

De haarkleur bij het paard

R. Geurts



Centrum voor Landbouwpublikaties en Landbouwdocumentatie
Wageningen - 1973

Inhoud

Inleiding en begrippen	7
1 Het ontstaan van de haarkleur	13
2 De benaming van haarkleuren	18
2.1 Bruin	19
2.2 Zwart	20
2.3 Vos	20
2.4 Schimmel	22
2.5 Bont	23
2.6 De verdunde kleuren	24
2.7 Wit	25
2.8 Aftekeningen	25
3 Het E-gen	28
4 Het A-gen	30
4.1 De wildkleur	32
4.2 De haarkleur bij het Fjordenpaard	35
4.3 Bruin	39
5 Het B-gen	44
5.1 Zwart	45
5.2 De voskleur	45
6 De verdunningsgenen	51
6.1 Valk	53
6.2 Muisvaal	56
6.3 Isabel	57
6.4 Silver dappled	61
6.5 Andere verdunningsgenen	63

7 De schimmelgenen	64
7.1 Veranderlijk schimmel	64
7.2 Blijvend of onveranderlijk schimmel	66
7.3 Stekelharigheid	68
8 De bontgenen	70
8.1 Platenbont of koebont	71
8.2 Panterbont	73
8.3 Witkopbont	81
8.4 Overo	82
8.5 Sabino	84
8.6 Dominant wit	92
8.7 Skjvet	93
8.8 Witte aftekeningen	94
Literatuur	96

Inleiding en begrippen

Men heeft reeds lang een globaal inzicht in de erfelijkheid van de basiskleuren van het haar bij paarden. Nu men echter in de fokkerij (vooral bij die van de Welshpony) in aanraking komt met meer kleurvariëaties dan het traditionele bruin, zwart en vos, is het gewenst, de ideeën en hypothesen betreffende hun ontstaan eens nader te bezien. Dit komt neer op de studie van hun genetische achtergrond. In deze publicatie zullen daarbij voornamelijk de inzichten van Castle worden gevolgd, een van de autoriteiten op dit gebied.

Dit heeft ertoe geleid, bij de indeling naar hoofdstukken niet de kleuren zelf, maar de genetische factoren, die men voor de haarkleur van het paard bepalend acht, centraal te stellen. Nu is daarover niet veel bekend, zodat men voor vele kwesties voorlopig aangewezen blijft op informatie uit de vergelijkende genetica van haarkleuren bij andere diersoorten. Daar komt bij, dat het onderzoek bij paarden door het grote generatie-interval en het kleine aantal afstammelingen veel tijd zal kosten en duur is, vooral in vergelijking met dat bij knaagdieren. Het genetisch populatie-onderzoek van stamboekgegevens kan dit bezwaar maar ten dele opheffen mede daar de gegevens hieruit dikwijls onvolledig en onbetrouwbaar zijn.

Op de eenvoudige Mendelse wetten van splitsing en hergroepering, die voor de meeste kleurgenen gelden, en waarmee de uitkomst van een paring, bijvoorbeeld bruin \times zwart, kan worden bepaald, wordt niet ingegaan. De kennis hiervan wordt bekend verondersteld. Wel leek het nuttig, een overzicht te geven van de belangrijkste begrippen uit de erfelijkheidsleer voor zover die ter sprake komen bij de haarkleurgenetica.

Wat het gebruik van genetische symbolen betreft bestaat helaas geen uniformiteit. De aangewezen weg leek, hierbij de school van Castle als uitgangspunt te nemen. Een beschrijving van de voornaamste haarkleuren, alsmede de hiervoor momenteel gangbare benamingen, mag hierbij niet ontbreken. De tegenwoordig daarvoor gebruikte nomenclatuur is sterk vereenvoudigd in vergelijking met de vroegere, meer barokke aanduidingen, waardoor aan duidelijkheid zeker is gewonnen.

Begrippen uit de erfelijkheidsleer

chromosoom	Chromosomen zijn, in een bepaald stadium van de kerndeling zichtbare, staafvormige deeltjes opgebouwd uit kleurbare schijfjes die beschouwd worden als dragers van erfelijke factoren of genen, en uit minder goed kleurbare of heterochromatische gedeelten die door sommigen gezien worden als reservoires van inactieve genen. Ieder gen heeft in het chromosoom een bepaalde plaats of locus. Het gen is op zo'n locus verwisselbaar met een door mutatie (plotselinge verandering) ontstane functioneel andere vorm of allel van dit gen. In de lichaamscellen zijn de chromosomen, dus ook de loci paarsgewijs aanwezig.
gen (genen)	
locus (loci)	
mutatie	
allel (allelen)	
genotype	Het geheel van aanwezige genen, de genetische samenstelling, noemt men het genotype; de uiterlijke verschijningsvorm als uitdrukking van de werking van de genen plus de uiterlijke omstandigheden noemt men het fenotype. Door vereniging van twee gameten (geslachtscellen) die op een bepaalde locus hetzelfde allel (A of a) hebben ontstaat een organisme (individu), waarin dit allel dubbel aanwezig is (AA of aa); voor dit allel heet het organisme dan homozygoot: het kan op zijn beurt slechts A- of a-gameten vormen; het is fokzuiver voor dit allel. Wanneer de twee gameten een verschillend allel hebben (A en a) op de betreffende locus ontstaat een heterozygoot individu (Aa) dat fokonzuiver is: het geeft namelijk voor de helft A-gameten en voor de helft a-gameten af bij de vorming van de geslachtscellen (waarbij het aantal chromosomen tot de helft wordt teruggebracht = reductiedeling).
fenotype	
gameten	
homozygoot	
fokzuiver	
heterozygoot	
fokonzuiver	
reductiedeling	
dominant	In het algemeen krijgt een mutant allel het dominantie-symbool (hoofdletter) wanneer het zich in heterozygote vorm in enig opzicht onderscheidt van het oorspronkelijk gen. Meer in het bijzonder is een factor dominant wanneer hij ook in heterozygote

vorm volledig tot uitdrukking komt, zodat fenotypisch homozygoten en heterozygoten niet van elkaar zijn te onderscheiden.

recessief

Een recessief allel (kleine letter) heeft geen effect in enkelvoudige vorm, maar komt slechts tot uitdrukking in homozygote vorm. Onvolledig (incompleet of partieel) dominant is een gen A wanneer het bijbehorende kenmerk zich in de heterozygoot Aa in geringere sterkte ontwikkelt dan in de homozygoot AA, of wanneer het tot uitdrukking komt in een fenotype dat intermediair is, d.w.z. staat tussen de verschijningsvormen van de genotypen AA en aa.

onvolledig dominant

intermediair

Op verschillende wijzen kunnen allelen van één paar, maar ook allelen van verschillende genparen elkaar beïnvloeden in hun werking. Dit verschijnsel noemt men interactie. Een van de vormen van niet-allele interactie is de epistasie. Een epistatisch ('bovenstaand') gen maskeert het fenotypisch effect van een ander gen (dit laatste is dan hypostatisch). Het epistatisch gen kan dominant zijn. Zo zal bij een witgeworden G-schimmel niet meer zichtbaar zijn welke kleur oorspronkelijk aanwezig was. Het epistatisch gen kan ook recessief zijn: de albino, die homozygoot is voor het recessieve c-allel, kan onzichtbaar (cryptomeer) alle andere kleurfactoren voeren.

interactie epistasie

hypostasie

Een andere vorm van interactie zien we bij de bontgenen. Hier kunnen verschillende genen die ieder een geringe graad van bonthed veroorzaken elkaar zodanig beïnvloeden, dat een geheel wit fenotype ontstaat. Factoren die elkaar wederkerig nodig hebben, dus slechts gezamenlijk een bepaald kenmerk te voorschijn roepen, heten complementair. De werking van een gen dat meer dan één kenmerk beïnvloedt noemt men pleiotropie. Vaak wordt een kenmerk dat een kwantitatieve variabiliteit vertoont bepaald door de samenwerking van meerdere genparen (polygenen), die ieder voor zich een klein

cryptomeer

complementair

pleiotropie

polygenie

additief homomerie	effect hebben. Binnen ieder genpaar kan de werking intermediair of dominant zijn. Wanneer deze genen elkaar versterken (additief werken) spreekt men van cumulatieve polygenie of homomerie. Cumulatief samenwerkende genen hebben vaak een werkingsgraad van zeer verschillende sterkte, zodat men naast een hoofdgen, dat de ontwikkeling van een kenmerk voornamelijk bepaalt, nog als modificatoren optredende bijgenen of modificerende genen kan onderscheiden. Deze staan meestal samen als het onverdeelde restgenotype tegenover één paar hoofdgenen.
modificator	
penetrantie	Onder de penetrantie van een gen verstaat men de frequentie van voorkomen van het bijbehorende kenmerk of het percentage waarin dit kenmerk in het bij een bepaald genotype behorend fenotype tot uitdrukking komt. De sterkte of graad van de kenmerkontwikkeling in dit fenotype is de expressiviteit.
expressiviteit	
koppeling van genen	Genen die in hetzelfde chromosoom liggen en dus samen worden overgeërfd heten gekoppeld. Naast genmutaties kunnen ook veranderingen optreden in grotere structuren. Door breuken in de chromosomen kunnen symmetrische delen uitgewisseld worden tussen chromosomen van één paar. Deze uitwisseling of 'crossing over' kan leiden tot scheiding van gekoppelde genen. Bij een translocatie raakt een deel van een chromosoom los en hecht zich aan een ander chromosoom. Een translocatie tussen chromosomen van één paar leidt tot verdubbeling van chromosoomdelen en dus tot gen-duplicatie. Aansluitend aan een dubbele breuk in een chromosoom kan een inversie (omkering) optreden van een stuk in dit chromosoom waardoor een wijziging plaatsvindt in de normale rangschikking van de genlocaties. Wanneer deze verandering merkbaar is in het fenotype spreekt men van een positie-effect. Het vaststellen van meerdere mutante allelen van
uitwisseling crossing over translocatie	
gen-duplicatie	
inversie	
positie-effect	

eenzelfde gen, die dus per definitie alle tot een bepaalde locus behoren en onderling verwisselbaar zijn op deze locus (en de Mendelse wetten volgen), heeft geleid tot het begrip van de multiple allelen of allelomorfe serie. Binnen zo'n serie bestaat meestal een trapsgewijze dominantie-verhouding voor wat betreft de werkingsgraad van de allelen. Intussen heeft men door het verschijnsel van uitwisseling kunnen vaststellen dat bij verschillende series de allelen pseudo-allelen zijn daar ze zich tegelijk op dezelfde locus bevinden, die hierdoor als complex-locus moet worden beschouwd.

Chromosomen van één paar noemt men wel homolog. Men spreekt ook van homologie tussen genen wanneer ze eenzelfde werking ontplooiën bij verschillende diersoorten. Deze homologie is een belangrijk begrip in de vergelijkende genetica. Het aantonen van homologe genen berust o.a. op vergelijking van gekoppelde genen, op het voorkomen van gelijke allelomorfe series, op het vaststellen van eenzelfde effect van bepaalde recessieve factoren bij kruising van nauwverwante diersoorten en op het vaststellen van een gelijke pleiotropische werking van deze genen; wat de haarkleurfactoren betreft, op de vergelijking van de werkingswijze van genen, bijvoorbeeld door transplantatieproeven met foetale huid binnen of buiten de diersoort.

multiple allelen
allelomorfe serie

pseudo-allelen
complex-locus

homologie

Niet altijd kan men een gen dominant of recessief noemen volgens de begrippen uit de klassieke genetica. Deze zijn vrij strak gedefinieerd en hebben slechts betrekking op het fenotype. Bij de serie van de bontfactoren ziet men wel dat allelen soms niet geheel recessief zijn, maar ook niet (sterk) dominant, en een geringe expressie vertonen in de heterozygoot. Men zou deze allelen kunnen opvatten als voorwaardelijk dominant, omdat hun expressie afhangt van het geheel van de aanwezige gen-modificatoren en bovendien van andere werkingen, waaronder selectie. Door verdere selectie en voortgaande werking van modificatoren, in de zin van expressie-verminderend, zullen ze uiteindelijk overgaan in volledig reces-

sieve allelen.

In de formule van het genotype zal de volledige dominantie van een allel altijd aangegeven worden met slechts één hoofdletter, bijvoorbeeld A-, dat wil zeggen dat het voor het betreffende fenotype geen verschil maakt of men met de toestand AA of Aa te maken heeft. De partiële dominantie wordt aangegeven met twee letters, bijvoorbeeld Dd: de heterozygote conditie en DD: de homozygote conditie, daar de fenotypen immers verschillend zijn. Bij een fenotype dat tot stand komt door de werking van een recessief allel wordt in de genetische formule uiteraard altijd de dubbele kleine letter gebruikt. Wanneer twee genotypen verschillende allelen voeren van een van de aanwezige factoren zonder dat dit zichtbaar is in het fenotype, zal voor deze genotypen slechts één formule worden gebruikt. Daarin komen de betreffende allelen naast elkaar voor, gescheiden door een streepteken, bijvoorbeeld E-/ee.

