

het Vogeljaar

Geen kraai zo bont of er zit wel een vlekje aan

Het fenomeen 'witte veren' in kraaiachtigen

Hein van Grouw

Overdruk uit *het Vogeljaar*, jaargang 60, nummer 1,
bladzijden 3-20.

Reprint of *het Vogeljaar*, Volume 60, Number 1: 3-20.

© 2012 - *Stichting Het Vogeljaar, Hedel, Nederland.*

Alle rechten voorbehouden. Niets uit deze uitgave mag worden verveelvoudigd en/of openbaargemaakt door middel van druk fotocopie, microfilm, scan of op welke wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de uitgever.

All rights reserved. No part of this publication may be reproduced, stored in a retrieval system, or transmitted in any form or by any means, electronical, mechanical, photocopying, recording, or otherwise, without the prior permission of the publisher.

Geen kraai zo bont of er zit wel een vlekje aan Het fenomeen ‘witte veren’ in kraaiachtigen

Hein van Grouw

Witte veren in de kraaien van het geslacht *Corvus* zijn een veel voorkomend verschijnsel en de oorzaken hiervoor zijn legio. Echter, deze verschillende oorzaken zijn niet allemaal evenveel voorkomend. En er kan een duidelijk onderscheid worden gemaakt tussen erfelijke en niet-erfelijke factoren. Bij niet-erfelijke factoren moeten we bijvoorbeeld denken aan de leefomgeving, conditie en/of leeftijd van de vogel als mogelijke oorzaken voor pigmentverlies. Bij de erfelijke factoren gaat het om erfelijke afwijkingen (mutatie) die een pigmentverlies veroorzaken. Afhankelijk van de vogelsoort komen de mutaties meer voor of het zijn juist de niet-erfelijke oorzaken die voornamelijk een afwijkend kleed bewerkstelligen.

Erfelijk of niet-erfelijk?

Dat pigmentverlies veroorzaakt kan worden door voedseldeficiëntie of slechte conditie is inmiddels nagenoeg bekend (Terluin 1996, 1998A, 2009, Bosch 2004, Rollin 1964, Sage 1962). Vooral in de Zwarte Kraai *Corvus corone* wordt dit veel waargenomen en het zijn de grote pennen in de vleugels en de staart die het meest zijn aangetast. Er wordt vaak gesproken over hongerstrepen (fault-bars), hoewel dat niet geheel juist is. Hongerstrepen zijn onderbrekingen in de groei van de veer door tijdelijk voedselgebrek of slechte conditie. De structuur van de veer is op die plaatsen onvolledig ontwikkeld hetgeen een smalle, bijna doorzichtige streep over de breedte van de veer geeft. Op deze plaats is de veer ook aanmerkelijk zwakker vanwege de onvolledige ontwikkeling van de schacht en veerbaarden. Dit kan gepaard gaan met smalle pigmentloze strepen, maar de veren van deze kraaien zijn vaak over een grotere en ononderbroken lengte pigmentloos. Wanneer de



Volwassen Albino Zwarte Kraai. Een albino kan in het geheel geen melaninepigment aanmaken vanwege de erfelijke afwezigheid van het enzym tyrosinase. Hierdoor zijn zowel de veren, huid als ogen pigmentloos.

Foto: Pieter van den Hooven.

veer van dichtbij wordt bekeken dan blijken er inderdaad vaak verzwakkingen en hongerstrepen aanwezig te zijn, maar de pigmentloosheid strekt zich veel verder over de veer uit.

Wat de precieze oorzaak van dit pigmentverlies is, voedseldeficiëntie of een gifstof, is nog niet exact bekend, maar opvallend is dat de aangetaste dieren naast een slechte lichamelijke conditie vaak een te kleine schildklier hebben (Terluin 2009). In ieder geval lijken deze dieren niet in staat om voldoende van het aminozuur tyrosine uit hun voedsel vrij te maken. Dit aminozuur is nodig om het productieproces van melaninepigment (melaninesynthese) op gang te helpen.



Jonge kraai in tweede kalenderjaar in het begin van zijn eerste volledige rui in juni 2009 bij Zwolle. Deze vogel had pigmentverlies in zijn nesttijd, mogelijk als gevolg van voedseldeficiëntie en/of slechte conditie. Dat probleem blijkt nu afwezig te zijn en zijn nieuwe, volwassen veren (de binnenste drie slagpennen) zijn daarom nu volledig gepigmenteerd.
Foto: Pieter van den Hooven.

Het gaat bij voedseldeficiëntie dus om een niet-erfelijke oorzaak en het komt – zo werd tot nu toe vaak gedacht – alleen voor bij onvolwassen kraaien. De meest extreme gevallen overleven hun eerste jaar niet vanwege hun slechte conditie en/of een verminderd vliegvermogen. Dit laatste wordt vooral veroorzaakt doordat de veren, die toch al zwakker zijn door het pigmentgebrek, afbreken op de plaatsen waar de werkelijke hongerstrepen zitten. Het blijkt dat de dieren die vroegtijdig sterven, vrijwel allemaal te klein gebleven vrouwtjes zijn (Terluin 2009). De kraaien die wel overleven (de mannelijke dieren?), krijgen na hun eerste volledige rui gezonde en volledig gepigmenteerde veren terug. Tot nu toe werd gedacht dat in volwassen kraaien deze vorm van pigmentloosheid in combinatie met hongerstrepen en andere verzwakkingen van de veren

niet voorkwam en dat de oorzaak hiervoor hoogstwaarschijnlijk gezocht moest worden in het voedsel dat de ouders de jongen aanbieden tijdens de nestperiode. Voor we verder gaan, eerst een korte toelichting over het moment dat we een kraai volwassen noemen. Kraaien ondergaan in hun eerste levensjaar slechts een onvolledige rui, want alleen de lichaamsbevedering en de kleinere vleugeldekveren worden gewisseld (Bährmann 1958). Hun juveniele vleugelen staartpennen worden pas in hun tweede kalenderjaar gewisseld en daarom lijkt het soms dat volwassen dieren opmerkelijk slechte en/of versleten vleugelveren hebben. Het gaat dan echter altijd om jonge vogels in hun tweede levensjaar die hun jeugdpenen nog niet hebben gewisseld. Gemiddeld genomen beginnen kraaien eind mei of vroeg in juni aan hun

Jonge kraai in tweede kalenderjaar in het begin van zijn eerste volledige rui, gevangen te Tring (GB) juni 2011. Deze vogel had ernstig pigmentverlies in zijn nesttijd, mogelijk als gevolg van voedseldeficiëntie en/of slechte conditie. Dat probleem blijkt nu afwezig te zijn en zijn nieuwe, volwassen veren (de binnenste drie slagpennen) zijn daarom van goede kwaliteit en volledig gepigmenteerd.
Foto: Harry Taylor (BMNH).





Volwassen kraai (no. L135330), gevangen te Brussel op 13 april 2010. Deze vogel is nog niet begonnen aan de rui maar dit dier is minimaal in zijn derde kalenderjaar. In volwassen veren zijn de hongerstrepen en pigmentloze delen ongelijkmatig over de vleugel verdeeld doordat de veren één voor één, en dus op verschillende tijdstippen, zijn gegroeid. Hierdoor is elke veer op een ander tijdstip onderhevig geweest aan bepaalde groei-/pigmentstoringen.
Foto: Olivier Poncin.

rui. Gedurende de zomer zullen bij de tweedejaars dieren alle juveniele slag- en armpennen, van binnen naar buiten, worden vervangen voor adulte pennen, evenals de staartpennen. Zodra een kraai in zijn tweede levensjaar een volledige rui heeft doorgemaakt, hij is dan ongeveer 18 maanden oud, wordt hij als volwassen beschouwd.

