vaak een erfelijk probleem. Een bekend voorbeeld zijn flamingo's en Rode Ibissen. Zij danken hun roze en rode kleur aan de roodcarotenoiden in hun natuurlijke voedsel. Door gebrek aan dit natuurlijke voedsel in gevangenschap, zoals dierentuinen, verkleurden veel van deze vogels vroeger na de rui tot wit.

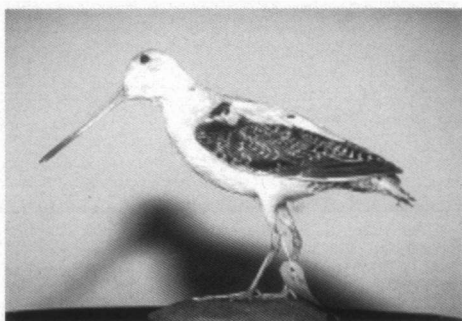
Van de Europese vogels danken onder andere de Groenling, Sijs, Vink en Gele Kwikstaart een deel van hun kleur aan geelcarotenoiden.

Mutaties die deze pigmentatie veranderen, zijn zeldzaam. Dit in tegenstelling tot mutaties in de melanine-afzetting. Daarom zal de rest van deze verhandeling over de melaninemutaties gaan.

Melaninen

Melaninen zijn te verdelen in eumelanine (zwart-bruin pigment) en faeomelanine (roodbruin pigment). De toevoeging eu- aan melanine betekent oorspronkelijk en faeo- staat voor nieuw. Het faeomelanine is tijdens de evolutie ontstaan uit het eumelanine. De beide pigmenten hebben dan ook dezelfde oorsprong en hun vormingsproces- sen lopen ten dele gelijk.

Het vormingsproces begint al na de eerste celdelingen van een bevruchte eicel. Dan worden reeds de basiskleurcellen gevormd die zich spoedig verplaatsen naar de zogenaamde pigmentatiecentra. Vanuit de pigmentatiecentra verspreiden de basiskleurcellen zich onder andere naar de

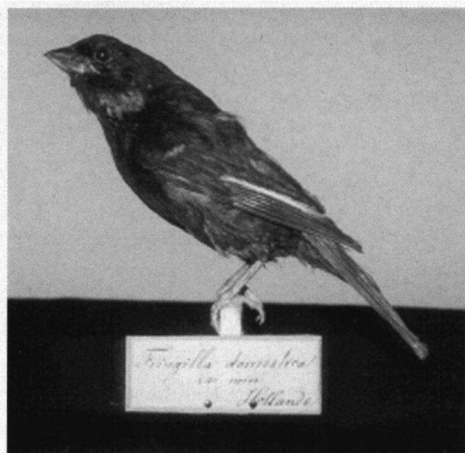


Waterpipo, leucistisch wit.

Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

veerfollikels. De basiskleurcellen bevatten het aminozuur tyrosine. Onder invloed van het enzym tyrosinase kunnen de basiskleurcellen tijdens de veerontwikkeling melaninen produceren. De basiskleurcellen worden dan kleurcellen genoemd. Het enzym tyrosinase werkt als een katalysator waardoor het aminozuur tyrosine wordt geoxideerd. Dit oxidatieproces kan zich in verschillende gradaties afspelen. Zwart is de sterkste oxydatievorm, bruin is een zwakkere vorm. Door middel van uitlopers zetten de kleurcellen dan hun pigmenten af in de veercellen.

Het vormingsproces is genetisch bepaald. Iedere afwijking hierin kan van invloed zijn op de kleur van de vogel. Een mutatie in de aanmaak van het enzym tyrosinase kan de aanmaak van melanine (ten dele) belemmeren. Ook een mutatie in het celmiliu waarin het vormingsproces plaatsvindt, kan effect hebben op de uiteindelijke melaninevorming. Hierdoor wordt bijvoorbeeld - op bepaalde plaatsen - faeomelanine geproduceerd in plaats van eumelanine. Verder kunnen er veranderingen optreden in de verspreiding van de basiskleurcellen waardoor bijvoorbeeld bepaalde veervelden geen kleur krijgen en dus wit blijven. Hetzelfde geldt wanneer er door een mutatie van het oorspronkelijke proces geen uitlopers worden gevormd. Ook dan zullen de veren verstoken blijven van kleur.