1 Het ontstaan van de haarkleur

De kleur van het haar en van de huid bij het paard wordt bijna geheel bepaald door de aan- of afwezigheid van het pigment melanine. Dit pigment komt voor in twee chemisch verschillende vormen: het eumelanine (zwart of bruin) en het feomelanine (geel of rood). Beide zijn ze te zien als korreltjes in schors en merg van het haar, in de opperhuid (epidermis), de lederhuid (corium of dermis), de iris (regenboogvlies) en in andere delen van het oog. De korrels worden gevormd in de melanocyt of pigmentcel uit celeiwitten. Ze bezitten een regelmatige structuur, het skelet, waaraan zich het eigenlijk pigment hecht. Melanine ontstaat via een aantal tussenprodukten door middel van enzymen uit de grondstof tyrosine. Op de hieraan ten grondslag liggende chemische processen hoeft hier niet verder te worden ingegaan; bovendien is – in tegenstelling tot die van het eumelanine – van de chemie van het feomelanine nog weinig bekend. Wel weet men dat het verschil tussen beide pigmentsoorten genetisch bepaald wordt.

In een vroeg stadium van de embryonale ontwikkeling begint de aanleg van het zenuwstelsel met het ontstaan van een groeve midden in de bovenkant van de nog min of meer plaatvormige vrucht. Zeer snel wordt deze groeve dieper, komen de zijwanden boven bij elkaar en verbinden zich; door dit proces wordt de zogenaamde neurale buis van de oppervlakte afgesnoerd. In het weefsel dat de zijkanten van de neurale buis begrenst, de zogenaamde neurale lijst of gangliënlijst, ontwikkelen zich de primaire melanoblasten (pigmentmoedercellen). Deze verplaatsen zich naar de huid en andere weefsels in aanleg, en rijpen uiteindelijk tot melanocyten. Dit zijn cellen die in staat zijn pigmentkorrels te maken en naar buiten af te scheiden. (Fig. 1).

Hoewel het pigment in opperhuid en lederhuid niet zonder belang is, is de kleur van het haarkleed of robe direct afhankelijk van de aanwezigheid van pigmentkorrels in het haar. Het is daarom nuttig hier even in te gaan op de haarvorming.

Wanneer bij de vrucht de huid reeds uit een drietal lagen bestaat,

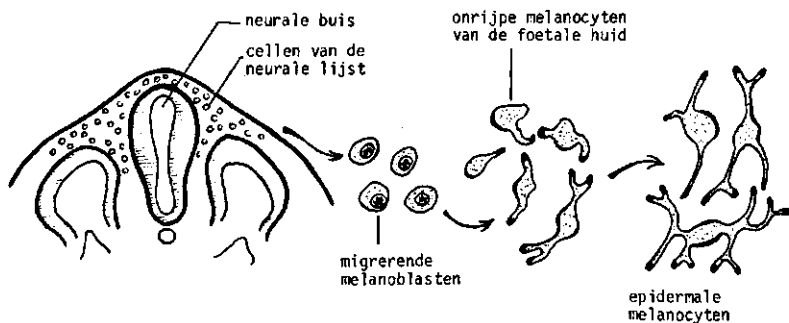


Fig. 1. Ontwikkeling van de melanocyt uit cellen van de neurale lijst.

waarvan de belangrijkste de kiemcellaag is die zich bevindt op de grens van opperhuid en lederhuid, begint overal de aanleg van het haar door instulping van deze laag (Fig. 2a). Deze instulping groeit verder in de diepte en verdikt zich langzamerhand aan het kolfvormige uiteinde. Als reactie op deze ingroei treedt aan het verdikte uiteinde een woekering op van cellen uit de lederhuid, die de aanleg gaan vormen van de haarpapil (Fig. 2b). De ingestulpte celmassa van de kiemcellaag groeit als geheel verder in de diepte, maar wordt daarbij tegengehouden door de zich vormende haarpapil, zodat de bodem van het verdikte uiteinde naar binnen wordt gestulpt als de ziel van een fles, terwijl de randen verder over de haarpapil heen groeien (Fig. 2c). De cellen die aan de binnenkant tegen de papil liggen vormen de bulbus (haarwortel). Door deling en groei in de lengterichting van deze cellen ontstaat geleidelijk de haarkegel die naar boven toe gaat verhoornen en het eigenlijke haar vormt, dat tenslotte bestaat uit een centraal gelegen celmassa of merg en een mantel van afgeplatte cellen, de schors.

De melanocyten die verantwoordelijk zijn voor de pigmentatie van het haar en die zich reeds bevonden tussen de cellagen van de opperhuid gaan bij de aanleg van het haar met de kiemcellen mee en komen terecht in de bulbus, in een zone vlak boven de papil. Hier geven ze hun pigmentkorrels af aan de cellen die de haarkegel gaan vormen.

Ergens in het nogal ingewikkelde proces, dat begint met het ontstaan van de melanoblast en eindigt met de vorming van de pigmentkorrel, moeten genen hun werking uitoefenen om haarkleurverschillen te veroorzaken. Dit kan gebeuren door een rechtstreekse beïnvloeding van de

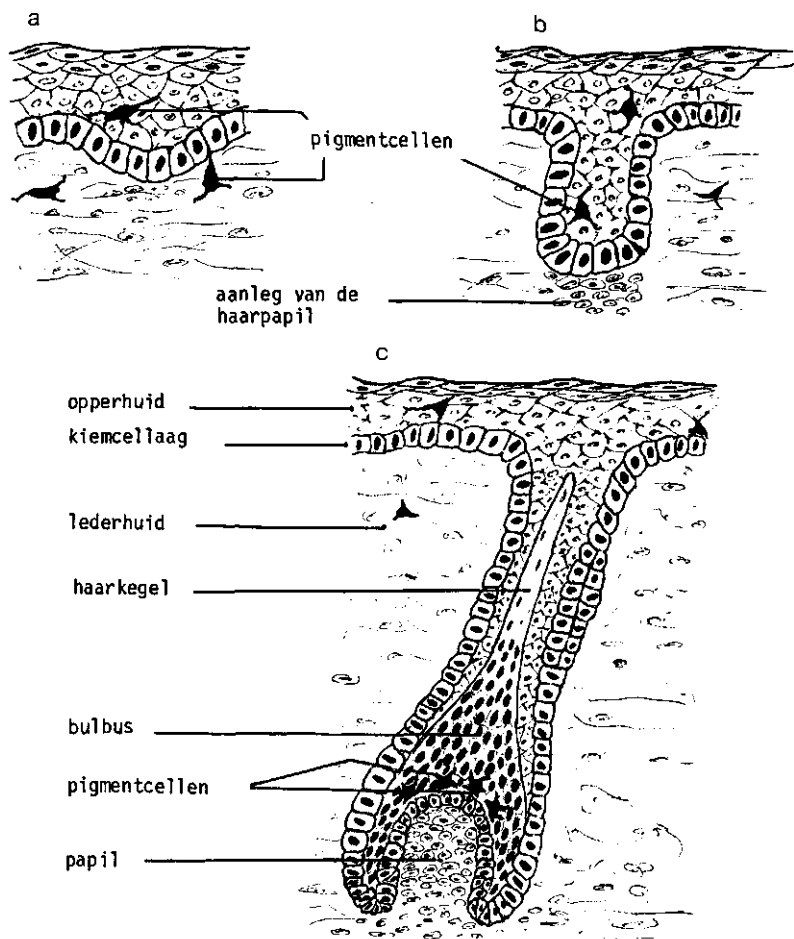


Fig. 2. Drie stadia van de aanleg en ontwikkeling van het haar. a. Beginnende instulping van de kiemcellaag. b. Voortgaande groei in de diepte en aanleg van de haarpapil. c. De volledig aangelegde haarwortel en de vorming van de haarkegel uit de bulbuscellen. De pigmentcellen hebben hun uiteindelijke positie bereikt.

melaninevorming. Zo zal er geen melanine afgezet worden in de korrel wanneer de produktie van het enzym tyrosinase geblokkeerd is (bijvoorbeeld door het albino-gen). Andere genen beperken de hoeveelheid van dit enzym. Verder kunnen genen hun invloed uitoefenen op de pigmentkorrel, zodat er veranderingen optreden in de vorm, de samenstelling en het aantal van de korrels, of een vervanging plaatsvindt van de ene pigmentsoort door de andere. Hiertoe behoren bijvoorbeeld de genen die de omschakeling van de produktie van het eumelanine op die van het feomelanine beheersen. Tevens blijkt hierbij het celmilieu, het weefsel rondom de haarpapil, een belangrijke invloed te hebben op het soort pigment dat de melanocyt maakt. Verandering van de vorm van de melanocyt kan betekenen dat er op een abnormale wijze pigmentkorrels worden gemaakt of afgescheiden, bijvoorbeeld in de vorm van klompjes, zoals onder invloed van het zogenaamde verdunnings-gen bij de muis. Dit leidt tot een lichtere kleur, ook al is er weinig verandering in het totaal aantal korrels.

Nog verder teruggaand zal de aanwezigheid van de melanocyt afhangen van een geslaagde migratie en van een normale ontwikkeling van de melanoblast in de neurale lijst. Genen die hun invloed uitoefenen op het celmateriaal van de neurale lijst, hetzij door dit in zijn ontstaan te remmen, hetzij door belemmerend te werken op de vermeerdering en de daarop volgende verplaatsing van de melanoblasten, kunnen bepaalde vormen van bont (witte vlekken) doen ontstaan. Dit bont zal meestal op geheel willekeurige plaatsen op de robe voorkomen. Een andere vorm van bont kan optreden wanneer plaatselijk de melanoblasten zich niet kunnen vermeerderen, zodat de pigmentatie van huid en haren beperkt blijft tot eilanden (gekleurde vlekken).

Bij witte vlekken op andere plaatsen (witte aftekeningen) kan men zich voorstellen dat het uitzwermen van de melanoblasten vanuit bepaalde centra gestoord is, zodat sommige huidgedeelten niet of te laat bereikt worden: bij de muis is gevonden, dat er een achtal bilaterale en symmetrische, min of meer centraal gelegen, centra zijn vanwaar de melanoblasten uitzwermen. Het is in dit verband opmerkelijk, dat witte aftekeningen aan de uiteinden van de benen en aan de buik juist voorkomen aan die delen die het verst verwijderd zijn van deze pigmentcentra en van de neurale lijst. Een werking op de melanoblast zelf door ingrijpen in zijn rijpingsproces tot melanocyt kan leiden tot een geheel wit uiterlijk of tot een 'schimmel' (wanneer niet alle cellen aangetast zijn).

De studie van de erfelijkheid van de haarkleuren houdt zich bezig met al deze processen; het zwaartepunt ligt echter bij het onderzoek naar de werking van de genen. In het licht van de reeds o.a. bij knaagdieren verkregen gegevens, lijkt het erop, dat het onderzoek van de kleurfactoren bij het paard nog pas in het beginstadium verkeert. De behandeling van de haarkleuren zal dus vooral moeten steunen op vergelijkingen. Het zal duidelijk zijn dat dit leidt tot een aantal vragen waarop nog geen antwoord gegeven kan worden, maar daaraan is niet te ontkomen.

2 De benaming van haarkleuren

De benaming van haarkleuren richt zich in principe naar de indruk die de robe maakt. Dit is duidelijk een erfenis uit het verleden. Nog voor vijftig jaar waren er voor de schakeringen van de bruine kleur zo'n twintig en voor die van de voskleur ruim dertig verschillende namen in gebruik. Tegenwoordig maakt men het zich eenvoudiger, maar de gebruikelijke termen zijn niet altijd in overeenstemming met de erfelijke achtergrond. Het is misschien ook wel gewenst nog enige differentiatie in de schakeringen van een bepaalde kleur aan te houden zolang hierover nog weinig bekend is. Hierbij past echter wel een zekere soberheid en dienen niets (meer) zeggende benamingen achterwege te blijven.

Het is intussen te betreuren, dat er geen uniformiteit heerst op het gebied van de kleuraanduiding in de verschillende landen.