Zoals gezegd, bij volwassen dieren leek deze vorm van pigmentloosheid niet voor te komen. Echter, recente waarneming van kraaien in en rondom Brussel laat zien dat dit verschijnsel wel degelijk bij volwassen dieren voorkomt. Vanuit het Nationaal Instituut voor Natuurwetenschappen in Brussel wordt sinds 2008 onderzoek gedaan naar het West-Nijlvirus in vogels. Hiervoor worden kraaien gevangen om ze op te meten en te wegen, om slijmvlies- en bloedmonsters te nemen en ze te ringen.

Ondanks dat het niet tot het daadwerkelijke onderzoek behoort, wordt er van elke vogel met witte veren wel een aantekening gemaakt. Het blijkt dat van alle gevangen dieren (855) gedurende tweeënhalve jaar (januari 2008-mei 2010) ongeveer 6,2% witte veren heeft (pers. med. Olivier Poncin, projectleider, juni 2010). Dit is een opmerkelijk hoog percentage. Echter, verbluffender is het verschil in percentage tussen juveniel en volwassen. Het blijkt dat 5,5% van de juveniele dieren ($n = 668$) witte veren heeft en dat maar liefst 8,9% van de volwassen dieren ($n = 180$) kampt met dit probleem (van zeven dieren kon de leeftijd niet worden vastgesteld, maar geen enkele had witte veren). Naast de witte veren blijken deze dieren ook enigszins te verschillen in formaat en gewicht ten opzichte van niet aangetaste dieren. Het

Volwassen kraai, gefotografeerd op 4 november 2005 te Wilhelmshaven (D). In volwassen dieren is het pigmentverlies door externe factoren meer vlekkelig over de vleugels verdeeld vanwege het feit dat elke veer op een ander tijdstip is gegroeid.
Foto: Rolf Nagel.





Volwassen kraai (no. L135346), gevangen te Brussel op 21 april 2010. Deze vogel is nog niet begonnen aan de rui maar dit dier is minimaal in zijn derde kalenderjaar. De eerst drie slagpennen (deze veren worden van binnen naar buiten geteld) zijn volledig gepigmenteerd en dat wijst erop dat er tijdens de groei van deze veren geen negatieve externe factoren aanwezig zijn geweest. De slagpennen 4 t/m 10 zijn duidelijk wel onderhevig geweest aan groei-/pigmentstoringen. De rui van de armpennen, ook van binnen naar buiten, begint gewoonlijk wanneer slagpen 4 deels is gewisseld. Dat betekent dat de armpennen en de buitenste zes slagpennen in dezelfde periode groeien, hetgeen in dit geval zichtbaar is aan het pigmentverlies. Foto: Olivier Poncin.

gemiddelde gewicht van de kraaien met witte veren is bijna 3% lager dan het gemiddelde gewicht van alle dieren samen (438 gram en 451 gram). Het verschil in vleugellengte tussen vogels met witte veren en dat van alle dieren samen is meer dan 3% (297 mm en 307 mm).

Dat het hier om een voedselprobleem gaat lijkt voor de hand te liggen. Vooral wanneer in ogenschouw wordt genomen dat alle kraaien gevangen zijn in stedelijk gebied of naast een vuilnisbelt, is de relatie met 'junkfood' erg aannemelijk. Echter, alleen specifiek verder onderzoek kan de werkelijke oorzaak aantonen. Vast lijkt wel te staan dat het niet alleen gezocht moet worden in het voedsel dat jongen tijdens hun nesttijd aangeboden krijgen. De volwassen dieren met witte veren tonen aan dat dit probleem zich ook bij oudere dieren kan manifesteren en

zelfs nadat het eerst niet aanwezig was. Er wordt echter nog een andere vorm van pigmentloosheid in de kraai gevonden die verschilt van de hierboven beschreven vorm. Naast de afwezigheid van hongerstrepen en/of andere verzwakkingen, zijn in deze vorm alle grote veren gelijkmatig vanaf de basis pigmentloos. In deze gevallen heeft de pigmentloosheid echter wel een erfelijke oorzaak en spreekt men van een mutatie.

In dit artikel zullen verder vooral de mutaties worden behandeld waarbij de nadruk zal liggen op Leucisme. Naast de mutatie Albino veroorzaakt alleen Leucisme geheel pigmentloze (witte) veren. Alle andere mutaties geven sterk opgebleekte veren of veren die slechts gedeeltelijk wit zijn terwijl de rest van de veer nog normaal gepigmenteerd is. Om de erfelijke afwijkingen in de



Volwassen kraai (no. L135343), gevangen te Brussel op 21 april 2010. Deze vogel is nog niet begonnen aan de rui maar dit dier is minimaal in zijn derde kalenderjaar. De eerste drie slagpennen zijn volledig gepigmenteerd en dat wijst erop dat er tijdens de groei van deze veren geen negatieve externe factoren aanwezig zijn geweest. Tijdens de periode dat de slagpennen 5, 6 en 7 en gelijktijdig de eerste twee armpennen werden gewisseld is er plotseling een heftige groei-/pigmentstoring geweest (zie ook de duidelijke hongerstrepen in deze veren) die daarna minder extreem was waardoor de rest van de veren minder is aangetast. Foto: Olivier Poncin.

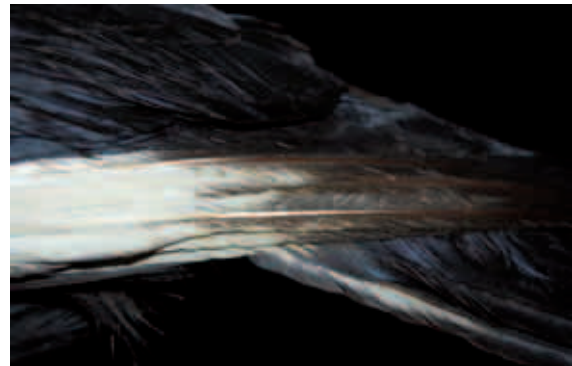
Jonge kraai in tweede kalenderjaar, gevangen te Tring in maart 2011. Deze vogel was nog niet begonnen aan zijn eerste volledige rui en heeft daarom nog al zijn jeugdveren. Duidelijk zijn de slechte veerqualiteit (hongerstrepen) en het pigmentverlies te zien. In jeugdveren zijn de hungerstrepen en pigmentloze delen in aaneengesloten banden over de gehele vleugellengte aanwezig doordat deze veren gedurende de nesttijd gelijktijdig groeien en dus ook allemaal gelijktijdig aan dezelfde groei-/pigmentstoring onderhevig zijn. Foto: Harry Taylor (BMNH).



pigmentatie beter te kunnen begrijpen moet men eerst globaal bekend zijn met het normale pigmentatieproces. Dit proces is inmiddels uitgebreid bestudeerd en beschreven (Fox & Vevers 1960, Lubnow 1963, Lucas & Stettenheim 1972) en hieronder volgt een vereenvoudigde weergave.