Huismus, melanistisch (eumelanine).
Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

De pigmentkorrels van het eumelanine zijn staafvormig en van het faeomelanine bolvormig.

Kort samengevat is het eumelanine verantwoordelijk voor de kleuren zwart en bruin, afhankelijk van de oxydatiegraad. Tintverschillen worden vooral veroorzaakt door de concentratie pigmentkorrels. Het eumelanine in grijze veren bijvoorbeeld is gelijk van oxydatiegraad als in zwarte veren. Het feit dat het door ons als grijs wordt waargenomen komt doordat de concentratie eumelaninekorrels in deze veren veel lager is dan in zwarte veren.

Het faeomelanine is verantwoordelijk voor de roodbruine pigmenten. Waarschijnlijk is faeomelanine van oorsprong ook een oxydatieproduct van eumelanine. De verschillende kleuren van dit pigment zoals wij die waarnemen, van diep roodbruin tot geelachtig creme, hangen ook weer af van de concentratie waarin zij aanwezig zijn.

Er zijn zowel soorten waarbij alleen eumelanine verantwoordelijk is voor de kleur als ook soorten waar beide vormen van melanine aanwezig zijn. Er zijn, voor zover bekend, echter geen vogelsoorten die van nature alleen faeomelanine bezitten. In veren waarin beide vormen zijn vertegenwoordigd zit het eumelanine voornamelijk in het midden van de veer terwijl het faeomelanine zich meer aan de randen bevindt.

Melaninemutaties

Albinisme

Eén van de meest genoemde kleurmutaties en wellicht één van de minst voorkomende is albedo. Bij een albedo is het gen dat de aanmaak van tyrosinase bepaalt gewijzigd met als gevolg dat een albedo dit enzym mist. Omdat tyrosinase noodzakelijk is bij de ontwikkeling van melaninen kan een dergelijke mutant deze pigmenten niet maken met als gevolg een volledig kleurloos verenkleed. Ook de huid en ogen, waar van oorsprong ook melaninen de kleur bepalen, blijven kleurloos. De rode kleur die het oog van een albedo vertoont, wordt veroorzaakt door de kleur van het bloed dat door het oogweefsel heen is te zien. Een witte vogel

waarbij nog gekleurde veren aanwezig zijn of enige andere vorm van melaninepigmentatie zichtbaar is dus **nooit** een albedo. Omdat een albedo het gevolg is van de afwezigheid van het enzym tyrosinase is een dergelijke vogel altijd volledig kleurloos. Gedeeltelijk (partieel) albedo is daarom net zo min mogelijk als bijvoorbeeld 'een beetje zwanger' zijn.

Tyrosinase is dus van belang voor de ontwikkeling van melanine. Op de vorming van carotenoïden heeft het geen enkel effect. Deze pigmenten zullen dan ook te zien blijven bij een albedo van een soort met carotenoïden als bijkleur. Een dergelijke vogel zal geheel of gedeeltelijk geel (of rood) blijven, afhankelijk van waar de carotenoïden van nature in het verenkleed voorkomen. Bij vogelkwekers wordt zo'n vogel meestal aangeduid als een 'lutino'. Wetenschappelijk gezien is het echter gewoon een albedo. Hij mist immers al zijn melaninepigmenten als gevolg van het ontbreken van het enzym tyrosinase.

De mutatie albedo vererft, bij alle diersoorten, al-

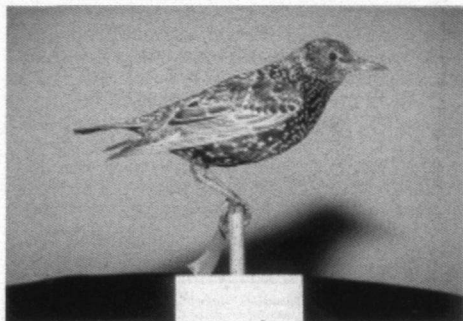


Patrijs, melanistisch (faeomelanine).
Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

tijd autosomaal recessief. Het gen voor albedo is niet zeldzaam en komt in de meeste populaties voor. Er worden dan ook meer albedo's geboren dan men zal verwachten. De reden dat men echter zo weinig (volwassen) albedo's waarneemt heeft meer te maken met het feit dat het gezichtsvermogen van een albedo vaak slecht is, dan dat predatie een rol speelt. Albedo's zijn lichtgevoelig als gevolg van het ontbreken van de pigmenten in het oog. Hierdoor kunnen zij slecht diepte onderscheiden. Dit heeft tot gevolg dat de meeste exemplaren sneuvelen op het moment dat zij uitvliegen en zelfstandig moeten worden.