Zo is vooral in Engeland de benaming uitsluitend beschrijvend en richt men zich naar de kleur die de robe maakt op het moment dat het signalement wordt opgesteld. Daar dit kort na de geboorte van het veulen gebeurt ontstaan vaak onvertaalbare termen die niet correleren met de kleur die na de eerste haarwisseling te voorschijn komt. Vooral is dit het geval in de fokkerij van de Welshpony, die ook in Nederland intensief bedreven wordt. In die gevallen waarin bij het veulen een juiste opgave van de kleur moeilijk is, zou het aanbeveling verdienen een voorlopige opgave te doen, die later bij een eventuele opname in het stamboek gecorrigeerd kan worden. De officiële benaming in Duitsland is sterk vereenvoudigd (Meyer, 1949) hoewel in een zeer recent werk (Isenbart, 1969) toch weer vele oude benamingen worden gebruikt die verwarrend zijn en geen verband houden met de erfelijke kleur.

Voor een beter begrip van de volgende hoofdstukken leek het gewenst, de basiskleuren en hun schakeringen en de hiervoor in Nederland gangbare termen zo goed mogelijk te omschrijven. Vermeld worden tevens de overeenkomstige namen die men in de buitenlandse literatuur kan tegenkomen. Het gaat hierbij steeds over de kleur van de normale dekharen en die van de beschuttende haren: de haren van manen, staart en vetlok.

2.1 Bruin

De robe is bruin in de schakeringen van licht geelbruin via roodbruin naar zeer donker bruin tot zwartbruin. Het behang en het onderste gedeelte van de benen zijn zwart. Zolang men zich bij de benaming bruin richt naar de kleur van het behang en de eventuele kleurvariatie van de robe, is het (behalve bij de aanduiding zwartbruin) niet mogelijk voldoende onderscheid te maken tussen de groep van de bruine robes en die van de bruine met zogenaamd brown-patroon. Dit lijkt echter toch gewenst, gezien de mogelijke genetische verschillen tussen beide groepen (zie 4.3). In de Engels-sprekende landen is dit wel het geval, daar men er de termen 'brown' naast 'bay' kent. In Frankrijk wordt het verschil minder duidelijk aangegeven: men gebruikt hier meestal 'bai' voor beide kleuren (Lexique International, 1972). Een hulpmiddel ter onderscheiding binnen de 'brown'-groep is het kleurpatroon: het voorkomen van lichtere gebieden op de robe (neus, buik en flanken). Dit blijkt echter geen absoluut kenmerk te zijn. Er wordt later uitgebreid op ingegaan.

Als schakeringen worden in Nederland nog steeds onderscheiden:

Lichtbruin (light brown of light bay, hellbraun, bai clair, castaño claro). De robe is van een geelbruine tint. Soms vindt men bruine haren in de staartaanzet, de 'bloem op de staart' en een gemengdkleurig behang. Ook is de robe soms geappeld en ventraal duidelijk lichter van kleur (reebruin). Treedt een metaalglans op dan spreekt men nog wel van goudbruin.

Bruin (brown of bay, rechtbraun, bai, castaño). Het gewone bruin van de meest voorkomende tint.

Donkerbruin (brown, dark brown of dark bay, dunkelbraun, bai foncé, castaño oscuro). De donkere schakering die bij nog diepere tint overgaat in zwartbruin. Heeft de robe een tint en glans als van een kastanje dan spreekt men van kastanjebruin (bai chatain, marron).

Zwartbruin (black or brown, sealbrown, schwarzbraun, bai brun (charbonné), bocifuego). De robe is zo donker dat ze van zwart alleen te onderscheiden is door het voorkomen van lichte haren in flanken en lies, en van bruin-roodbruine neusvleugels, de zogenaamde kopersnuit. De

lichtere kleur om mond en neus kan, evenals bij bruin en donkerbruin, ook grijs tot lichtgrijs zijn, de zogenaamde mealy nose of meelmuil. Ook de Engelse benaming 'black or brown' geeft aan dat de onderscheiding tussen zwart en zwartbruin soms moeilijk is. Hiermee worden dan ook geregeld fouten gemaakt. Zwartbruine paarden met een duidelijk lichter gebied in de flanken worden in Amerika sealbrown (zeehondenbruin) genoemd. Bovendien worden in het algemeen met brown de donkere schakeringen bedoeld.

Roodbruin (bay of redbay, rotbraun, bai cerise, castaño encendido). De robe maakt een duidelijk roodbruine indruk. Het heeft weinig zin verder onderscheid te maken tussen licht- of donker-roodbruin (mahogany bay). Bruin is van oudsher de overwegende kleur van het volbloedpaard en de Cleveland Bay. Donkerbruin en zwartbruin is populair bij het Zwitserse Jura-ras, het Noorse Dølepaard, het Franse Trait Comtois en ook bij het (Noord-) Nederlandse warmbloedpaard.

2.2 Zwart (black, Rappe, noir, preto, negro).

Zwart vertoont slechts weinig variatie in tint. Voor het gewone zwart dat in de zomer gemakkelijk verkleurt ('vaal' wordt) vindt men nog wel de minder juiste benaming zomerzwart, vaalzwart of ook wel roodzwart (rusty black, sommerrappe). In de winter is de robe geheel zwart, meestal zonder veel glans.

Gitzwart (jetblack, glanzrappe, noir de jais) is een blijvend diepzwarte robe met metaalglans en vaak geappeld. Naast het Friese paard is het Zuidfranse Race Ariègoise de Merens uitsluitend zwart.

2.3 Vos

De voskleur die in het algemeen gekenmerkt is door een variërend aantal min of meer rode haren kent een scala van tinten, groter dan die bij bruin. Ze gaan van een licht geelbruin via de rode schakeringen en een donkerbruin-grauwbruin tot een bijna zwarte kleur met rossige gloed. Daarbij kan het behang eenzelfde of afwijkende kleur hebben; het is echter nooit zwart. Tegenwoordig is er een tendens om de nomenclatuur zeer eenvoudig te houden: er worden slechts drie varianten benoemd.

Lichte vos (light chestnut of sorrel, hellfuchs, alézan clair, alazão claro, alazán claro). De robe is geelbruin tot geelrood met een meestal lichter gekleurd behang en lichtere gebieden onder de buik en aan het uiteinde van de benen. De zeer lichte, meer geelbruine vossen met een bijna crèmekleurige buik (de zogenaamde reebuik, roebuck belly of pangaré) en een vlaskleurig behang vindt men geregeld bij het Haflingerpaard. Een rijke, heldere en glanzende, meer naar het goudgele gaande robe noemt men goudvos (alézan doré).

Vos (chestnut, rechtfuchs, alézan). Gewoon vos van de meest voorkomende bruinrode tint en met een behang van dezelfde kleur als de robe. De meer rode tot dieprode tint wordt wel apart als roodvos (red chestnut, sorrel, rechtfuchs, alézan cuivré) aangegeven. De Amerikaanse term sorrel kan zowel lichte vos als licht-roodvos betekenen. Een chestnut is in zijn lichtste schakering altijd nog donkerder dan de donkerste sorrel. Niet alle stamboeken echter onderscheiden deze kleuren. Het Amerikaans stamboek voor het Arabisch paard kent officieel de aanduiding 'sorrel' niet, evenmin als de term brown overigens (Arabian Horse Registry of America, 1970).

Donkervos (dark chesnut, dunkelfuchs, alézan foncé, alezão escuro, alézan tostado). De robe is hierbij van een donkerbruine kleur, soms met een iets grauwe tint en een vuil-bruingrauw tot zeer donker roodbruin behang (liverchestnut, leberfuchs). Van de talloze tinten van donkervos treft men tegenwoordig nog wel benamingen aan als: leemvos, met een vuile doffe grauwegeelrode robe en behang; zweetvos (schweissfuchs, alézan brulé) met een grauwbrowne robe, vaak geappeld en glanzend en met een altijd lichter, grauw tot grauwwit behang; koffievos met een koffiekleurige donkerbruine tint; koolvos (kohlfuchs, alézan charbonné, alezão figado) met een zeer donkere zwartachtig roodbruine robe. Het behang heeft eenzelfde tint.

Bij de voskleur verdient het aanbeveling het voorkomen van een duidelijk lichter (crèmekleurig, vlaskleurig of wit) behang, dat overigens bij alle robetinten kan voorkomen, apart te vermelden (zie 5.2). Uitsluitend voskleurige rassen zijn naast het Haflingerpaard het Engelse Suffolkpaard en het Sleeswijkse koudbloed. Licht voskleurig is de meest voorkomende kleur van het Amerikaans-Belgische paard, en was vroeger ook erg geliefd bij het Nederlandse trekpaard.

2.4 Schimmel

Onder schimmelkleurig wordt verstaan het voorkomen van niet-gepigmenteerde (dus witte) haren tussen normaal gekleurde. Van oudsher wordt onderscheid gemaakt tussen veranderlijk en onveranderlijk schimmel. Dit komt bij de benaming niet altijd tot uitdrukking, daar men in Nederland geen aparte termen kent voor beide. De opgave schimmel zonder meer is meestal onvoldoende. Het is correct een voskleurig paard dat de veranderlijke schimmelkleur bezit als volgt op te geven: schimmel, geboren vos.

Veranderlijk schimmel (grey, schimmel, gris (blanchâtre), tordillo, tordo).

De robe, alsmede hoofd, benen en behang, zijn geheel doorzaaid met witte haren en worden uiteindelijk volledig wit. Het behang blijft meestal wat langer gekleurde haren bezitten dan de robe; dit is ook het geval aan de benen, vooral rondom voorknie en spronggewricht. Het verdient geen aanbeveling, de verschillende stadia van het 'vergrijzingsproces' apart te benoemen met termen als blauwschimmel, ijzerschimmel (gris fer), grauwschimmel of appelschimmel (dappled grey, spiegelschimmel, gris pommelé, tordillo rodado). Hetzelfde geldt voor de nog in gebruik zijnde benaming muskaatschimmel, wanneer de robe bruine, rode en gele haren bevat, en vliegenschimmel (flea-bitten grey), wanneer in de bijna wit geworden robe kleine donkere vlekjes verschijnen. Veranderlijk schimmel is een sterk verbreide kleur bij het Arabische paard en de Welshpony. Het Franse Percheron- en het Boulonnaisras zijn praktisch uitsluitend schimmelkleurig.

Onveranderlijk schimmel (roan, rubican, rosilho).

Het veulen wordt, in tegenstelling tot de vorige vorm, min of meer als schimmel geboren, hoewel dit pas te zien is na de eerste haarwisseling. De robe wordt echter nooit wit, de basiskleur blijft altijd te zien. Hoogstens kan de robe met toenemende leeftijd iets lichter worden. Hoofd, onderste gedeelte van de benen, alsmede het behang worden meestal niet of in geringe mate aangetast. De benaming richt zich naar de grondkleur, zodat men gewoonlijk onderscheidt:

Bruinschimmel (bay roan of red roan, braunschimmel, rouan, rosillo castaño, ruão), een veel voorkomende kleur bij het Belgische en Nederlandse trekpaard, bij het Franse Trait Ardennais, Trait du Nord en het Race Auxoise.

Zwartschimmel (black roan of blue roan, rappschimmel of mohrenschimmel, noir rubican (cap de more, cabeza de moro), soms met de toevoeging moorkop).

Vosschimmel (chestnut roan of strawberry roan, fuchsschimmel, rotschimmel, aubère, rosillo alazão (tipico)), komt vrij vaak voor bij het Bretonse koudbloedpaard; ongewenst is de benaming roodschimmel voor bruin- of vosschimmel; in Duitsland worden ook de wit-geboren paarden schimmel genoemd (atlasschimmel).

Het voorkomen van witte haren in geringer aantal, zonder dat de indruk van schimmel ontstaat, wordt stekelharigheid genoemd (stichelhaarig, ticked with white hairs). Stekelharigheid is een kenmerk dat bij vele rassen voorkomt: vroeger bij het Nederlandse trekpaard, nu nog bij o.a. het Noriker koudbloedras en het Nederlands warmbloedpaard.

2.5 Bont (pied, pinto, paint, pie, shecke, malhado, pampo, pio, conjugado).

Onder bont verstaat men het op de robe voorkomen van witte plekken of gebieden (ongepigmenteerde haren op een ongepigmenteerde huid), variërend in uitbreiding en onregelmatig van vorm. De belangrijkste vormen zijn:

Platenbont of koebont (piebald: wit en zwart, skewbald: wit en andere kleur behalve zwart, tobiano, pampo alto, pio alto). De witte vlekken kunnen zich bevinden op alle delen van het lichaam en zijn meestal groot.

Witkopbont (overo, pampo baixo, pio bajo): wit in vlekken van variërende grootte, altijd aan de buikzijde beginnend en altijd het hoofd omvatend.