Het pigmentatieproces in een notepad Het pigment dat de veer kleur bij de kraaiachtigen bepaalt, is melanine. Dit melanine kan doorgaans worden onderscheiden in eumelanine (zwart, grijs en bruin) en phaeomelanine (roodbruin). Echter, in de kraaien binnen het geslacht *Corvus* is alleen eumelanine aanwezig maar voor het gemak spreken we hier over melanine in het algemeen. Melanine wordt door speciale cellen afgezet in de huid en veren en deze cellen heten, heel toepasselijk, melaninecellen of

melanocyten. Deze melanocyten hebben zich ontwikkeld uit de zogenaamde melanoblasten (blast = kiem) die al vroeg in de embryonale ontwikkeling zijn ontstaan. Al bij de eerste celdelingen van een embryo wordt aan de rugzijde de zogenaamde neurale buis (het toekomstige ruggemerg) gevormd en in deze neurale buis ontstaan de melanoblasten voor de opperhuid en de veren. De melanoblasten zijn kleurloos en niet in staat om melanine te maken. Zij verplaatsen zich door een genetisch gestuurd mechanisme naar de kiemlaag van de huid en daar ontwikkelen zij zich tot melanocyten zodra zij nodig zijn voor de vorming van pigment. Elke keer wanneer er een nieuwe veer groeit, verandert een deel van de melanoblasten in melanocyten om zo de nieuwe veer te voorzien van melanine. De afgifte van melanine gaat ten koste van de melanocyten zelf en deze



Lichte vorm van Under-grizzle in een Zwarte Kraai, verzameld in 1868 bij Leiden (coll. NCB Naturalis te Leiden, no. RMNH 96086). Rechts een detailopname van het pigmentloze gebied in de vleugelpenen van dezelfde kraai. Merk op dat de veren van een goede kwaliteit zijn en dat de schacht ook pigmentloos is. Foto's: Hein van Grouw.



Jonge Leucistische Bonte Kraai. Object in het Finse Museum voor Natuurlijke Historie in Helsinki (no: FMNH 2751).

cellen gaan dan ook ten onder aan hun taak.

Zoals gezegd, de melanoblasten liggen in de kiemlaag van de huid en deze kiemlaag is ook de plaats van waaruit de veer groeit. Zodra de melanoblast overgaat in een melanocyt vormt deze ook lange uitsteeksel (dendriet) die nodig zijn voor het vervoeren van de melaninekorrels. De dendrietten snoeren druppeltjes celplasma af die een aantal melaninekorrels bevatten. Zodra het druppeltje is afgesnoerd kan het worden opgenomen door een veercel. Op deze manier verzorgt de melanocyt pigment voor verscheidene cellen maar hij houdt dit niet al te lang vol. Tegen de tijd dat hij geen melanine meer kan produceren wordt de melanocyt zelf ook in de veercellen opgenomen. Inmiddels is de melanineproductie dan al overgenomen door de volgende lichting melanocyten.

Voor de productie van melanine is allereerst het aminozuur tyrosine nodig. Dit aminozuur wordt normaal gesproken vrijgemaakt uit het opgenomen voedsel. Daarnaast is ook het enzym tyrosinase nodig, want de twee stoffen samen maken de eerste vormingsstap (oxidatie) mogelijk. In de melanocyten is het enzym tyrosinase danook van nature aanwezig. Elke afwijking of verstoring in het hierboven beschreven proces kan van invloed zijn op de uiteindelijke pigmentatie van de veren. Dit kan zowel een erfelijke oorzaak hebben (mutaties) of veroorzaakt zijn door (tijdelijke) externe factoren, zoals hiervoor besproken.

Albino of Albinisme is zonder meer de meest bekende mutatie, maar ook de meest

foutief benoemde mutatie. Sterker nog, afwijkende witte veren worden vrijwel nooit veroorzaakt door Albinisme.

Een Albino dankt zijn pigmentloze (witte) verenpak aan de aangeboren afwezigheid van het enzym tyrosinase (Buckley 1982, Cooke & Buckley 1989, Fox & Vevers 1960, Van Grouw 2006, Lubnow 1963, Lucas & Stettenheim 1972). In een Albino is door een erfelijke oorzaak geen tyrosinase aanwezig in de melanocyten en,



Under-grizzle (opaline) Ekster in jeugdkleed. Foto: Pieter van den Hooven.

Volwassen Kauw met diverse pigmentloze veren. Deze vorm van pigmentloosheid is geen Leucisme maar het wordt waarschijnlijk veroorzaakt ouderdom of een (pigment)aandoening. Gefotografeerd in januari 2009 te Wilhelmshaven (D).
Foto: Gisela Nagel.



zoals we hebben gezien is dit enzym noodzakelijk voor de vorming van melanine. Dat betekent dus dat een Albino totaal geen melanine kan produceren en daarom volkomen pigmentloos (wit) is. De rode ogen en de roze huid worden veroorzaakt door de kleur van het bloed in het onderliggende weefsel.

Wat tot nu toe door de meeste ornithologen nog steeds wordt betiteld als Albino, of Gedeeltelijk Albino, is in werkelijkheid meestal een totaal andere afwijking die niets van doen heeft met Albino.

'Gedeeltelijk Albino' is overigens onmogelijk, want een Albino is domweg niet in staat om melanine te maken; ook niet een klein beetje.

Er zijn weliswaar verscheidene mutaties bekend die hun invloed hebben op het tyrosinase en daarmee dus op de pigmentatie. Deze mutaties zijn echter allemaal

varianten van hetzelfde gen, in de diergenetica bekend als het C-gen, dat in alle diersoorten verantwoordelijk is voor de vorming van tyrosinase (Robinson 1973, Searle 1968 en 1990). Deze mutaties kunnen allemaal als Albinisme worden beschouwd. De meest absolute is Albino: volledig melanine-pigmentloos. Een andere veel voorkomende mutatie van het 'albinogen' is Acromelanisme, van acro dat top betekent. Dit wordt ook wel Himalayan genoemd en veroorzaakt bijvoorbeeld het kleurpatroon van de Siamese kat en het Ruskonijn (Green 1961, Moutier e.a. 1973, Petrij e.a. 2001). Bij Acromelanisme is de afwijking van dien aard dat het tyrosinase in de melano-cyten temperatuurafhankelijk is geworden. Bij een normale lichaamstemperatuur vindt er geen melaninevorming plaats, terwijl dit wel gebeurt bij een lagere

Volwassen Kauw met pigmentloze veren. Dezelfde vorm van pigmentloosheid als de vogel te Wilhelmshaven, maar in een meer extreme vorm. Deze vogel is gefotografeerd in mei 2007 te Linlithgow (GB).
Foto: Kris Gibb.





Jonge Leucistische Kauw (coll. Brits Natuurhistorisch Museum te Tring, no. BMNH 1939.12.9.3744). Foto: Harry Taylor (BMNH).

temperatuur. De koudere lichaamsdelen zoals de neus, oren, voeten en staart krijgen dus meer pigment dan de warme lichaamsdelen (Iljin 1926, Iljin & Iljin 1930). Acromelanisatie komt ook voor bij vogels en ook hier is het een variant van het albinogen (Van Grouw 1997 en 2004). Het is ook waargenomen bij diverse soorten binnen de kraaienfamilie waaronder de Notenkraai *Nucifraga caryocatactes*, Ekster *Pica pica*, Roek *Corvus frugilegus* en de Zwarte Kraai *Corvus corone*.

Het is dus mogelijk om Albinisme als term te gebruiken, maar er is maar één Albino. Alle andere varianten (allelen) van het albinogen geven ook pigmentreducties, maar niet op dezelfde manier als in Leucisme. Leucisme wordt door een geheel andere erfelijke factor bepaald. In feite zijn er veel verschillende genen die Leucisme (kleurloze veren) kunnen veroorzaken, maar geen van deze genen heeft invloed op het tyrosinase. Albinisme en Leucisme zijn dus twee wezenlijk verschillende mutaties die ook als zodanig benoemd moeten worden. Alleen met een duidelijk onderscheid tussen de verschillende mutaties kan de daadwerkelijke diversiteit tussen soorten worden vastgesteld.

Leucisme

Bij Leucisme of Bontvorming zijn de ongepigmenteerde veren en huid dus niet het gevolg van een afwijking in de tyrosinase-aanmaak. In dit geval is de afwezigheid van de melanocyten de oorzaak

voor de pigmentloosheid.