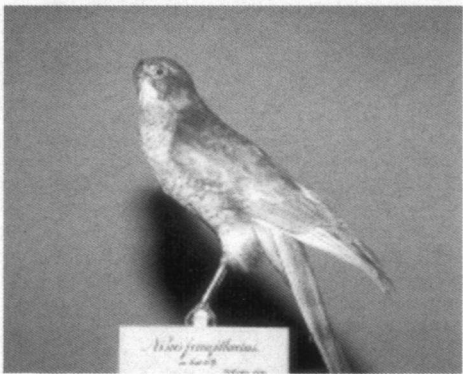
Leucisme

De meest voorkomende erfelijke kleurafwijking bij vogels is leucisme. Deze mutatie wordt echter meestal onterecht als albedo of gedeeltelijk albedo betiteld. Bij bontvorming of leucistisch wit is er echter niets mis met het enzym tyrosinase. Dit enzym wordt normaal geproduceerd. Bij leucisme



Spreeuw, bruin.
Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

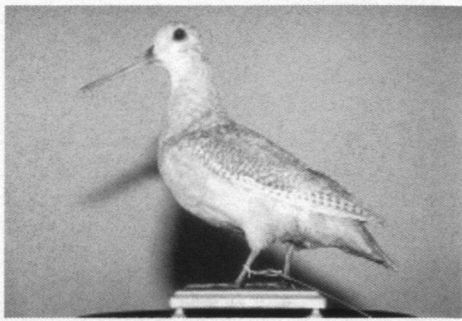
vindt er een 'storing' plaats in de overdracht van de melaninepigmenten naar de veercellen. Bij een leucistisch dier wordt dan ook normaal melanine geproduceerd in de basiskleurcellen en deze basiskleurcellen veranderen ook gewoon in kleurcellen. Het komt echter niet tot het afzetten van melanine in de veercellen met als gevolg kleurloze (witte) veren. Dit verschijnsel kan zich op willekeurige plekken op het lichaam voordoen. Het kan zich beperken tot slechts enkele plaatsen maar over het gehele lichaam is ook mogelijk. De verschijningsvorm van leucistisch wit kan daarom zeer verschillend zijn: van slechts enkele witte veren tot volledig wit. Er zijn verschillende vormen van leucistisch wit die ook op verschillende erfelijke eigenschappen berusten. Zo zijn er dominante en recessieve vormen die al dan niet geslachtsgebonden vererven. Het principe blijft bij al deze vormen gelijk: er worden wel melanine-



Spierwer, isabel.
Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

pigmenten gevormd maar deze worden niet afgezet in de veercellen. Bij bepaalde vormen worden alleen de veren kleurloos en blijven de ogen, huid en hoorn delen normaal van kleur. Bij ander vormen echter kunnen ook deze delen kleurloos worden.

Ondanks dat hebben vogels met deze laatste vorm toch donkere ogen. Oorzaak hiervan is dat alleen de pigmenten van de iris zijn verdwenen. De dieperliggende pigmenten achter in de oogbol blijven bestaan waardoor de ogen zwart lijken. Bij alle vormen van leucistisch wit is het gezichtsvermogen normaal.



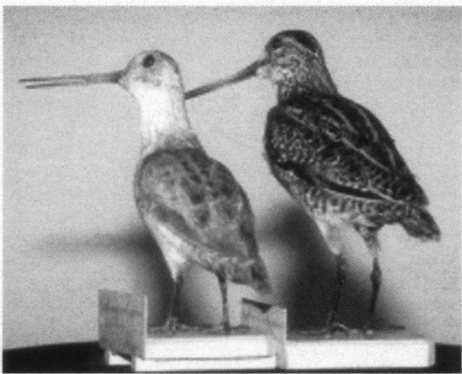
Houtsnip, faeo.
Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

Een belangrijk kenmerk bij leucistisch wit is dat elke veer of gekleurd of wit is. Veren die half gekleurd en half wit zijn, komen bij deze mutatie (bijna) niet voor. Dergelijke half-om-half veren duiden meestal op een slechte conditie van de vogel tijdens de veergroei en er is geen sprake van erfelijkheid.