Panterbont (appaloosa, tigré, tigerschecke, tigrado, chubari) komt voor in vele patronen. De klassieke vorm bestaat uit donkere vlekjes op een witte

of schimmel robe of ook uit witte vlekjes op een gekleurde robe. Komen de vlekjes alleen voor op de achterhand dan spreekt men van schabrapanter. Panterbont treedt bij verschillende rassen op, zodat het minder juist is, zoals ook in Nederland gebeurt, voor panterbont de term appaloosa te gebruiken, die slechts betrekking heeft op een in Amerika oorspronkelijk door de Nez-Percé indianen gefokt 'ras'. Tijgerbont is een minder gelukkige term.

2.6 De verdunde kleuren

Bij de van oudsher bekende 'vale' paarden maakt de kleur der robe een 'gewassen' of 'verdunde' indruk als gevolg van pigmentveranderingen in het haar. Een onderverdeling in schakeringen richt zich het beste naar de basiskleuren, zodat men onderscheidt:

Valk (dun, isabel au crins noirs, falb, baio, bayo, isabelo, gateado). Bij deze verdund bruine kleur is de robe grauwbruingeel in verschillende tinten. Het behang en het onderste gedeelte der benen zijn zwart. Vaak vindt men een aalstreep en soms zebrastrепен aan de benen. In Amerika kent men buckskin dun: de meer gele en helder geelbruine valken, en claybank dun (of red dun): de meer roodgele varianten. Het heeft echter weinig zin de verschillende tinten in de valkkleur apart te benoemen. Homozygotie voor het verdunningsgen veroorzaakt een sterkere verdunning van de robekleur tot een crème of vuilwitte tint. Het behang blijft iets donkerder dan de robe en is van een onbestemde licht vaalbruin-grauwe kleur. Deze paarden worden perlino of zilvervalk genoemd.

Muisvaal (mouse dun, slate dun, crane, noir mal teint, mausfalb, pelô de rato, grullo, lobero). Bij de verdund zwarte kleur is de robe in de meest typische schakering zwart met een grijsblauwe glans, vaak echter ook met een grauwbruine gloed, die een geheel andere tint heeft dan men bij gewoon vaalzwart vindt. De termen crane (Amerika) en grullo (Zuid-Amerika) hebben betrekking op een vrij lichte, meer zwartgrijze robe met een behang dat donkerder is dan de robe. Muisvaal is niet altijd gemakkelijk waarneembaar. Het is mogelijk dat onder paarden met een grullo robe exemplaren zijn die in werkelijkheid bleekvaal zijn, dat is homozygoot voor het verdunningsgen.

Isabel (palomino, isabel au crins blancs, isabellenfalb). Bij verdund voskleurige paarden is de robe van een vaalgele tot geelbruine kleur. Het behang is steeds lichtcrème tot wit. Het verdunningsgen in homozygote conditie maakt de robe crèmekleurig tot vuilwit. Dit zijn de cremello's (blue eyed cream, blassisabel, vroeger ook Milchsimmel genoemd). Het isabelveulen wordt, evenals vaak het valkveulen, zeer licht geboren. De term isabel raakt in onbruik nu het steeds meer de gewoonte wordt de verdunde voskleur palomino te noemen. Deze kleurvariatie is in Amerika zeer populair en heeft eigenlijk slechts betrekking op het goudisabel waarbij de robe glanzend goudgeel is met een zilverwit behang.

Bij valken en isabellen verandert de kleur sterk met het jaargetijde. Bij donkerisabel vindt men vaak appeling. Paarden die homozygoot zijn voor het verdunningsgen hebben altijd blauwe ogen door vermindering van het aantal pigmentkorrels in de iris.

2.7 Wit (albino, blanc, weisz, branco, blanco).

De robe en het behang zijn wit, de ogen donker of blauw. Echte albino's komen bij het paard niet voor zodat men deze aanduiding niet moet gebruiken. Witte of bijna witte paarden kan men in drie groepen verdelen: witgeworden schimmels waarbij de huid en ogen altijd donker zijn, wit-geboren paarden (atlasschimmel, kakerlake) waarbij een partieel ongepigmenteerde huid en lichte ogen kunnen voorkomen, en licht crèmekleurige paarden (cremello's) waarbij men te maken heeft met een sterk verdunde kleur, blauwe ogen en een huid die lichter kan zijn dan normaal.

2.8 Aftekeningen (markings, marques, Abzeichen, sinais).

Donkere aftekeningen zoals aalstreep, strepen aan de benen, of ook een donker vlekje ergens op de robe dienen apart te worden vermeld. Verder is het gebruikelijk, dat bij het signalement een nauwkeurige opgave wordt verstrekt van eventuele witte aftekeningen. Belangrijk hierbij is dat er een uniforme nomenclatuur wordt gehanteerd, die op eenvoudige wijze de aftekening omschrijft. Bij de aftekeningen aan het hoofd (zie Fig. 3) onderscheidt men summier een viertal vormen, buiten de kleinst mogelijke aftekening die aangeduid wordt met 'enige witte haren voor het hoofd' (afgekort als e.w.h.):

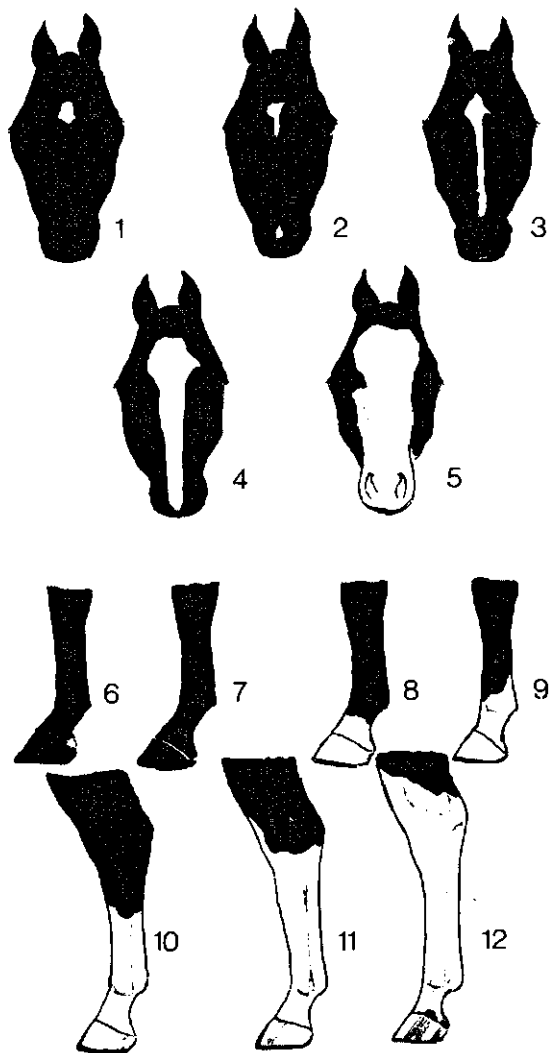


Fig. 3. Enkele aftekeningen aan het hoofd en aan de benen. 1. kol; 2. druipkol en sneb; 3. smalle bles, vlekje op de onderlip; 4. doorlopende bles; 5. brede bles, geheel witte snuit (melkmuij); 6. witte bal; 7. witte kroonrand; 8. sokje; 9. witvoet, achter oplopend; 10. half witbeen; 11. witbeen, vóór oplopend; 12. gelaarsd, gevlekte kroonrand.

- *bloempje*: wanneer de witte haren gerangschikt zijn in een kring;
- *kol*: een wit vlekje op het voorhoofd, boven de lijn die de ogen verbindt dat, indien zeer klein, *stip* wordt genoemd en *druipkol*, wanneer het naar beneden uitloopt;
- *sneb*: een aftekening in het gebied tussen neusvleugels en bovenlip;
- *bles*: een aftekening die in het gebied van de kol begint, over neusrug en neus loopt en *doorlopende bles* heet wanneer ze doorloopt tot aan de rand van de bovenlip; (volgens Dreux (1966) kan een doorlopende bles ontstaan door het naar elkaar toegroeien van kol en sneb).

Tenslotte worden ook aftekeningen opgegeven die voorkomen op de onderlip en die zich kunnen uitbreiden naar de keelgang.

Bij de aftekeningen aan de benen worden de volgende vormen onderscheiden:

- *witte bal*: wit aan de uiteinden van de kroonrand;
- *witte kroonrand*;
- *sok*: witte koot tot de onderrand van de kogel; reikt het wit tot halverwege de koot dan spreekt men van een sokje;
- *witvoet*: wit tot over de kogel heen reikend;
- *half witbeen*: wit tot halverwege de pijp;
- *witbeen*: de aftekening reikt tot aan de voorknie of achter tot aan het spronggewricht;
- *gelaarsd*: wit tot boven de voorknie of het spronggewricht.

Bij de laatste drie aftekeningen komt het vaak voor dat het wit aan de voorkant, achterkant of lateraal naar boven oploopt, hetgeen speciaal vermeld wordt, evenals het optreden van kleine gepigmenteerde vlekjes in de aftekening, meestal in het gebied van kroonrand en koot.

3 Het E-gen

Punnett ontdekte in 1930 bij het konijn een factor die de uitbreiding van het pigment eumelanine regelt. De oorzaak ligt in het zogenaamde E-gen (van 'extension'), waarvan later een vijftal allelen is gevonden, terwijl ook bij andere diersoorten voorbeelden van dit gen zijn aange-toond. Omdat ze later telkens ter sprake komt wordt de E-serie van multiple allelen hier besproken, voorafgaande aan de behandeling van de eigenlijke kleurfactoren.

In deze serie veroorzaakt een opeenvolgende dominantie een uitbreiding en intensivering van het eumelanine ten koste van het feomelanine. Dit betekent dat de gele band in het normaal wildkleurige (agouti-) haar kleiner wordt of geheel verdwijnt. Het oorspronkelijke gen (E^+) zorgt voor een normale uitbreiding van het eumelanine en het feomelanine zodat het agouti-patroon volledig tot uitdrukking komt. In rangorde onmiddellijk erboven staat het allel E^S (van 'steel') dat slechts een gedeeltelijk agouti-patroon geeft, zich uitend in een staalgrauwe of zogenaamde agouti-zwarte kleur. Het sterkst werkend allel in de serie, het allel E^d (van 'dominant'), maakt in homozygote vorm de robe geheel zwart. Bij de heterozygote genotypen E^dE en E^de komen nog enkele wildkleurige haren voor in de robe, hetgeen er op wijst dat het E^d -allel niet volledig dominant is.

Omgekeerd beperken de recessieve allelen van de serie de vorming van het eumelanine en geven derhalve een uitbreiding van het feomelanine, en wel sterker naarmate de recessiviteit toeneemt. Het laatste allel uit de serie, het geheel recessieve e -allel, geeft een maximale uitbreiding van het feomelanine zodat er een geel konijn ontstaat (met witte buik); eumelanine vindt men nog alleen in de ogen.

Het belangrijkste allel is E^d . Dit geeft een fenotype dat in niets verschilt van het zwarte uiterlijk bij recessiviteit voor de wildkleurfactor (zie Hoofdstuk 4). Het E^d -allel komt ook voor bij de rat, de nerts, en mogelijk bij het schaap en het rund.

De aanwezigheid van allelen uit de E-serie bij het paard wordt veronder-

steld door Castle (1951, 1954) en door Odriozola (1951). In tegenstelling echter tot Odriozola, die het E-symbool gebruikt voor de zwarte kleur, meent Castle dat de E-factor slechts kan werken in combinatie met de allelen uit de A- en de B-serie. Hij neemt drie allelen aan:

– E^d , het allel dat in homozygote toestand (E^dE^d) epistatisch is ten opzichte van de allelen van de A-serie, dus de uitingen van de eventuele aanwezigheid van deze allelen volledig overdekt; het veroorzaakt het zogenaamde 'dominant' zwart.

– E, het allel dat door een volle produktie van eumelanine de robe een rijke, diepe tint geeft; het zou de werking van de A-allelen niet maskeren; het maakt een bruin paard donker bruin en een gewone vos donker voskleurig.

– e, het recessieve allel dat, door een toename van feomelanine, in het algemeen een lichte robe-kleur zou geven. De werking van dit allel is nog niet geheel opgehelderd; andere onderzoekers geven, zoals later zal blijken, een geheel afwijkende interpretatie.

4 Het A-gen

Het A-gen, de wildkleurfactor of pigmentverdelingsfactor, is genoemd naar de agouti, een Zuidamerikaans knaagdier, waarvan de pels als voorbeeld geldt van een wildkleurige robe.