Zoals gezegd, tijdens een normale ontwikkeling verplaatsen de melanoblasten zich al vroeg in het embryonale stadium naar de kiemlaag van de huid. Daar kunnen zij zich ontwikkelen tot melanocyten en zo de huid en veren voorzien van melanine.

Nu kan het voorkomen dat door een



Volwassen Leucistische Kauw (coll. NCB Naturalis te Leiden, no. RMNH 96115). Foto: Eelco Kruidenier (NCB Naturalis).

mutatie de melanoblasten zich niet kunnen verplaatsen naar de huid. Dit heeft tot gevolg dat er zich dus geen melanocyten zullen ontwikkelen en dus ook geen melanine in de huid en veren. In dit geval zal de vogel geheel pigmentloos zijn; dus witte veren en een roze huid. Maar geen rode ogen en dat is het uiterlijke verschil met Albino. Dat de ogen van leucistische dieren wel gepigmenteerd zijn wordt veroorzaakt door het feit dat de pigmentcellen in de ogen een andere embryonale oorsprong hebben. Zij stammen vooral van de oogblaasjes en niet van de neurale buis. Leucisme beïnvloedt alleen de verplaatsing van de melanoblasten die ontstaan zijn uit de neurale buis en hierdoor valt het pigment in de ogen dus buiten de invloed van Leucisme.

Behalve dat leucistische dieren volledig wit kunnen zijn, komen er meer algemeen ook vormen voor waarbij witte veren naast normaal gepigmenteerde ontstaan. Dit geeft een bont verenkleed en dit kan op verschillende manieren ontstaan. Zo is het mogelijk dat de verplaatsing van de melanoblasten naar de huid zich langzamer dan normaal voltrekt. Hierdoor bereiken de melanoblasten bepaalde delen van de huid pas wanneer die zich al zover heeft ontwikkeld, waardoor zij zich niet meer in de huid kunnen nestelen. Het gevolg is dus dat er in die delen van de huid geen pigment gevormd kan worden (Wagner 1959 en Wendt-Wagener 1961). Of er ontstaan in de neurale buis te weinig melanoblasten zodat zij in onvoldoende mate aanwezig zijn om het hele lichaam van pigmentcellen te voorzien (Daneel & Schumann 1961 en 1963). Afhankelijk van waar de melaninecellen ontbreken in de huid kunnen ook de snavel en/of de poten (deels) ongepigmenteerd zijn. Het is niet onwaarschijnlijk dat er nog andere erfelijke oorzaken zijn waardoor er geen melanocyten in de huid voorkomen. Hoe dat komt is niet eens zo belangrijk. Wat wel belangrijk is, is dat de afwezigheid van het pigment in de huid en veren bij Leucisme dus niet wordt veroorzaakt door het ontbreken van tyrosinase. Ook belangrijk om te onthouden is dat de meeste witte veren veroorzaakt door Leucisme echt wit zijn. Dit is natuurlijk logisch, want de melanocyten zijn tenslotte afwezig op die plaatsen waardoor er



Leucisme in de Roek. De witte veren rondom de snavelbasis zijn alleen zichtbaar in het jeugdkleed. Overige witte veren komen ook in het volwassen kleed terug (coll. Brits Natuurhistorisch Museum te Tring, jonge vogel: no. BMNH 1941.5.30.2671, volwassen vogel: BMNH 2006.37.1). Foto: Hein van Grouw.

ook geen pigment gevormd kan worden. Omdat verscheidene melanocyten verantwoordelijk zijn voor de pigmentafzetting is het mogelijk dat veren die groeien op 'de grens' van huddelen waarin wel en geen pigmentcellen aanwezig zijn, deels pigment ontvangen en deels kleurloos blijven. Dit zijn echter uitzonderingen. De eventueel gepigmenteerde veren en huddelen in een Leucist behouden hun normale kleur. Vogels met sterk opgebleekte veren of met veren die slechts gedeeltelijk pigmentloos zijn, worden vaak als leucistisch benoemd maar zijn dat niet. De kleurafwijking wordt hier bepaald door andere mutaties (Buckley 1982, Van Grouw 2010), waarvan Bruin de meest voorkomende is (Van Grouw 2010). Bonte dieren zijn vaak min of meer symmetrisch getekend en het is vaak vooral in de vleugels (slagpennen), buik, poten en het gezicht waar de melaninecellen ontbreken. Dit heeft alles te maken met de manier waarop de melanoblasten zich verspreiden. Zij vertrekken vanuit de



Corvus clericus, een 'nieuwe' kraaiensoort beschreven door Sparman in 1786. Dit was echter een jonge Roek met de algemeen voorkomende lichte vorm van leucisme wat zich uit in een witte keelvlak.

Foto: Harry Taylor (BMNH).

neurale buis en gaan op weg naar alle andere delen van het lichaam. Bij leucistische dieren treedt bijvoorbeeld een vertraging op in het tijdstip waarop de melanoblasten vertrekken en tegen de tijd dat zij de delen hebben bereikt die het verst van de neurale buis zijn verwijderd, kunnen ze niet meer worden opgenomen in de huid. Of, als er niet genoeg melanoblasten worden gevormd in de neurale buis, dan zullen de verst gelegen delen niet worden voorzien van pigmentcellen doordat de voorraad melanoblasten is uitgeput alvorens zij deze delen hebben bereikt. In alle gevallen zullen de niet bereikte delen kleurloos blijven. De verst gelegen delen zijn de kin en de handen (slagpennen) en deze blijven dan vaak ook het eerst kleurloos wanneer het om Leucisme gaat. De staartwortel ligt dicht bij de neurale buis en daarom worden witte staartpennen bij leucistische dieren veel minder vaak gezien.

De hoeveelheid wit kan per individu en per mutatie verschillen, van slechts enkele witte slagpennen tot vrijwel geheel wit. Om de mate van Leucisme aan te geven wordt de hoeveelheid witte veren wel in procenten uitgedrukt: 100, 75, 50 of 25

procent (Van Grouw 2006). Bij een 100% leucist is het hele lichaam pigmentloos, terwijl bij 25% leucisme 'slechts' een kwart van de bevedering wit is. Dit is natuurlijk een grove indeling maar dit maakt de schatting van het percentage witte veren wel makkelijker. En met deze vierdelige indeling wordt toch een goed beeld verkregen in welke mate leucisme voorkomt.

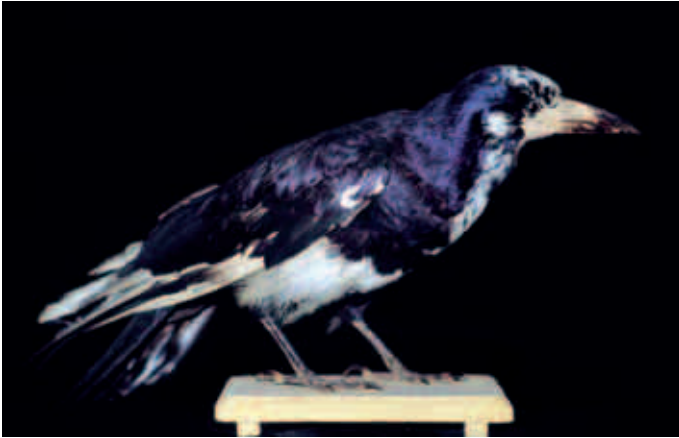
Hieronder wordt per soort aangegeven of het voorkomen van Leucisme, zoals hierboven gedefinieerd, bekend is bij de auteur. De gegevens zijn gebaseerd op meldingen van veldwaarnemingen (met foto's) in combinatie met meer dan vijftien jaar onderzoek van kleurafwijkende individuen in Europese Natuurhistorische Museumcollecties. Albino, of Albinisme, zal hier buiten beschouwing blijven. Eventuele andere vormen van witte veren komen wel aan bod indien dat van toepassing is bij de desbetreffende soort.