Melanisme

Bij melanisme neemt de concentratie melanine in de bevedering toe. Het is daarmee één van de weinige mutaties waarbij géén pigmentverlies optreedt. Net als bij leucisme kan bij melanisme het effect van de mutatie zowel slechts op delen als ook over het hele lichaam voorkomen. Vaker dan bij leucisme is er bij melanisme sprake van enige symmetrie in de afwijkende veervelden.

De afwijkende veervelden kenmerken zich bij melanisme door een donkerdere kleur dan nor-



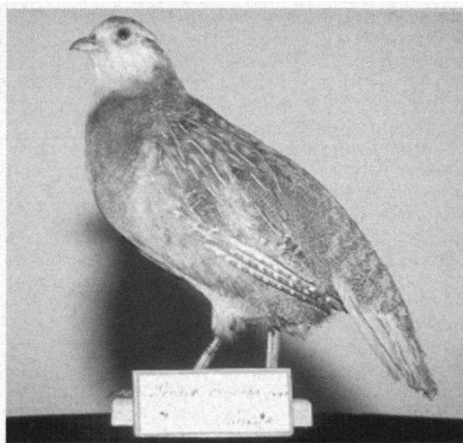
Watersnip, pastel (links).
Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

maal, soms tot helemaal zwart toe. Zowel het eumelanine als het faeomelanine kan hierbij betrokken zijn. Wanneer het om een toename van het eumelanine gaat zullen de veren meer naar het zwart verkleuren. Betreft het een toename van het faeomelanine, dan zal de kleur diepdonker-roodbruin worden. Het komt voor zover bekend niet voor dat beide vormen van melaninepigment tegelijk in concentratie toenemen als gevolg van deze mutatie. Ook vervangt de ene vorm van pigment de andere vorm niet. Faeomelanine wordt onder invloed van melanisme dus niet vervangen of gewijzigd in eumelanine. Door de toename van



Spreeuw, ino.

Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.



Patrijs, grijs.

Foto: Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis/H. van Grouw.

het eumelanine in de veer zal de normale hoeveelheid faeomelanine in dezelfde veer voor het oog niet of nauwelijks meer zichtbaar zijn. Melanisme waarbij het eumelanine is betrokken komt het meest voor.

De erfelijke vorm van melanisme is over het algemeen autosomaal dominant. Donkerverkleuring van de bevedering is bij bepaalde soorten echter ook mogelijk bij zonlichtgebrek en éénzijdige voeding. Wanneer men er echter voor zorgt dat deze gebreken worden opgelost, zal de vogel na de volgende rui weer zijn normale kleur hebben.

Bruin

Onder invloed van deze mutatie vindt er een zwakkere oxidatievorm van het eumelanine plaats dan normaal. Dit noemen wij een kwalitatieve reductie van het eumelanine. Op plaatsen waar het eumelanine normaal volledig is geoxideerd (zwart) zal het als gevolg van deze mutatie nu onvolledig oxideren, waardoor de veren donkerbruin worden. Bij vogelsoorten waar van nature beide melaninevormen aanwezig zijn zal deze mutatie minder opvallen dan bij soorten die alleen eumelanine hebben. Zo is een bruine Huismus minder opvallend dan een bruine Zwarte Kraai, een soort met alleen eumelanine.

De vererving van de bruinmutatie berust op een recessief geslachtsgebonden gen. Dit geldt waarschijnlijk voor alle soorten waarbij deze mutatie is aangetroffen. Dit betekent dat een bruinmutant die geboren is uit twee normaal gekleurde ouders, altijd van het vrouwelijke geslacht is. In de natuur zijn mannelijke vogels met deze kleurafwijking zeer zeldzaam. Immers, een dergelijke vogel kan alleen worden geboren uit een bruine moeder en een vader die fokonzuiver is voor deze mutatie. De kans hierop is onder normale omstandigheden zeer klein.