Dit gen bepaalt in de eerste plaats de zonale verdeling van eumelanine en feomelanine in het afzonderlijke haar. De haren van de wildkleurige agouti-robe zijn gekenmerkt door een zwart topje (eumelanine) en een gele band (feomelanine) vlak daaronder, terwijl de rest van het haar meestal grijs is. De overgang van de ene soort pigment in de andere is nogal abrupt en vergt maar drie of vier cellagen in het merg van het haar. Uit huidtransplantatieproeven is gebleken, dat alle melanocyten van de verschillende agoutigenotypen, afhankelijk van het celmilieu, zowel eumelanine als feomelanine kunnen produceren. Bovendien bepaalt het A-gen de regionale pigmentverdeling, dat is de relatieve hoeveelheid van elke soort pigment in de haren van de verschillende lichaamsdelen, waarbij die van het ventrale gedeelte van de robe meestal meer of uitsluitend feomelanine-pigment bezitten. Mutante allelen op de A-locus bepalen de breedte van de gele band, die geheel afwezig kan zijn (zoals bij non-agouti) of zich kan uitbreiden over het gehele haar. Bij knaagdieren zijn in het algemeen de allelen die een verbreding geven van de gele band dominant over die welke een vermindering geven van het feomelanine.

De agouti-locus is zonder twijfel sterk verbreid onder de zoogdiersoorten, zij het dat homologe allelen, mogelijk onder invloed van modifierende genen of door interactie met andere kleurfactoren vaak aanzienlijke fenotypische verschillen geven. Bij de muis omvat de A-serie een dertiental allelen die de robe een kleur geven van geel tot zwart. Het eerste allel A^Y (van 'yellow') dat een geheel uniform gele robe geeft, heeft waarschijnlijk geen homoloog bij andere diersoorten. Een gele robe wordt meestal veroorzaakt door recessieve allelen op de E-locus. Het allel A^+ geeft de normale wildkleurige robe, de agouti met grijze buik. Een robe met een zeer lichte of witte buik wordt veroorzaakt door het allel A^W dat ook bij de rat en het konijn voorkomt, en mogelijk bij de wolf het

wildkleurallel is. Een ander welbekend allel is a^t (van 'black and tan'), ook voorkomend bij het konijn, dat een robe geeft met een zwarte dorsale en een gele ventrale kleur. Als laatste in de serie geeft het geheel recessieve allel a een uniform zwarte (non-agouti) robe. Bij de muis zijn er aanwijzingen voor de stelling dat de A-locus in werkelijkheid complex is en dat er aparte genen zijn die de uitgebreidheid van het lichte ventrale of donkere dorsale deel van de robe beïnvloeden. Bij de hond worden vier allelen en bij de kat tenminste twee allelen uit de A-serie aangenomen. Bij de hond bestaat er een vrij gecompliceerde relatie tussen de allelen uit de A- en de E-serie. Ook bij het rund zou volgens Lauvergne (1966) een viertal allelen voorkomen, echter met een afwijkende orde van dominantie.

De veronderstelde aanwezigheid bij het paard van allelen van het A-gen, dat ook hier verantwoordelijk is voor een bepaald kleurpatroon, is een vrij recente hypothese die nader uitgewerkt werd door Castle (1940-1960) en door Odriozola (1951). De ideeën van deze onderzoekers verschillen nogal, zowel wat betreft het aantal allelen en hun werking, als de rangorde van dominantie, zoals we later zullen zien. Bovendien heeft Berge (1961) nog een allel aan de serie toegevoegd. (Zie Tabel 1).

Er bestaat geen overeenstemming over het symbool voor de wildkleurige robe, of anders gezegd, welke robe bij het paard nu eigenlijk de oorspronkelijke wildkleur heeft. Castle meent dat dit de bruine robe is en dat de 'wildkleur' van bijvoorbeeld het Przewalski-paard veroorzaakt wordt door de werking van verscheidene, mogelijk gekoppelde, genen.

Hier zullen we er bij de behandeling van de verschillende A-allelen van uitgaan, dat de robe bij het nog voorkomende wilde paard (*Equus przewalskii*) de echte wildkleur heeft.

Tabel 1. Overzicht van de allelen uit de A-serie.

	Castle	Odriozola	Berge
Wildkleur	A^+	A^L	A^+
Blakk	—	—	A^D
Brown	a^t	a^t	A^t
Bay	A	A^+	A
Zwart	a	a	a

4.1 De wildkleur

De kleur en het patroon bij de oerpaarden werd veroorzaakt door de pigmentverdeling in de afzonderlijke haren. De bovenzijde van de robe was donker, de flanken waren lichter van kleur, evenals de buik en de binnenkant van de benen. Aan de extremiteiten (oortoppen, onderste gedeelte van de benen en de uiteinden van de lange dekharen van manen en staart) was de concentratie van het pigment hoger, evenals in een mediale band over de rug, de aalstreep, en in eventueel aanwezige strepen op schouder en benen. Voorbeelden van dit patroon treft men aan bij het Przewalski-paard en bij andere in het wild levende equiden in nauw verwante variaties. Het was waarschijnlijk ook zichtbaar op de muisgrauwe robe van de nu uitgestorven Tarpan.

Het huidige Przewalski-paard varieert in kleur van vaal lichtbruin tot geelbruin met lichtere gebieden rond mond en neus (terwijl de lippen een donkere rand hebben), aan de onderzijde van de buik, in de flanken en aan de binnenkant van de bovenbenen. Hals en schouderpartij zijn donkerder van kleur. Vaak zijn er zebra-strepen aan de benen. De donkerbruine (soms wat roodachtige) aalstreep loopt achter door tot halverwege de staart en gaat vóór over in de donkere manen, die aan de buitenkant begrensd zijn door een smalle zoom van lichtere haren. Dit laatste kenmerk is niet altijd even duidelijk en is het beste te zien bij het winterkleed. Volgens Mohr (1959) zouden er vroeger ook meer donker- of roodbruine Przewalski-paarden zijn geweest. De onderlinge verhouding tussen de donkere en de lichtere, meer gelige robes is nog onvoldoende onderzocht. Het veulen is bij de geboorte meestal zeer licht oranjegeel tot crème van kleur. De beoordeling van de robe is vrij moeilijk; de kleur wisselt nogal met de leeftijd en het jaargetijde; op oudere leeftijd wordt de robe vaak lichter. De 'vale', 'gewassen' of 'verdunde' kleur zou ontstaan door typische zonevorming in het afzonderlijke haar, namelijk een licht gedeelte van een roodachtig tot geelwit of lichtgrauwe kleur en een donker, zwart of bruin gedeelte, en volgens Gremmel (1939) bovendien door een zodanige verdeling van de pigmentkorrels dat de binnenkant van het haar (de naar de huid toegekeerde of entale zijde) minder korrels bevat dan de buitenkant (de ektale zijde). Dit leidt tot een veranderde lichtabsorptie (de haren van het paard zijn in doorsnede duidelijk ovaal. Zie Fig. 4a).

Robes met kenmerken van het wildkleurpatroon (althans afwijkend van



1. Przewalski-paard; de strepen aan het voorbeen zijn nog juist te zien; de zoom van lichte haren langs de donkere manen is niet zo uitgesproken als bij het Fjordenpaard. (foto Wiersema).



2. Welshpony met kenmerken van de wildkleur; let op de brede aalstreep en de donkere vlam op de schoft; de donkere strepen aan de voorbenen komen op deze foto niet duidelijk uit. (foto Wiersema).

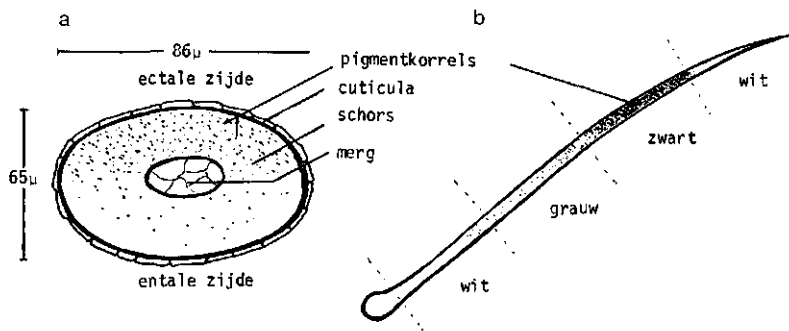


Fig. 4a. Doorsnede van het haar bij brunblakk. b. Zonale pigmentverdeling in het haar bij de kleur gr \ddot{a} .

het gewone bruin), hetzij in kleur of in componenten zoals aalstreep en strepen op de benen, treft men aan bij verschillende 'primitieve' paarden- en ponyrassen, zoals de Konik en de Huzul (Polen), de Sorraia of Garrano (Portugal), de Gotlandpony of Skogsrus, de IJslandse pony, de Exmoorpony (Engeland) en rassen en slagen in Azië (China, Mongolië en Tibet). Bij de Exmoorpony is de robe donkerbruin of muiskleurig met lichtere buik; typisch is de lichte kleur om de mond (meelmuil) en rond de ogen; een aalstreep komt ook voor. Het patroon is meestal het duidelijkst bij het lange winterhaar.

Het wildkleurpatroon vindt men ook bij de andere equiden, met name bij de ezel (*Equus asinus*) en de paardezel-rassen (*Equus hemionus*) (Krumbiegel, 1958). Bij de nog in het wild voorkomende paardezel (Onager, Kulan en Kiang) is de grondkleur zandkleurig vaalgeel tot roodbruin, terwijl behang en aalstreep zwartbruin zijn. Snuit en benen zijn lichtcrème tot vuilwit, de onderbuik eveneens, maar met een variërende uitbreiding naar boven langs de zijden. Bij de Onager is deze uitbreiding het sterkst en omvat ook de onderzijde van de hals en een gedeelte van de dijen, terwijl het hoofd bijna geheel crēmewit is. Dit patroon blijft ook 's winters bestaan wanneer de bovenkant van het dier een meer grauwbroune kleur krijgt. Minder uitgebreid is het patroon bij de wilde ezel. De Aziatische ezel heeft een overwegend gele grondkleur en een zwarte aalstreep. Een donker schouderkruis en zebra-strepen aan de benen treft men aan bij de Afrikaanse wilde ezel, waarvan de Somali-ezel een roodachtig grauwe en de Nubische ezel een grijsgrauwe grond-

kleur heeft. De verschillende rassen tamme ezels, afstammend van de Afrikaanse wilde ezel, vertonen uiteraard ook het wildkleurpatroon, echter in verschillende sterkte op een soms van de wilde ezel verschillende grondkleur. Zo is bij de grote Zuidfranse (Poitou) ezel de robe meestal donkerbruin, ook wel roodbruin met lichtgrijze partijen onder de buik, aan de binnenkant der dijen, en rond mond, neus en ogen. Bij kruising met het paard (ezelhengst \times paardemerrie) wordt het patroon dominant vererfd, zodat het muilnier de lichte buik en altijd de typische ezelsnuit heeft. De kleur van de robe is verder mede afhankelijk van de basiskleurgenen van het paard, zodat er naast donker- tot zwartbruine ook donkergraue en geelbruine robes voorkomen.

Genetisch is nog weinig bekend van deze vormen van de wildkleur. Waarschijnlijk wordt het patroon bij ezel en paardezel veroorzaakt door een ander allel, dat in zijn werking lijkt op het A^W (witte buik agouti)-allel bij de muis. Bruine paarden met een zeer lichte buik zouden volgens Odriozola het allel A^l (van 'light') bezitten. Hij beschouwt dit als top-dominant allel van de A-serie. Het staat dus nog boven het A^+ -allel dat aangenomen wordt voor de wildkleur van het Przewalski-paard.

4.2 De haarkleur bij het Fjordenpaard

Uit het onderzoek van Loen (1939) en Berge (1963) is gebleken, dat de kleur van het Fjordenpaard (Noorwegen) veroorzaakt wordt door een met de wildkleur nauw verwant fenotype gevend allel uit de A-serie. Berge noemt dit A^D ; het geeft een ongeveer identieke pigmentverdeling in het haar als beschreven werd bij het Przewalski-paard (zie Fig. 4a).