Zwarte Kraai en Bonte Kraai

Corvus corone* en *Corvus cornix

Zoals gezegd, witte veren in kraaien worden veel gezien maar de pigmentloosheid is meestal niet erfelijk. Bij deze dieren zijn de pigmentloze delen vaak als een brede band in de vleugels aanwezig (jeugdveren) of als een vlekkelig patroon (volwassen veren) en dit wordt zowel gezien bij de Zwarte Kraai als de Bonte Kraai.

Daarnaast is er een wel-erfelijke vorm welke in eerste instantie sterk lijkt op die veroorzaakt door voedseldeficiëntie. Ook deze erfelijke vorm wordt zowel bij de Zwarte Kraai als de Bonte Kraai gevonden, maar hierbij zijn alle veren echter min of meer gelijkmatig pigmentloos vanaf de basis. Het manifesteert zich vooral in de vleugelveren en soms de staartveren. De lengte van de gepigmenteerde top en de kleurloze basis kunnen erg verschillen per individu. In de meeste gevallen strekt de pigmentloosheid zich uit over ongeveer 1/3 van de veer en toont het zich vooral langs de schacht aan de binnenvaan van de veer. Bij de meer extreme gevallen kunnen beide veervanen aan de veerbasis wit zijn. Zodra het wit zich uitstrekt over meer dan de helft van de vleugelveren, dan zijn ook de



Volwassen Leucistische Roek, verzameld januari 1893 te Rijperkerk (Fr.). Object in het voormalige Zoologisch Museum te Amsterdam (no. ZMA 54604).

Foto: Hein van Grouw.

lichaamsveren meestal aangetast. Deze erfelijke vorm van pigmentverlies is ook bekend in de Gedomesticeerde Duif *Columba livia* en de Ekster *Pica pica*. In de Duif wordt het door de genetici Under-grizzle (onder-wit) genoemd. In de Ekster is deze mutatie onder de vogelkweker bekend als Opaline. In de rest van deze tekst zal ik de benaming Under-grizzle gebruiken.

Zoals hiervoor al was uitgelegd, elke keer wanneer er een nieuwe veer groeit, verandert een deel van de in de kiemplaag van de huid gelegen melanoblasten in melanocyten om zo de nieuwe veer te voorzien van melanine. Dit gaat ten koste van de melanocyten zelf en tegen de tijd dat hij geen melanine meer kan produceren wordt de pigmentatie overgenomen door de volgende lichting melanocyten. Bij Under-grizzle is er een storing in de taakovername van de melanineproductie door de volgende lichting melanocyten. Of er onvoldoende melanoblasten zijn om te veranderen in melanocyten tijdens de groei van de veer, of dat deze verandering niet snel genoeg gaat is niet duidelijk. Dit is ook niet zo belangrijk; feit is dat tijdens het begin van de groei van de veer er een min of meer normale pigmentatie plaatsvindt welke naar verloop van tijd stopt tijdens de verdere groei. Het resultaat is dus een deels witte veer met alleen kleur aan de top.

Over het algemeen zijn de jeugdveren minder gepigmenteerd dan de volwassen veren, terwijl de snavel en poten bij de jonge dieren ook nog deels ongepigmenteerd zijn. Bij de volwassen dieren zijn

deze wel volledig gekleurd en dus zwart. In het verleden is er onder andere in de Britse ornithologische literatuur veel gediscussieerd over het wit in de vleugelveren van kraaien (Harrison, C. 1963, Harrison, J. 1957a + b, Sage 1956 en 1964). Uit de beschrijvingen is niet altijd duidelijk of het om de vorm veroorzaakt door een voedselprobleem gaat of dat de erfelijke vorm, Under-grizzle, wordt bedoeld. De afbeeldingen die in deze artikelen werden gebruikt, laten duidelijk alleen pigmentafwijkingen zien die door voedsel deficiëntie werden veroorzaakt maar de verkondigde meningen over de



Jonge Leucistische Roek (State Darwin Museum te Moskou, no. SDM OF61).

Foto: Igor Fadeev.



Under-grizzle in extreme vorm in een adulte Zwarte Kraai, omgeving van Zwolle omstr. 1985. Dit mannetje heeft verscheidene jaren daar geleefd. Ongeveer vijf jaar eerder werd in dezelfde omgeving een vergelijkbaar vrouwtje gezien. Foto en informatie: Pieter van den Hooven.

oorzaken waren verschillend. Sinds de jaren vijftig werden kraaien met witte veren in West-Europa steeds meer gezien en gerapporteerd (Bosch 2004). Het gaat hier vrijwel altijd om pigmentverlies veroorzaakt door een voedingsprobleem. Dit probleem zal zeker verband houden met de urbanisatie van het landelijk gebied en de veranderingen in het agrarisch cultuurland sinds de jaren vijftig. In museumcollecties werden door mij geen gevallen gevonden van voor 1950. Van de erfelijke vorm, Under-grizzle, heb ik wel oudere gevallen gevonden.

Zoals eerder gezegd: het onderscheid is vaak erg moeilijk te zien, zeker in het veld. De gemiddelde expressie van Under-grizzle lijkt sterk op de pigmentloosheid veroorzaakt door voedseldeficiëntie.

Belangrijkste verschil is dat de veren van een kraai met Under-grizzle van een goede kwaliteit zijn zonder groei-onderbrekingen. Ook zijn de veerschachten in Under-grizzle deels wit terwijl zelf in de meest extreme vorm van pigmentloosheid door voedseldeficiëntie de schachten nooit volledig kleurloos zijn.

Leucisme, dus de erfelijke afwezigheid van pigmentcellen in de huid, is door mij nog nooit waargenomen in de Zwarte Kraai. Bij zijn neefje van Noord- en Oost-Europa, de Bonte Kraai, zijn mij wel enkele gevallen bekend. Deze dieren hadden wit in het gezicht, witte slagpennen, enige kleurloze nagels en pootschubben en soms ook witte veren aan de buik. Verder is mij nog een paar mogelijke

gevallen uit de literatuur bekend. Eén daarvan, toentertijd aanwezig in de wetenschappelijke collectie van het Natuurhistorisch Museum te Kopenhagen, was beschreven door Leverkühn (1889) en had een witte kin en witte slagpennen (*'Weisse Kehle und weisse aussere Schwungfedern'*). Deze beschrijving komt ook erg overeen met het hierboven beschreven patroon en het is dus zeer waarschijnlijk dat het hier inderdaad ook om Leucisme ging. Echter, omdat het object niet meer aanwezig is in Kopenhagen, kan dit niet meer met zekerheid worden vastgesteld.

Roek *Corvus frugilegus*

Jonge Roeken ontwikkelen, net als alle andere kraaiachtigen, de harde, stugge veren rondom de snavel. Tijdens hun eerste, onvolledige rui worden deze veren nog vervangen (Bährmann 1966), maar tijdens de volledige rui in hun tweede jaar komen deze veren niet meer terug en blijft de snavelbasis kaal. Bij jonge Roeken worden vrij regelmatig enkele witte veren aan de onderzijde van de snavel (de 'kin') gevonden. Dit lijkt in eerste instantie niets bijzonders en wanneer de dieren eenmaal volwassen zijn is hier niets meer van te zien. Naast de algemeen voorkomende kleine 'kinvlek' komen er ook gevallen voor waarbij meer veren in het gezicht wit zijn en waarbij ook de snavel deels pigmentloos is. Dit gaat dan meestal gepaard met enige witte slagpennen en/of kleurloze pootschubben en nagels. De kleur-

loze huid toont aan dat het hier om Leucisme gaat. Alle andere witte veren dan die rondom de snavelbasis blijven ook zichtbaar in het volwassen kleed. In de meest extreme gevallen zijn er zelfs witte veren aan de buik.