Isabel

De mutatie waarbij de concentratie eumelanine wordt gereduceerd noemen wij isabel. Het gaat hier om een kwantitatieve reductie van het eumelanine terwijl de hoeveelheid faeomelanine onaangestast blijft. De zwarte delen in het norma-

le verenkleed zullen onder invloed van deze mutatie grijs zijn als gevolg van de concentratievermindering van het eumelanine. Het faeomelanine wordt daarom beter zichtbaar. Soorten met van nature beide pigmenten doen de benaming 'isabel' dan ook het meeste eer aan. Een Zwarte Kraai bijvoorbeeld met deze kleurmutatie zal helemaal grijs zijn. Toch wordt hij isabel genoemd omdat er een kwantitatieve reductie van het eumelanine heeft plaatsgevonden. Deze mutatie valt dan ook het meest op bij soorten met veel eumelanine in hun bevedering. De isabelmutatie vererft bij de soorten waarbij dit onderzocht is autosomaal recessief. De kans dat deze mutatie in één van beide geslachten optreedt, is gelijk.

Faeo

Deze mutatie staat voor een totale reductie van het eumelanine. Het faeomelanine blijft onaangestast. De faeomutatie zal daarom vooral herkenbaar zijn bij soorten die van nature zowel eumelanine als faeomelanine in hun bevedering hebben. Bij veel soorten bevindt het faeomelanine zich vooral aan de randen van de veer. Hierdoor ontstaat een gezoomd of geschubd uiterlijk wanneer het eumelanine wegvalt. Van deze mutatie zijn zowel dominante, gedeeltelijk dominante als recessieve wijzen van vererving bekend.

Pastel en Ino

Pastel is de benaming voor de mutatie waarbij een kwantitatieve reductie van beide melaninevormen plaatsvindt. Hierbij is dus de concentratie van zowel het eu als het faeomelanine afgenomen. Deze reductiefactor kan zeer instabiel werken waardoor de variatie in het melaninebezuig ook erg groot kan zijn. Over het algemeen vindt er echter een melanineafname plaats van ongeveer 50%. Het uiterlijk van een dergelijke mutant lijkt daarmee op een verbleekte wildkleur.

Bij soorten die alleen eumelanine in hun bevedering hebben, zoals bijvoorbeeld de kraaiachtigen, is het moeilijk vast te stellen of het om een isabel of een pastelmutant gaat. Immers, beide mutaties hebben hetzelfde effect op het eumelanine: een concentratieafname. Het verschil is alleen te

zien aan het faeomelanine en dat bezitten deze soorten niet. De vererving kan in bepaalde gevallen enige uitkomst bieden. Pastel vererft bij de meeste soorten recessief en geslachtsgebonden. Dat betekent dat vrijwel elke pastel die geboren wordt, een vrouwtje is. Zo kan dus met vrij grote zekerheid worden gesteld dat een grijsgekleurde Zwarte Kraai van het mannelijke geslacht een isabel is en geen pastel.

Een reductie van het melanine tot bijna 100% is ook mogelijk. Een dergelijke vogel lijkt in eerste instantie wit te zijn en deze mutatie wordt ino genoemd. De kleur en tekening zijn echter nog zeer vaag waarneembaar. Vooral bij soorten die van nature echt wit in hun verenkleed hebben, is duidelijk te zien dat nog enige pigmentatie aanwezig is in de overige veren. In een ino blijven de plaatsen met de hoogste pigmentconcentraties het duidelijkst zichtbaar zoals bijvoorbeeld het zwarte petje van de Kauw. Een ino heeft roodachtige ogen, doordat ook daar het pigment vrijwel uit is verdwenen.

Ino vererft vrijwel altijd recessief geslachtsgebonden. Dit is niet zo verwonderlijk omdat bij de meeste soorten pastel en ino mutaties zijn van hetzelfde gen. Zij zijn dus allen van elkaar. Bij vogelkwekers wordt ino ook wel als 'overgoten' of 'satinet' aangeduid.

Grijs

Een totale reductie van het faeomelanine noemen wij grijs. Het faeomelanine is volledig verdwenen uit de bevedering terwijl het eumelanine ongemoeid blijft. Deze mutatie is alleen herkenbaar bij vogelsoorten die van nature beide vormen van melanine bezitten. Afhankelijk van de oxidatiegraad van het eumelanine blijven in de grijsmutant alleen zwartgrijs en donkerbruintinten zichtbaar. De tinten van roodbruin tot geelachtig crème zijn dan verdwenen. Voor zover bekend vererft deze mutatie bij alle soorten autosomaal recessief.