Het Fjordenpaard is bruingeel tot lichtgeel met een wat lichter buikgedeelte. De aalstreep is altijd aanwezig en loopt vóór door als een brede donkere band in de manen (midstol genaamd) en achter in de staartaanzet. Vaak vindt men zebra-strepen aan de benen. De manen hebben aan beide zijden van het donkere gedeelte een zoom van lichte haren (klyping genaamd). Soms vindt men omgekeerd V-vormige strepen op het voorhoofd of een donkere vlek op de kaak. Ook ziet men af en toe een of meer donkere dwarsstrepen in de manen (grep genaamd). De dwarsstrepen aan de benen bevinden zich vóór aan de buiten- en achterzijde van de onderarm, vlak boven de voorknie; aan het achterbeen in minder duidelijke vorm aan de voorkant van het spronggewricht. De kleur is die van de aalstreep, maar ook wel lichter. Bij het patroon hoort ook de



3. Kleurpatroon bij het Fjordenpaard; de strepen aan de benen zijn duidelijk zichtbaar; let op de scherp afstekende zoom van lichte haren langs de manen.

donkere kleur van knie, sprong, voorkant pijp en koot. De verschillende kleurschakeringen, of beter de tintverschillen, houden verband met de aanwezigheid in het ras van de basiskleurgenen. De gewone robes kwamen nog voor tot ongeveer 1920. Daarna heeft de typische wildkleur zich sterk uitgebreid, voornamelijk door de hengsten uit de lijn Gange Rolf 42 – Njal 166, zodat deze kleur tegenwoordig bij alle Fjordenpaarden optreedt. Kleine witte aftekeningen zijn vrij zeldzaam en worden niet graag gezien (Sänger 1962).

Niet alle schakeringen die theoretisch kunnen voorkomen zijn in de praktijk gemakkelijk van elkaar te onderscheiden. In Noorwegen pleegt men, officieel vanaf 1922, in volgorde van frequentie te onderscheiden de schakeringen: brunblakk, rødblakk, ulsblakk en grå (of muse), terwijl men verder nog kent gul en kvit (Nordang, 1955).

Brunblakk, dat nog onderverdeeld wordt in licht (lys), gewoon, en donker (mørk), is het wildkleurig bruin. De robe varieert tussen een donker crèmegeel en een dof lichtbruin. De aalstreep is steeds diepzwart, zo ook de donkere band in de manen. De klypping is altijd lichter dan de

robe. In de flanken en onder de buik heeft de robe een sterk wisselende graad van lichtheid. Het hoofd is meestal donkerder dan de rest van het lichaam; de kleur om de mond is licht. Het afzonderlijke haar toont een duidelijke zonale pigmentverdeling: het topje is meestal geelbruin of grauwbruin, de rest geelwit. Ook vindt men haren met een wit topje en een donkere band meer naar beneden toe. De lichte zone is het breedst bij de haren in de lies.

De schakeringen licht – donker zouden verklaard kunnen worden door modifierende genen (zoals bij de kleuren bruin en vos). Berge meent echter dat Fjordenpaarden die in de zomer zeer licht brunblakk zijn een aparte factor bezitten (niet behorend tot de E-serie), die bij kruising met andere rassen hypostatisch blijkt te zijn of mogelijk ook intermediair. De kleur van deze paarden is niet of nauwelijks te onderscheiden van ulsblak. Hij neemt hiervoor aan een factor h, waarvan niet duidelijk is of die ook werkt op rødblakk. Mogelijk is deze identiek met de factor i, die Salisbury (1941) aannam om de zeer licht voskleurige robe te verklaren (zie 5.2 en 6.5). Dit dus in tegenstelling met Castle die uitsluitend werkt met allelen uit de E-serie. Berge acht de aanwezigheid van het allel E noodzakelijk voor het optreden van de kleur brunblakk, die genetisch dan voorgesteld kan worden als A^D -B-E-. Brunblakk is de meest voorkomende en meest gewenste kleur. Uit brunblakk \times brunblakk ontstaat meestal weer brunblakk, maar ook wel rødblakk.

Rødblakk (vroeger samblakk genoemd) is de wildkleurige vos en wordt eveneens onderverdeeld in licht, gewoon en donker. De robekeur verschilt maar weinig in tint van die bij brunblakk, de aalstreep is echter nooit zwart, maar lichtbruin tot donkergeel. De kleur om de mond is licht. Rødblakk \times rødblakk geeft uitsluitend rødblakk; genetisch is rødblakk blijkbaar A^D -bbE-, of A^D -bbee voor de lichte schakering.

Grå, het wildkleurig zwart, wordt onderscheiden in licht en donker. De kleur van de robe varieert van een licht zilvergrijs tot een donker leikleurig grijsgrauw. De aalstreep is steeds zwart. Het hoofd is donkerder dan de robe, vooral om de ogen, om de mond en op de neusrug; het mist dus de lichte snuit. Grå is een zeer geziene kleur maar komt niet veel voor. Ze is mogelijk te vergelijken met de kleur van de uitgestorven Tarpan. De juiste genotypische voorstelling van grå is nog niet helemaal opgehelderd omdat men beschikt over onvoldoende gegevens van de

uitkomst van paringen van grå met andere kleuren. Onderling gepaard geeft grå meestal grå, maar ook rødblakk en kvit. Volgens Berge komen in een grå robe het vaakst voor haren met een wit topje en daaronder een zwarte zone die overgaat in grauw, gevolgd door een witte haarwortel (zie Fig. 4b). Vervolgens vindt men in afnemende frequentie geheel witte haren, grauwe met een wit onderste gedeelte en witte haren met een grauwe band onder het topje.

Berge neemt aan, dat de meeste grå-paarden, en wel die met een donkere tint, het E^d -allel bezitten, mogelijk in homozygote toestand. Hieruit zou dan volgen dat de E^d -factor niet volledig epistatisch is ten op zichte van de A^D -factor. In zeldzame gevallen ontstaat er wel eens grå uit brunblakk-ouders. Dit is moeilijk te verklaren, tenzij men aanneemt dat paarden van het ee-genotype eveneens grå kunnen zijn. Volgens Berge is dit de lichte schakering, genotypisch A^D-B-ee . Af en toe ontstaat uit de paring grå \times grå het kvit (wildkleurig crème); in dit geval voeren beide ouders het verdunningsgen (het c^{cr} -allel, zie Hoofdstuk 6). De aanwezigheid van dit gen in heterozygote toestand zou op grå niet te zien zijn. Over de fenotypische kleur van $A^D-B-E^d-eecc^{cr}c^{cr}$, grå dat homozygoot is voor het verdunningsgen, zegt Berge niets. Het is mogelijk dat onder de licht wildkleurig zwarte paarden ook paarden schuil gaan met één of tweemaal het c^{cr} -allel (wildkleurig muisvaal, respectievelijk wildkleurig bleekvaal). Wildkleurig bleekvaal zou fenotypisch echter ook vuilwit met nog juist zichtbare aalstreep kunnen zijn.

Ulsblakk werd vroeger ook lysborket of lichtisabel genoemd, in het noorden van het land ook reinsblakk of elgsblakk, de kleur van het rendier of de eland. Het is het wildkleurig valk of letterlijk vertaald de kleur van verse schapewol. De robe is vuilwit tot geelwit van kleur, de aalstreep is altijd zwart. Ulsblakk \times ulsblakk kan alle schakeringen geven en bovendien kvit. Blijkbaar voert ulsblakk éénmaal het c^{cr} -allel, is dus genetisch $A^D-B-E-Cc^{cr}$. Wanneer brunblakk homozygoot is voor het verdunningsgen ontstaat wildkleurig perlino. De robe is daarbij vuilwit en het zou alleen zijn te herkennen aan de aalstreep die in dit geval niet zwart maar donkercrème tot geel zou zijn. Ulsblakk is geen geliefde kleur zodat wildkleurig perlino weinig zal voorkomen.

Gul (geel) is wildkleurig isabel. Deze kleur verschilt weinig of niet van ulsblakk, maar de aalstreep is nooit zwart maar lichtbruin als bij

rødblakk. Genetisch kan gul worden voorgesteld als $A^D\text{-bbE/eeCc}^{cr}$. De resultaten van de paring gul \times gul bevestigen deze zienswijze: er ontstaat namelijk 50% gul, 25% rødblakk en 25% kvit (Papendieck, 1957).

Kvit (wit) is wildkleurig crème. De robe is uniform wit en de aalstreep is soms nog net te zien en van een crème tot lichtgele kleur. Blijkbaar is kvit genetisch $A^D\text{-bbE/eec}^{cr_c^{cr}}$.

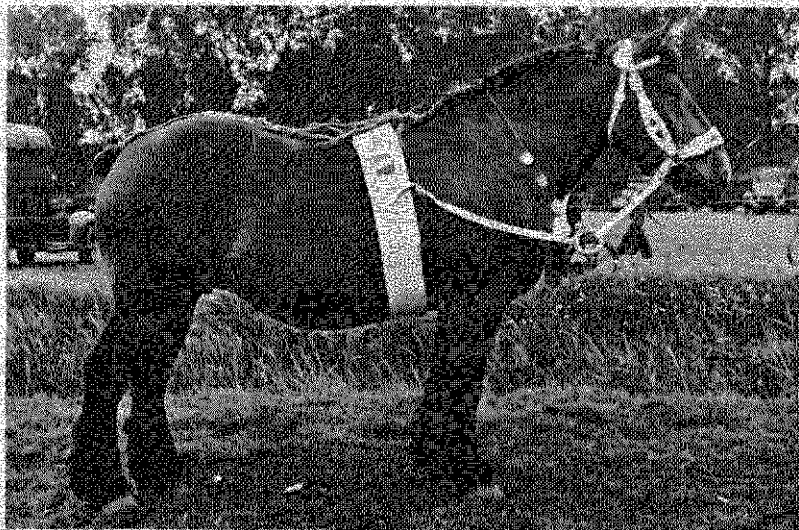
Bij kruising met de gewone basiskleuren gedraagt het A^D -allel zich dominant in de vererving van kleur en patroon; de produkten uit brunblakk \times bruin zijn echter vaak donkerder dan brunblakk en missen meestal de lichte klypping.

4.3 Bruin

Bruin wordt, zoals reeds gezegd, gekenmerkt door een robekleur die varieert van licht, zandkleurig, bruin via de roodbruine tinten tot donkerbruin-zwartbruin. Manen en staart en het onderste gedeelte van de benen zijn zwart. In het algemeen ontstaat de robekleur door een mengsel van zwarte en rood (bruine) haren, dat varieert met het lichaamsdeel. Soms vindt men zuiver zwarte aftekeningen, bijv. een zwarte vlek op het kruis.

Vroegere onderzoekers hebben verschillende hypothesen opgesteld om dit bruinpatroon te verklaren, hetzij door een aparte bruinfactor aan te nemen (Sturtevant, 1912; Walther, 1912), of door de aanwezigheid te onderstellen van een factor die zwart beperkt tot de uiteinden van de robe (Wentworth, 1914; Crew & Smith, 1930). Tegenwoordig vat men algemeen bruin op als een speciale modificatie van de wildkleur (Castle, 1940b, 1942; Odriozola, 1951). Hiermede is niet gezegd, dat nu ook voor alle schakeringen een verklaring gevonden is die genetisch aanvaardbaar is.

Volgens beide laatste schrijvers moeten bij bruin tenminste twee groepen worden onderscheiden: de groep van de bruine (bay) paarden die het allel A bezitten, en de groep van de bruine met het zogenaamd brownpatroon die het allel a^t zouden voeren (Castle & Singleton, 1960). Odriozola verschilt echter van Castle hierin dat hij het allel a^t beperkt tot de zwartbruine robes (sealbrown) en de andere schakeringen veroorzaakt ziet door het allel A^+ . Voor het wildkleur-allel gebruikt bij het symbool A^L (van 'light'), terwijl Castle het begrip 'brown' ruimer ziet en hieronder verstaat alle schakeringen met brownpatroon. Voor de roodbruine



4. (Gewoon) bruin; de robe is nagenoeg geheel uniform gekleurd; het behang is zwart.

tinten gebruikt Castle het allel A en voor de wilddkleur A⁺. Verder moet hier opgemerkt worden, dat Castle en medewerkers de kleur bay associëren met de meer roodbruine robes. Deze kunnen genetisch worden voorgesteld als A-B-E- voor de donkere schakering, en A-B-ee voor de lichtere, helderrode tint (red bay). Bij donkere schakering (dark bay) is soms weinig terug te vinden van het begrip 'rood' en is het verschil met schakeringen van brown, afgaande op de haarkleur alleen, niet altijd even duidelijk.

Afgaande op de in rotstekeningen weergegeven paarden is het niet onwaarschijnlijk, dat zowel de brown- als de bay-robes in prehistorische tijd al voorkwamen.