Dergelijke leucistische Roeken zijn waargenomen in Nederland, Duitsland, België, Frankrijk, Engeland, Finland, Denemarken, Rusland, Tsjechië en Bulgarije. En in Zweden. Al in 1786 beschreef de Zweed Sparrman, een student van Linnaeus, een roek met witte veren onder de snavel. Omdat hij niet beter wist, het fenomeen kleurmutatie was nog onbekend in die tijd, dacht hij dat het om een nieuwe soort ging. Hij noemde deze 'nieuwe soort' *Corvus clericus*.

Raaf *Corvus corax*

Het bekendste voorbeeld wellicht van Leucisme in kraaiachtigen wordt gevonden in de Raaf. Of, beter gezegd, werd gevonden in de Raaf. Sinds eeuwen kwam Leucisme voor in de populatie Raven op de Faeröer. De bonte dieren waren niet zo algemeen als de normale zwarte Raven, maar toch kwamen ze in redelijke aantallen voor. Ze waren voor de eilandbevolking in ieder geval aanleiding voor allerhande sagen en verhalen die teruggaan tot 1500. Door diverse wetenschappers in het verleden (begin 1800) werden ze aangezien voor een aparte soort. De witgeklepte Raven van de Faer öer werden daarom wel wetenschappelijk aangeduid met *Corvus leucomelas* en *Corvus leucophaeus*. Deze bonte Raven waren natuurlijk geen aparte soort, maar enkel

een kleurafwijking van de daar voorkomende gewone Raven. De Raven op deze eilanden worden overigens nu wel als een aparte ondersoort van de Raaf gezien, en hun officiële wetenschappelijke naam is *Corvus corax varius*. De naam *varius* werd al in 1764 gegeven door Brünnich en daarmee verwees hij ook naar de variatie in het verenkleed van deze Raven. In die tijd waren de bonte dieren nog steeds in redelijke aantallen aanwezig. Echter, in de eerste helft van 1900 zijn de laatste exemplaren geschoten, speciaal voor museumcollecties en sindsdien zijn ze niet meer gezien.

De auteur doet al enige jaren onderzoek naar de historie van deze bonte Raven en tot nu toe heeft hij nog 25 opgezette exemplaren in diverse musea weten te vinden.

Het bontpatroon was in alle Raven min of meer gelijk en de witte veren zaten vooral in de vleugels (slagpennen), aan de kop/borst en aan de buik. Alle dieren hadden pigmentloze pootschubben en de dieren met het meeste wit hadden ook deels-pigmentloze snavels.

Omdat de populatie Raven op deze eilanden geïsoleerd was kon deze mutatie zich gemakkelijk verspreiden en leek het daar een algemeen voorkomend verschijnsel te zijn. Inderdaad was dat het geval op de eilanden van de Färöer, maar zeker niet in de rest van de wereld. Met het uitroeien van de bonte populatie op deze Deense eilanden lijkt Leucisme in de Raaf te zijn verdwenen, want deze mutatie is nog nooit elders bij de Raaf gerapporteerd.



Twee foto's van een adulte Under-grizzle Zwarte Kraai uit de omgeving van Zwolle, april 2008.
Foto's: Pieter van den Hooven.



Under-grizzle Zwarte Kraai in jeugdkleed (coll. Brits Natuurhistorisch Museum te Tring, no. BMNH 1987.24.389).
Foto: Hein van Grouw.

Kauw *Corvus monedula*

De Kauw lijkt de soort te zijn waarbij Leucisme het meest voorkomt. Er worden immers veelvuldig Kauwen met witte veren waargenomen. In de meeste gevallen zitten de witte veren vooral aan de kop, borst en buik en in de meer extreme gevallen ook op de rug. De grote vleugelveren zijn vaak nagenoeg niet aangedaan. Hetzelfde geldt voor de staartveren. In een andere vorm zijn het juist vooral de grote vleugelveren die wel zijn aangetast. Opvallend is dat in beide gevallen de snavel en poten normaal gepigmenteerd zijn en zelfs een enkele kleurloze pootschub of nagel wordt bij deze dieren niet gezien. Ook opvallend is dat deze bonte Kauwen altijd volwassen dieren zijn. Tot nog toe is mij geen dergelijke bonte Kauw in jeugdkleed bekend. Uit dit alles valt af te leiden dat deze vorm van witte veren geen Leucisme is en dat het waarschijnlijk ook niet om een erfelijke afwijking gaat.

Waarschijnlijker is dat de vogels hun witte veren op latere leeftijd krijgen en dat het iets van doen heeft met conditie of ouderdom. Uit de gegevens van vogelringers zou bijvoorbeeld kunnen blijken of Kauwen die als normaal gekleurd zijn geringd, wellicht later als bont worden teruggemeld. Bij merels bijvoorbeeld is dit verschijnsel wel bekend en veelvuldig gerapporteerd. Uit de vele museumexemplaren die ik heb onderzocht, blijkt dat in de vorm met vooral de grote vleugelveren aangetast, deze witte vleugelpennen vaak van een slechtere kwaliteit zijn. En uit de

obductie van twee van dergelijke bonte Kauwen bleek dat deze dieren volledig gedegenererde geslachtsorganen hadden en dat zij voor hun dood in een langdurige, algemeen slechte lichamelijke conditie verkeerden. Dit alles wijst erop dat deze vorm van pigmentverlies niet wordt veroorzaakt door een erfelijke kleurmutatie maar dat het een gezondheidsprobleem is.

De andere en meer algemene vorm, met vooral de lichaamsveren wit, lijkt een minder problematische oorzaak te hebben en in dit geval is een bepaalde pigmentaandoening zeer aannemelijk. Bij mensen is bijvoorbeeld de pigmentaandoening vitiligo bekend. Deze afwijking vernietigt de melanocyten in de huid met als gevolg dat die huddelen pigmentloos worden. Als dat gebeurt op plaatsen waar ook haar groeit, dan wordt dat haar meestal ook pigmentloos. Naar schatting heeft 0,5 tot 1% van de wereldbevolking vitiligo. Of er ooit onderzoek is geweest naar vitiligo in vogels is mij niet bekend, maar dat pigmentaandoeningen ook bij vogels kunnen voorkomen lijkt logisch. Ook ouderdom kan een rol spelen in het afsterven van pigmentcellen met witte veren als gevolg. Het progressief verliezen van pigmentcellen vanaf een bepaalde leeftijd, met elk jaar meer pigmentloze veren als gevolg, wordt wel 'Progressive greying' genoemd. Er zijn erfelijke vormen hiervan bekend, maar andere oorzaken zijn zeker niet uitgesloten. Verder onderzoek naar het pigmentverlies in de Kauw zou interessant kunnen zijn,

Under-grizzle in lichte vorm bij aldulte Zwarte Kraai, 26 September 2008 te Leipzig. Alle vleugelveren zijn op dezelfde manier en op dezelfde plaats pigmentloos. Dat wijst erop dat de pigmentloosheid wordt veroorzaakt door een erfelijke pigmentafwijking en niet door bijvoorbeeld voedseldeficiëntie. In dat laatste geval zou de pigmentloosheid meer vlekkelig over de vleugelveren verspreid zijn geweest.
Foto: M. Putze.



vooral omdat het tamelijk algemeen in deze soort lijkt voor te komen, terwijl dit in de andere verwante soorten niet of nauwelijks wordt gezien.