Tot slot

Uiteraard zijn er meer kleurmutaties mogelijk bij vogels dan hier beschreven. De hier genoemde mutaties zijn echter de meest voorkomende en

het duidelijkst herkenbaar. Deze mutaties zijn bij alle soorten mogelijk en hun onderscheid en naamgeving zijn gebaseerd op de wijziging die de mutatie op de melaninepigmentatie heeft. Samenvattend gaat het om de volgende mutaties: **Albinisme**: het volledig ontbreken van melaninen in het gehele lichaam als gevolg van de afwezigheid van het enzym tyrosinase;

Leucisme: het volledig ontbreken van melaninen op willekeurige plaatsen op het lichaam als gevolg van een storing in het afzettingsmechanisme van deze pigmenten in de veren/huid;

Melanisme: een concentratietoename van het eumelanine of het faeomelanine op willekeurige plaatsen waar normaal de concentratie lager is; **Bruin**: een kwalitatieve reductie (zwakkere oxidatievorm) van het eumelanine;

Isabel: een kwantitatieve reductie (concentratieafname) van het eumelanine;

Faeo: een totale reductie van het eumelanine; **Pastel**: een kwantitatieve reductie van zowel het eumelanine als het faeomelanine;

Ino: een kwantitatieve reductie van zowel het eumelanine als het faeomelanine maar veel sterker dan bij pastel;

Grijs: een totale reductie van het faeomelanine.

De benamingen van de eerste vier afwijkingen zijn internationaal en algemeen aanvaard in de wetenschap. De overige benamingen zijn vooral afkomstig uit de vogelkwekerij hoewel de wetenschap ook hier deels - internationale - benamingen voor heeft. Deze worden echter niet consequent gebruikt en één benaming voor verschillende mutaties is niet ongewoon. Zo wordt de Engelstalige term schizochroïsme wel gebruikt voor de mutaties faeo en grijs maar soms ook voor isabel. Een enkele keer wordt er nog onderscheid gemaakt tussen *non-eume/anin schizochroic* (faeo) en *non-faeome/anin schizochroic* (grijs). De benaming *dilution* (verduunning) wordt in de literatuur zowel gebruikt voor de mutatie pastel (en ino) als voor isabel. In het eerste geval (voor pastellino) is het gebruik juist maar in het tweede geval niet. Opmerkingen en aanvullingen op dit verhaal worden zeer op prijs gesteld.

■ Hein van Grouw, afdeling Vogels, Nationaal Natuurhistorisch Museum Naturalis, Postbus 9517, 2300 RA Leiden. Email: grauw@naturalis.nnm.nl

LITERATUUR:

Grouw, H.J. van (1997): Genetica bij duiven. Delta Press BV, Amerongen.

Grouw, H.J. van (1997): Color genetics of the Ringneck dove. Pigeon Genetics News, Views & Comments 3.

Harrison, C.J.O. (1963): Gray and fawn variant plumages. Bird Study 10: 219-233.

Harrison, J.M. en J.G. Harrison (1962): Albinism and melanism in birds (as illustrated by the Mallard) and their possible significance. Bull. Brit. Orn. Club 82: 101-109.

Otten, Peter (1995): Genetisch bepaalde kleurafwijkingen bij vogels. Het Vogeljaar 43 (2): 60-64.

Terlouw, Auke B. (1998): Albinistische Zwarte Kraaien, Kauwen en Eksters. Het Vogeljaar 46 (3): 119-124.

Steenarend van zes miljoen

Een paartje Steenarenden krijgt in Schotland een privé-'grousemoor'. Aan de rand van het jachtgebied van de Steenarenden komen windmolens en het energiebedrijf wil de stootvogels daar weglokken, door ze een alternatief te bieden.

Omdat de Steenarend bij voorkeur op Schots Sneeuwhoen jaagt, worden 360 ha bos weer omgezet in heide, het leefgebied van het Schots Sneeuwhoen. Rest de vraag of de Steenarenden de goede bedoeling begrijpen.

Bron: The Independent, De Jager, nummer 17: 7 (1999).

Mussendakpan

In 'De Kleine Aarde' nummer 109 schrijft Gert van der Straaten onder de kop 'Bouwen & Wonen' dat er naast een gierzwaluwdakpan nu ook een huis-mussendakpan wordt gemaakt door de firma RBB te Montfoort.

De dakpan heeft een klein rond gat als vliegopening en een nestbakje ter breedte van drie dakpannen om het nest te kunnen maken. Dit voorkomt dat de vogels onder het hele dak door kunnen kruipen.

Bron: Ap Mos, De Wulp 30 (4): 9.