Brown werd beschouwd als een intermediaire kleur tussen bay en zwart. Blijkbaar is het a⁺-allel niet in staat over de gehele robe een gelijke verdeling te geven van eumelanine en feomelanine. De robe vertoont het zogenaamde brown-patroon met lichtere gebieden rond de neus, onder de buik (vooral naar achteren), in de flanken en liezen en in de meest uitgesproken vorm ook tussen voor- en achterbenen, achter de elleboog en aan de achterzijde van de bil. Dit patroon kan variëren in uitbreiding



5. Licht bruin met 'brown'-patroon, met lichte snuit en lichte gebieden op de robe; ook het behang bevat lichte haren. (foto Wiersema).

bij alle schakeringen, is het duidelijkst bij lichtbruin, maar het zou niet voorkomen bij bay. Bij de donkere schakering vindt men het soms alleen in de lies of rond de neus. Die kan bruin tot roodbruin (kopersnuit) zijn of ook grauwbruin tot lichtgrauw bij rassen zoals het Noorse Dølepaard.

De meer of minder sterke uitbreiding van de lichte gebieden zou verklaard kunnen worden door het e -, respectievelijk E -allel. Berge neemt aan dat in dit geval het a^1 -allel onvolledig epistatisch ten opzichte van de allelen van de E -serie is, maar deze voorstelling is nogal simplistisch. Andere schakeringen, zoals goudbruin, kunnen er niet mee verklaard worden. Waarschijnlijk zijn hiervoor aparte modificerende genen verantwoordelijk. Zonder in details te treden neemt Odriozola voor de tintenscala series aan van polygenen (homomerie). Gremmel (1939) meent dat aard en diepte van de kleur afhankelijk zijn van de hoeveelheid, de groepering, en de localisatie van de pigmentkorrels in het haar: bij lichtbruin zouden kleine, gelijkmatig verdeelde korreltjes overwegen, bij de donkere tinten meer kluitjes (clusters) van pigmentkorrels optreden. Lichte haren zouden ook ontstaan wanneer het pigment zich

meer centraal in de schors bevindt. Berge wijst op de zonale pigmentverdeling die men ook zou vinden bij de haren van een bruine robe. Bij donkerbruin vond hij, in volgorde van frequentie, de volgende soorten haren: geheel zwarte, zwarte met een bruin topje en een grijswitte wortel, bruine met een witte wortel en bruine met een zwart topje en een grijswitte wortel. Bij lichtbruin zouden zwarte haren met een bruin topje en volledig bruine haren het vaakst voorkomen. Het zwarte behang bij bruin is niet absoluut: vooral bij lichtbruin komt nogal eens een gemengdkleurig behang voor (Norikerpaard), terwijl het ook partieel lichter(bruin) kan zijn, b.v. bij het staartbegin, hetgeen aangeduid wordt met 'bloem op de staart'. Sporadisch treedt ook wel eens een geheel licht behang op (Wriedt, 1928; Wiersema, 1961c).

De dominantieverhouding tussen bay en brown is nog niet geheel duidelijk. Volgens de zienswijze van Castle kan uit de paring bay \times bay zowel brown ($a^t a B$ -) als zwart ontstaan, want bay kan heterozygoot zijn voor de allelen A, a^t en a (de genotypen $A a B$ - en $A a^t B$ -). Omgekeerd zou uit brown \times brown wel zwart ontstaan maar geen bay daar A dominant zou zijn over a^t . Dit is niet in overeenstemming met de praktijk. Salisbury (1941) vond (bij de Amerikaanse Shetland-pony) dat bay \times bay gaf: 68,5% bay en 12,0% brown; bay \times brown gaf: 50,8% bay en 28,4% brown; brown \times brown gaf: 15,3% bay en 51,7% brown. Ook uit andere stamboeken kan men dergelijke gegevens halen, al zal men dan altijd rekening moeten houden met foutieve opgaven met betrekking tot de onderscheiding bay-brown en zwartbruin-zwart.

Voor de onderstaande gegevens werd door de schrijver geput uit de stamboeken van de V.L.N (Gronings type), afl. 1956 en '57. Nagegaan werd de kleur van 743 afstammelingen (opgenomen merries) van zwartbruine hengsten, alsmede die van de moeders. Van deze afstammelingen was 2,7% roodbruin. Geen roodbruin bleek voort te komen uit de paring met donkerbruine, zwartbruine en zwarte merries. Van roodbruine moeders vielen 5,4% roodbruine afstammelingen, van lichtbruine en bruine moeders 4,4% en van kastanjebruine moeders 8,5%. Zwartbruine dieren, die bij het totaal van de in 1956 en '57 opgenomen merries voorkomen in 9,4% van de gevallen, ontstonden meestal uit zwartbruine, donkerbruine en zwarte moeders, respectievelijk in 47,5%, 24,1% en 20,0% van de gevallen. Zwartbruin komt echter ook voort uit paring van andere schakeringen van bruin onderling of van bruin \times vos. Uit deze gegevens krijgt men de indruk, dat donkerbruin en zwartbruin een zekere 'dominantie'

Tabel 2. Overzicht van de genotypen met dominante A-allelen en de bijbehorende fenotypen.

Genotype	Fenotype
A^+A^+BBEE	wildkleurig
$A^D-B-E^dE^d$	grå
A^D-B-E-	brunblakk
A^D-B-ee	licht grå(?)
$A^t-B-E^dE^d$	dominant zwart (zie hoofdstuk 5)
A^t-B-E-	zwartbruin (sealbrown)
A^t-B-ee	licht bruin (brown)
$A-B-E^dE^d$	dominant zwart (zie hoofdstuk 5)
$A-B-E^d-$	zwartbruin (?)
$A-B-E-$	donker (rood) bruin (dark bay)
$A-B-ee$	licht (rood) bruin (red bay)

vertonen over de andere schakeringen. Ook het onderzoek van Berge bij het Dølepaard wijst in die richting. Hij meent dan ook dat het juister is in plaats van a^t het dominant symbool A^t te gebruiken. Bovendien wijst hij op de dominantie van het kleurpatroon bij de muilrierfokkerij. Het is echter waarschijnlijk dat we hierbij, zoals reeds gezegd, te maken hebben met een ander allel uit de A-serie. Overigens neemt Berge aan dat het A^t -allel niet altijd domineert over het A-allel, daar er blijkbaar mengvormen voorkomen, vooral bij de lichtere robes. In dit verband zij verder opgemerkt dat Castle meent dat paarden van het genotype $A-B-E^dE$ eveneens zwartbruin kunnen zijn zonder duidelijk brown-patroon.

In Tabel 2 vindt men een overzicht van de besproken genotypen en fenotypen die ontstaan door de gezamenlijke werking van de dominante A-allelen, het B-allel en de allelen van het E-gen.

Het lijkt erop, dat de verschillende schakeringen van bruin niet eenvoudig verklaard kunnen worden zonder aanname van een aantal modificeerende genen, die mogelijk een additieve werking hebben bij tinten in de brown-groep. Voor het voorkomen van aalstreep en strepen aan de benen bij bruin stelt Castle zowel het A- als het A^t -allel verantwoordelijk. Searle houdt rekening met de mogelijkheid dat deze kenmerken ook door aparte genen veroorzaakt kunnen worden, die slechts werken bij de A-genotypen.

De geheel recessieve mutant uit de A-serie, het a-allel (non-agouti), komt ter sprake in het volgende hoofdstuk.

5 Het B-gen

De B ('black')-factor wordt verantwoordelijk geacht voor de vorming van het pigment eumelanine, althans volgens de meest gangbare interpretatie. Alleen *Odriozola* neemt geen B-gen aan, want volgens hem wordt een zwarte robe veroorzaakt door de E-factor.

Uit histologisch-chemisch onderzoek is gebleken, dat de B-locus betrokken is bij de opbouw van het eiwit-skelet (de matrix) van het melanosoom (onrijpe pigmentkorrel) en vooral bij de vorming van een regelmatige structuur hiervan. Aan dit skelet hecht zich steeds meer melanine zodat tenslotte een homogene, rijpe pigmentkorrel ontstaat. Mutanten op deze locus geven een afwijkende korrelvorm door structuurverandering in dit skelet, waardoor kleurverschillen verklaarbaar zijn. Uit huidtransplantaties is verder naar voren gekomen dat de genwerking direct binnen de melanocyt plaatsvindt. De B-serie is niet erg uitgebreid. De belangrijkste mutant is het geheel recessieve b ('bruin')-allel dat bij een aantal zoogdieren, o.a. muis, rat, cavia, konijn en hond voorkomt. Het is nog niet duidelijk, of deze mutant ook aanwezig is bij het rund, met zijn ingewikkelde genetische situatie. Bij de muis zijn er nog twee andere allelen bekend. Meestal wordt ook de kleur van de ogen beïnvloed tot een lichtbruin. Bij de bb-genotypen zijn de pigmentkorrels kleiner en bolvormig in tegenstelling tot de langgerekt-eivormige korrels bij zwart (B). De totale hoeveelheid eumelanine, bij een gelijk aantal korrels, is zo kleiner. Dit zou de bruine kleur verklaren. Volgens Searle hebben de allelen op de B-locus geen effect op het pigment feomelanine (de feomelanine-korrel mist een regelmatige matrix; het pigment wordt afgezet tussen een warrelige massa van fijne vezels). Anderen, zoals Jones (1971), menen dat de b-mutant juist verantwoordelijk is voor een skelet waarop uitsluitend feomelanine gaat zitten.

Evenals bij de B-genotypen kunnen ook bij de bb-genotypen kleurveranderingen optreden bij aanwezigheid van allelen uit de A-serie. Door Castle (1961) en Singleton (1969) wordt ook bij het paard het b-allel aangenomen voor de voskleur, die we hier naast zwart bespreken.

5.1 Zwart

Geheel analoog met b.v. de knaagdieren zijn paarden van het genotype $aaB-$ zwart, en wel uniform, daar er geen feomelanine gevormd wordt. Voor de nuances in de tint worden door de school van Castle genetische verschillen aangenomen. Het gewone zwart, dat ook in de winter bij schuin opvallend licht een wat bruine gloed kan hebben, is in de zomer sterk onderhevig aan de blekende werking van de zon. De robe kan dan (zwart)bruin aandoen zonder bepaald patroon waarbij de kleur om de mond meestal zwart blijft. Bij gitzwart is de robe blijvend zwart met een diepe, soms metaalachtige glans. Gitzwart vindt men bijv. bij de Shetlandpony maar ook bij het Friese paard. Volgens Castle (1951) voert gitzwart de factor E^d . Door dit allel aan te nemen, dat in homozygote toestand epistatisch is ten opzichte van de allelen A en A^t , kon Castle een verklaring geven voor het feit dat er steeds een wisselend percentage bruin (brown) gevonden wordt uit de paring zwart \times zwart. Dit percentage (8–13%) ligt veel hoger dan uitsluitend verklaard kan worden uit foutieve opgaven door verwisseling van zwart en zwartbruin. Bovendien meent Castle dat de ee-genotypen te herkennen zijn aan hun fenotype. Odriozola neemt geen dominant zwart aan. Bij hem staat zwart aan het einde van een serie met een min of meer vloeiende overgang van bruin naar zwart.

De zienswijze van Castle leidt tot het volgende overzicht van de verschillende variaties van zwart:

$aaB-E^d-$, $A-B-E^dE^d$, $A^t-B-E^dE^d$	dominant zwart = gitzwart;
$aaB-E-$	gewoon (recessief) zwart; de robe is aan bleking onderhevig, hetgeen ook zou gelden voor het volgende genotype;
$aaB-ee$	zwart, waarbij het behang een iets donkerder tint zou hebben dan de robe, die wat vaal is (smokey black, preto efumado); zou het beste genoemd kunnen worden: zwart met zwarte manen en staart;

5.2 De voskleur

Nog meer dan bij bruin vertoont de robe bij vos talrijke kleurschakeringen van licht geelbruin en goudgeel via de rode tinten naar donker- tot

zwartbruin met rossige gloed. Het behang is van dezelfde kleur, soms iets donkerder of lichter, ook wel gemêleerd en bij sommige tinten meer naar de grauwe kant, echter nooit zwart. Ook wanneer het behang buiten beschouwing wordt gelaten zou volgens de meeste schrijvers een voskleurige robe als zodanig altijd te onderkennen zijn, daar zelfs bij de donkerste tinten nooit zwarte haren aanwezig zijn. Soms ziet men op de robe zeer donkere vlekken. Het verschil in tint tussen de zomer- en de langharige wintervacht kan, vooral bij pony's, zeer groot zijn.

Ook bij de voskleur zijn nog talloze problemen op te lossen en moeten verschillende hypothesen nog nader worden getoetst. Vanuit de homologie zijn de kleurvariaties het moeilijkst te begrijpen. In contrast hiermee is de vererving, wanneer men althans de verschillende schakeringen buiten beschouwing laat, eenvoudig: vos X vos geeft uitsluitend vos.