Wat de oorzaak ook mag zijn, de Kauwen met witte veren die zo vaak worden gezien, zijn dus geen leucisten.

Tot op heden zijn mij bij de Kauw slechts drie gevallen bekend van echt leucisme. De eerste vogel, in jeugdkleed, had zijn vleugels, kop, borst en buik vrijwel geheel wit. Ook de snavel en poten waren vrijwel volledig pigmentloos. Het tweede exemplaar, ook in jeugdkleed, is minder



Leucistische Raaf van de Faeröer-eilanden (coll. Übersee-Museum te Bremen).
Foto: Gabriele Warnke (Übersee-Museum).

extreem en heeft witte veren in het gezicht, witte slagpennen en verschillende kleurloze nagels en pootschubben. De derde vogel, een volwassen exemplaar, heeft witte slagpennen en is gevlekt aan de kop, borst en buik. De poten hebben deels pigmentloze schubben.

De eerder genoemde mutatie Under-grizzle bij de Zwarte Kraai komt ook voor bij de Kauw, zij het dat deze in de Kauw minder algemeen is. Bij de Kauw blijkt de pigmentafzetting ook eerder 'uitgeput' te zijn dan bij de Zwarte Kraai. Met andere woorden: de gepigmenteerde veertoppen zijn veel smaller en de vogel is veel witter. Hetgeen voor de Zwarte Kraai geldt is ook van toepassing op de Kauw; over het algemeen zijn de jeugdveren nog minder gepigmenteerd dan de volwassen veren, terwijl de jonge dieren ook nog deels ongepigmenteerde poten en snavel hebben. In de volwassen dieren zijn de snavel en poten volledig gepigmenteerd.

Tot slot

Anders dan 'witte veren' in het algemeen, blijkt echt Leucisme zoals hierboven gedefinieerd zeldzaam te zijn in kraaien van het geslacht *Corvus*. In de Zwarte Kraai is het tot op heden nog nooit door mij vastgesteld, terwijl in de Roek Leucisme, zij het in beperkte mate, niet ongewoon is. Afgaande op de plaatsen waar de witte veren voorkomen lijkt Leucisme in de Raaf, Roek, Bonte Kraai en Kauw door dezelfde mutatie te worden veroorzaakt. In alle vier de soorten zijn de vleugels, de kop/borst, de poten en de



Volwassen Kauw met een vrijwel compleet pigmentloos verenkleed. De huid is echter normaal gepigmenteerd en daarom is deze afwijking geen Leucisme. Of deze pigmentloosheid wordt veroorzaakt door een erfelijke kleurafwijking of door een externe factor of aandoening is nog niet bekend. Dit dier is gefotografeerd in april 2006 te Wilhelmshaven (D).
Foto: Rolf Nagel.

buik gedeeltelijk pigmentloos. Echter de overgrote meerderheid van de gevallen van pigmentverlies lijkt te worden veroorzaakt door externe factoren. In de kraai is het vrijwel zeker het gevolg van voedseldeficiëntie en/of een gifstof waardoor het lichaam geen tyrosine kan vrijmaken uit het opgenomen voedsel. Dit tyrosine is, zoals we gezien hebben, noodzakelijk om de pigmentproductie op gang te helpen. In de Kauw zou een bepaalde pigmetaandoening (zoals vitiligo) een oorzaak kunnen zijn. Verder specifiek onderzoek hiernaar is nodig om echt duidelijkheid te krijgen. Sporadisch worden in alle soorten, maar het meest in de Kauw, individuen gezien die vrijwel helemaal wit zijn, met nagenoeg geen gekleurde veren meer, maar die wel normaal gepigmenteerde poten en snavel hebben. Tot op heden is niet duidelijk of het hier om een erfelijke eigenschap gaat of niet. Het is zeer aannemelijk dat dit wordt veroorzaakt door een externe factor of aandoening, maar zeker is dat nog niet. Voor zover

bekend zijn het altijd volwassen dieren waarbij dit wordt waargenomen. Het is zeker niet een extreme vorm van het hierboven beschreven Under-grizzle, want de gekleurde veren in deze witte dieren zijn duidelijk anders getekend dan in Under-grizzle. Bij enkele andere vogelsoorten, waaronder de Gedomesticeerde Duif en de Izabeltortel *Streptopelia roseogrisea*, zijn mutaties bekend (Grizzle) waarbij de veren grotendeels ongepigmenteerd blijven terwijl de huid wel gekleurd is. De melanocyten zijn ook gewoon aanwezig in de huid, maar er wordt nauwelijks of geen pigment afgegeven aan de veren. Deze mutatie is dan ook geen leucisme. De naamgeving van kleurafwijkingen, zowel in het heden als in het verleden, is lastig en veroorzaakt vaak ook veel verwarring, vooral vanwege het feit dat er weinig kennis op dit gebied is bij de meeste ornithologen. Hierdoor worden bijvoorbeeld veel verschillende namen gebruikt voor hetzelfde verschijnsel. Andersom komt overigens ook voor;

dezelfde naam wordt gebruikt voor verschillende mutaties. Kortom, verwarring alom.

Het is vaak zonder meer lastig om in het veld mutaties te herkennen, ik zal de laatste zijn om dat te ontkennen, maar om dan alles maar gewoon 'Albino' of 'Leucisme' te noemen is iets te simpel. Ik ben mij er terdege van bewust dat een benaming als bijvoorbeeld Under-grizzle niet ideaal is, maar door het voorlopig zo te noemen geeft het wel het verschil met echt Leucisme aan. En vooral, en dat is belangrijk: het onderscheid tussen de verschillende mutaties. Kleurafwijkingen moeten niet worden benoemd naar hun uiterlijk maar naar hun genetische achtergrond, want alleen dan kan de diversiteit in soorten echt worden vastgesteld.

Het zou mooi zijn als er uiteindelijk een internationaal eenduidige classificatie voor kleurafwijkingen zou komen. Zelf gebruik ik voor de meest algemene mutaties de Engelse benamingen zoals die in de wetenschappelijke Diergenetica ook worden gebruikt, zoals Albino, Brown, Dilution, Leucism, Ino en Melanism. De diergenetica is voornamelijk gericht op zoogdieren, vooral muizen, maar omdat de melaninepigmentatie in zoogdieren en vogels gelijk is, is die dus ook prima te gebruiken voor vogels. De identificatie van deze mutaties is niet zo moeilijk wanneer men bekend is met de oorspronkelijke pigmentatie en wanneer men weet wat deze mutaties aan veranderingen in de pigmentatie teweegbrengen.

Dankwoord

Allereerst wil ik de volgende personen van harte bedanken voor het belangeloos beschikbaar stellen van hun fotomateriaal: Pieter van den Hooven (NL), Gisela Nagel (D), Rolf Nagel (D), M. Putze (D), Jens Hering (D), Kris Gibb (UK) en Chris Wilson (UK). Verder Steven van de Mije van het NCB Naturalis Leiden en Peter René Becker en Gabriel Warnke van het

■ H.J. van Grouw, Curator, Bird Group, Department of Zoology, The Natural History Museum, Akeman Street, Tring, Herts, HP23 6AP, Groot-Brittannië, e-mail: h.van-grouw@nhm.ac.uk.

LITERATUUR:

Bährmann, U. (1958): Zur Mäuser einiger Rabenvögel. *Vogelwelt* 79:129-135.

Bährmann, U. (1966): Die 'Gesichtsmäuser' der Saatkrähe (*Corvus frugilegus frugilegus* L.). *Zool. Abh. Dresden* 28:221-234.

Bosch, S. (2004): Schwarz und weiss: Weisse Gefiederanteil bei Aaskrähe *Corvus corone* in

ROSSE GRUTTO, SPRINKHAANZANGER EN NACHTEGAAL

27-29 april of 11-13 mei

Leiding: Arie Ouwerkerk

Prijs: €167,- volpension, slaapzaaltje,
inclusief fietshuur

Het voorjaar op Terschelling is een fascinerende tijd voor de vogelaar. Of je nu een wat gevorderde liefhebber bent of beginner, er is van alles te beleven. Aan het begin van de broedtijd zingen vogels om hun territorium af te bakenen. In het bos de bekende Roodborst, Tijftjaf en Zanglijster, in het duin de zojuist uit Afrika teruggekeerde Sprinkhaanzanger met de kenmerkende snorrende zang of het beroemde geluid van de Nachtegaal. In de polder hebben onze weidevogels het hoogste woord terwijl op het wad grote groepen Rosse Grutto's en Rotganzen zich opmaken voor hun reis naar Siberië. Samen met Arie Ouwerkerk gaat u op zoek naar dit alles.

Internet: www.folkshegeskoalle.nl

E-mail: info@folkshegeskoalle.nl

Telefoon: (0562) 44 89 54

Übersee-Museum in Bremen voor de foto's van objecten in hun collecties.

Ook mijn vader Jan van Grouw, een niet-vogelaar, voor zijn zinvolle opmerkingen over de leesbaarheid en begrijpelijkheid van de tekst.

Ten slotte een nadrukkelijk woord van dank voor Olivier Poncin, projectleider van het onderzoek naar het West-Nijlvirus bij vogels uitgevoerd door het Nationaal Instituut voor Natuurwetenschappen in Brussel; zowel voor de foto's die hij beschikbaar heeft gesteld, alsook voor zijn waardevolle informatie. Olivier heeft mij voorzien van alle gegevens over kraaien met witte veren die hij had verzameld in het kader van het hiervoor genoemde onderzoek. Hoewel dat onderzoek niet gericht was op het onderzoeken van 'kraaien met witte veren', heeft zijn informatie wel veel bijgedragen aan het inzicht in de relatie tussen omgeving en pigmentverlies.

- Deutschland. Ornithologische Mitteilungen 56:396-403.
- Buckley, P.A. (1982):** *Avian Genetics*. In 'Diseases of Cage and Aviary Birds', (red. M. Petrak) 2nd edn., Chapter 4, p. 21-110. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Cooke, F. & P.A. Buckley (1989):** *Avian Genetics, A population and ecological approach*, Academic Press Limited, London.
- Daneel, R. & H. Schumann (1961):** Über die Entstehung und Vererbung der Blesse bei Mäusen. Zeitschrift für Vererbungslehre 92:69.
- Daneel, R. & H. Schumann (1963):** Die Entstehung des Farbmusters beim Lakenfelder Huhn. Roux' Archiv für Entwicklungs Mechanik 154:405-4016.
- Fox, H.M. & G. Vevers (1960):** *The Nature of Animal Colours*, Sidgwick and Jackson Limited, London.
- Green, M.C. (1961):** Himalayan, a new allele of the albino in the mouse. *Journal of Heredity* 52:73-75.
- Grouw, H.J. van (1997):** Mutaties bij de Lachduif 11: Kleurkop. *Onze Vogels* 58(2):70-71.
- Grouw, H.J. van (2004):** De Lachduif 7: kleurloze kleuren. *Vogelvreugd* 84(6):230-231.
- Grouw, H.J. van (2006):** Not every white bird is an albino: sense and nonsense about colour aberrations in birds. *Dutch Birding* 28(2):79-89.
- Grouw, H.J. van (2010):** How to recognize colour aberrations in birds (in museum collections). In: *Proceedings of the Sixth European Bird Curators Meeting*. Editors: Michel Louette, Garin Cael & Wim Tavernier. *Journal of Afrotropical Zoology*. Special issue.
- Harrison, C.J.O. (1963):** Mottled plumage in the genus *Corvus*, its causations and relationship to fundamental barring. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 83:41-50.
- Harrison, J.M. (1957a):** The 'White wing-barring' and other variants in the Carrion Crow and Rook. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 77:84-85.
- Harrison, J.M. (1957b):** Significant pattern variations in European Corvids. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 77:131-133.
- Ijijn, N.A. (1926):** Investigations of the temperature influence on the Himalayan rabbit's pigmentation. *Trans. Lab. Exp. Biol. Zoopark of Moscow* 1:130-181.
- Ijijn, N.A. & V.N. Ijijn (1930):** Temperature effects on the color of the Siamese cat. *Journal of Heredity* 21:309-318.
- Leverkühn, P. (1889):** Über Farbenvarietäten bei Vögeln II. *Journal für Ornithologie* 37(1):120-136.
- Lubnow, E. (1957):** Die Pigmentierung des japanischen Seidenhuhns. *Biologisches Zentralblatt* 76(3):316-342.
- Lubnow, E. (1963):** Melanine bei Vögel und Säugetieren, *Journal für Ornithologie* 104(1):69-81.
- Lucas, A.M. & P.R. Stettenheim (1972):** *Avian Anatomy-Integument, Part II. Agriculture Handbook* 362, Agriculture Research Service, Washington.
- Moutier, R., K. Toyama & M.F. Charrier (1973):** Himalayan allele at the albino locus in the Norway rat. *Journal of Heredity* 64:303-304.
- Petrij, F., K. van Veen, M. Mettler & V. Bruckmann (2001):** A second Acromelanistic Allelomorph at the Albino Locus of the Mongolian Gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Journal of Heredity* 92(1):74-78.
- Robinson, R. (1973):** Acromelanistic Albinism in Mammals. *Genetica* 44:454-458.
- Rollin, N. (1964):** Non-hereditary and hereditary abnormal plumage. *Bird Research* 2(1), World Bird research Station Glanton, Northumberland.
- Sage, B.L. (1956):** Notes on an aberrant Carrion crow *Corvus corone corone* Linnaeus obtained in Hertfordshire. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 66:64-65.
- Sage, B.L. (1962):** Albinism and melanism in birds. *British Birds* 55:201-226.
- Sage, B.L. (1964):** Mottled plumage in the genus *Corvus*. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 84:25-30.
- Searle, A.G. (1968):** *Comparative genetics of coat colour in mammals*, Academic Press, New York.
- Searle, A.G. (1990):** *Comparative genetics of albinism*. *Ophthalmic Paediatric and Genetics* 11:159-164.
- Sparman, A. (1786):** *Museum Carlsonianum, in quo novae et selectae aves, coloribus ad vivum brevique descriptione illustratae, suasu et sumptibus generosissimi possessoris. Fasciculus I:1-29.*
- Terluin, A.B. (1996):** Opmerkelijke toename van partieel albinistische Zwarte Kraaien *Corvus corone* in de Rotterdamse noordrand. *het Vogeljaar* 44(5):208-215.
- Terluin, A.B. (1998A):** Witgeklepte Zwarte Kraaien *Corvus corone* kampen met een tekort aan goede voeding. *het Vogeljaar* 46(3):107-118.
- Terluin, A.B. (1998B):** Albinistische Zwarte Kraaien, Kauwen en Eksters. *het Vogeljaar* 46(3):119-124.
- Terluin, A.B. (2009):** Waarnemingen van albinisme en hongerstrepen bij vogels. *het Vogeljaar* 57(6):243-260.
- Wagner, G. (1959):** Die Entstehung der Scheckung bei der Haubenratte. *Biologisches Zentralblatt* 78(3): 451-460.
- Wendt-Wagener, G. (1961):** Untersuchungen über die Ausbreitung der Melanoblasten bei Einfarbig Schwarzen Ratten und bei Haubenratten. *Zeitschrift für Vererbungslehre* 92:63-68.