Vroegere onderzoekers zoals Sturtevant (1912) en Wentworth (1914), maar ook meer recent Odriozola, beschouwen vos als een basiskleur waarbij het B-gen inactief is. Daarnaast zien Castle en zijn medewerkers de voskleur genetisch als bb (b opgevat als recessief allel van het B-gen). Daarbij hangen de verschillende tinten en met name de typische rode kleur af van modifierende genen, al of niet in samenwerking met allelen uit de A- en de E-serie (Singleton & Bond 1966, Singleton 1969).

Zoals bij bruin is het niet waarschijnlijk dat de verschillende schakeringen van de voskleur uitsluitend verklaard kunnen worden door de allelen van de E-serie. Het ligt meer voor de hand ook hier een aantal polygenen aan te nemen die geen, zoals Merkens (1953) meent, homomeren van het C ('color')-gen hoeven te zijn. Tot op heden is het ondanks onderzoeken van Wentworth, McCann (1916), Wright (1917), Gremmel (1939) en Salisbury (1941) nog niet gelukt enige wetmatigheid te vinden in de overerving van de schakeringen. Allen vonden echter dat sorrel zich recessief gedroeg ten opzichte van chestnut. Onder sorrel verstaan zij in het algemeen niet alleen de licht geelbruine robes maar ook de (licht)rode schakeringen, terwijl chestnut de meer bruine en donker roodbruine schakering is.

Van Castle & Singleton (1961) en later Singleton & Bond (1966) stamt een wat eenvoudig aandoende hypothese voor althans enkele fenotypische variaties. In deze hypothese, die rekening houdt met de A- én de E-factor, worden twee groepen tegenover elkaar gesteld die zich verhouden als zwart tegenover bruin. De A-factor veroorzaakt een afwijkende kleur van het behang (meestal lichter dan de robe), terwijl de E-factor de

robe donker maakt, maar geen invloed heeft op het behang.

Groep I omvat de genotypen:

- aabbE- donkervos van een uniform donker (rood) bruine kleur (liver chestnut)
aabb^e vos met uniform lichte, bruine of rode, robe (sorrel)

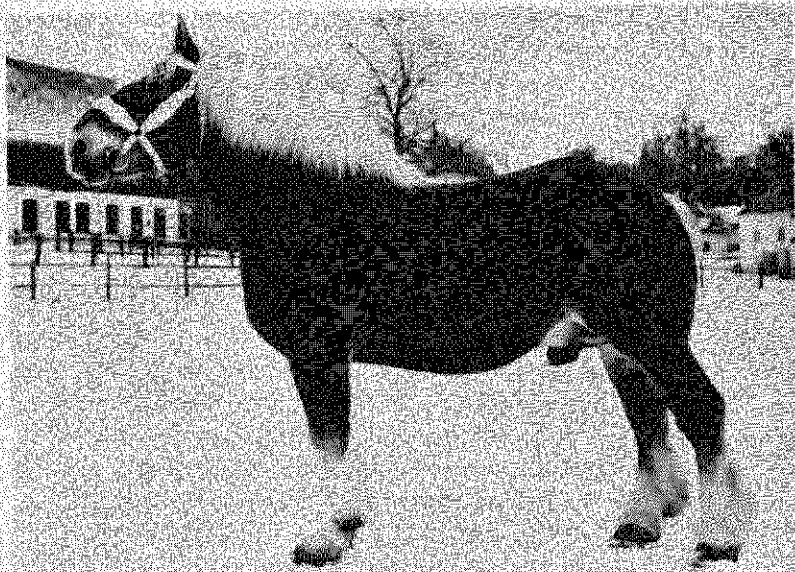
Groep II omvat de vossen met de A-factor (die dus, gepaard met zwart, bruine veulens kunnen geven):

- A-bbE- vos (chestnut) met een behang dat iets lichter zou zijn dan de robe, maar overigens van dezelfde tint
A-bb^e lichte vos (sorrel) met een behang dat eveneens lichter is dan de robe

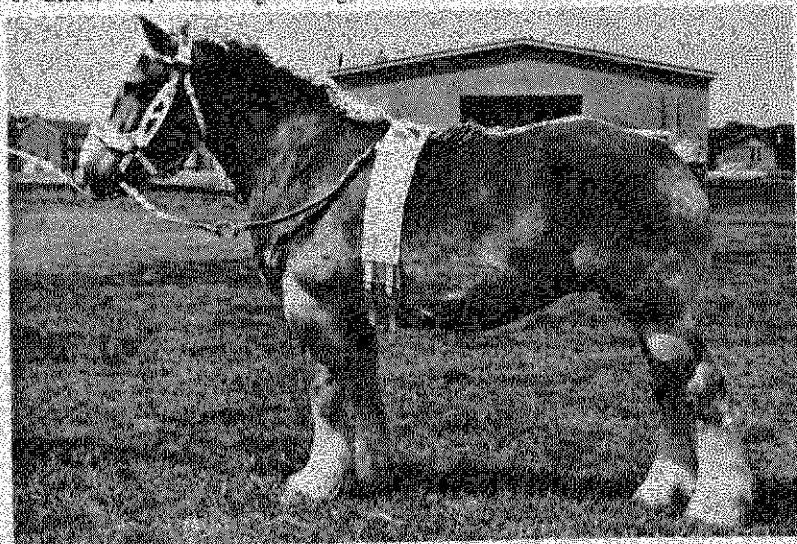
Noch door Castle noch door Singleton wordt een duidelijke verklaring gegeven waarom het behang afwijkend van kleur is bij de A-vossen. Zij nemen aan dat het bruine b-pigment, door de A-factor immers geconcentreerd in de lange beschuttende dekharen, hierin een optisch lichter effect geeft dan in de haren van de robe. Het komt daar bovendien voor naast het feomelanine. Over het fenotype van vossen die het E^d-allel voeren bestaat nog geen voorstelling. Misschien zijn het donkere vossen die de A-factor onzichtbaar kunnen voeren.

Bovenstaande hypothese, die voornamelijk steunt op de bevindingen in de palomino-fokkerij (zie Hoofdstuk 6), wordt niet algemeen aanvaard. Zo meent Berge dat aan een voskleurige robe niet te zien is of de A-factor aanwezig is. Bovendien zegt hij dat het in analogie met bruin, logischer is aan te nemen dat de ee-genotypen een behang hebben dat iets donkerder (roodbruin) is dan de robe. Dit komt inderdaad wel voor. Jones, die overigens een geheel andere opvatting heeft over de werking van de E-allelen, meent dat er aanwijzingen zijn voor de stelling dat het A-allel een lichter makend effect heeft op de robe, net zoals bij bruin. Hij noemt daarom alle A-bb genotypen sorrel. Het e-allel zou volgens hem geen zichtbaar effect hebben. Het E-allel zou de volle uitbreiding van zowel eumelanine als feomelanine beperken, zowel vóór- als nádat de A-factor de robekleur beïnvloed heeft.

Van een derde groep vossen, genotype A^t-bb, is nog niet duidelijk hoe de robe eruit ziet; volgens Castle als een chestnut met brownpatroon, terwijl Singleton en Bond de mogelijkheid aannemen dat dit het geno-



6. Lichte vos, vlaskteurig behang; iets licht onder de buik. (foto Wiersema)



7. Lichte vos met een sterke uitbreiding van de lichte gebieden op de robe. (Foto beschikbaar gesteld door de Kon. Ver. Het Ned. Trekpaard).

type is van de kleur claybank, een dof geelbruin of bruinachtig rood met een behang van dezelfde tint of iets donkerder. Vaak vindt men hierbij een aalstreep.

Naast de besproken fenotypen treft men vossen aan met een zeer licht, crème- tot vlaskleurig behang dat duidelijk verschilt van het behang bij de A-vossen. De indruk bestaat echter dat bij dit behang graduele overgangen zijn in lichtheid.

De kwestie van het zeer lichte behang als een apart kenmerk heeft vroegere onderzoekers al bezig gehouden. Wentworth neemt uit zijn onderzoek bij het Amerikaans-Belgisch paard (overwegend lichte vos met vlaskleurig behang) een eenvoudig recessieve vererving aan, berustend op het factorenpaar ff ('flaxen'). McCann's onderzoek bij het zelfde ras is uitgebreider maar minder conclusief. Hij stelt dat sorrel een aparte kleur is die recessief is tegenover alle andere kleuren. Hij nam waar dat sorrel X sorrel uitsluitend sorrel gaf en sorrel X zwart in de meeste gevallen sorrel en bay en maar weinig chestnut en zwart. Hoewel hij geen genotype aangeeft van dit sorrel, steunt de uitkomst de hypothese van Castle (sorrel = A-vos).

Salisbury gelooft dat de vererving ingewikkelder is. Vos met licht behang vond hij bij 25% van de afstammelingen van gewoon vos en bij 90% van de afstammelingen van vosouders met licht behang (Amerikaanse Shetlandpony). Bij het Finse paard vond hij licht behang bij gewoon vos in 32,6%, bij sorrel in 30,3% en bij donkervos (liverchestnut) in 9,6% van de gevallen. Donkervossen kwamen het meest uit donkervos ouders, het minst uit sorrelkleurige ouders. Salisbury stelt donkervos dominant over gewoon vos met een tendens tot intermediaire vererving, en neemt hiervoor een factor I ('intensive') aan. Het lichte behang bij donkervossen zou wijzen op recessiviteit, waarbij mogelijk twee genparen in het spel zijn.

Bij deze wat ingewikkelde materie zijn de volgende opmerkingen te maken.

Bij de voskleur treedt niet alleen een grote variatie in lichtheidsgraad van de robe op maar ook in die van het behang, althans wanneer dit anders gekleurd is dan de robe. Hoewel het lichte behang tot op zekere hoogte onafhankelijk is van de robekleur (Merkens, 1953) komt het toch het meest voor bij de lichte schakeringen. Soms is het gemengdkleurig, terwijl ook combinaties worden gevonden, zoals lichte manen en een voskleurige staart. Salisbury postuleert dan ook dat het f-gen een zekere

werking uitoefent op de kleurdiepte van de robe, terwijl de expressie wisselend kan zijn wat betreft het behang. Voorts blijkt bij lichte vossen met licht behang zoals die voorkomen bij ponyrassen (maar ook bij het koudbloed Belgisch type) de robe een bepaald kleurpatroon te hebben met lichtere gebieden onder de buik, in de liezen, achter de elleboog, rond kogel en koot, en een lichte vetlok. Dit is vooral te zien bij de wintervacht. Hoe lichter de robe, hoe uitgebreider het lichte ventrale gebied is. Vaak is de robe daarbij geappeld. Deze schakering treft men veelvuldig aan bij de Haflinger, ook in het zomerkleed. Meestal heeft de Haflinger zeer lichte, vlaskleurige of bijna witte manen en staart; daarnaast komt men ook wel het lichtgrauw tot zilverkleurig behang van de zweetvossen tegen, en een meer gemengdkleurig bij de gewone en donker voskleurige robes. Daarbij komen de donkere haren voor in het centrale gedeelte van manen en staart. Het is mogelijk dat dit de A-bb-vossen zijn van Castle, waarbij de schakering van de robekleur, maar vooral de uitbreiding van de lichte gebieden beïnvloed wordt (evenals bij bruin) door modifierende genen. Hiertegenover staat de mening van anderen, waaronder ook Jones (1971) dat het zeer lichte behang een recessief kenmerk is, afhankelijk van één of een aantal genparen.

Bij de Haflinger vindt men soms een aalstreep. Castle schrijft dit, evenals bij bruin, toe aan de werking van het A-gen. Het is echter mogelijk dat dit kenmerk berust op een onafhankelijke eigenschap, die dominant overerft. Dit gezien het feit dat aalstreep slechts voorkomt in bepaalde families, waarbij geen verband wordt gezien met de kleur van de robe.

6 De verdunningsgenen

Genen die de haarkleur zodanig beïnvloeden dat voor het oog de kleur verdund lijkt (zodat bruin beige wordt en zwart grijsblauw) noemt men verdunningsgenen. De twee belangrijkste, bij de meeste zoogdiersoorten voorkomende, series van multiple allelen in deze groep zijn de C ('colour')- en de D ('dilution')-serie.

Het C-gen, waarvan de volledige recessieve mutant *c* ook wel de albino-factor wordt genoemd, wordt verantwoordelijk gesteld voor het optreden van de volledige kleur doordat het de vorming van feomelanine en eumelanine in hun normale intensiteit uit voorprodukten mogelijk maakt. Het symbool C wordt in genetische formules meestal weggelaten daar het C-gen bij gekleurde individuen altijd aanwezig wordt verondersteld.

De recessieve C-allelen, direct inwerkend op de melanocyt, zijn in het algemeen betrokken bij een trapsgewijze reductie van de pigmentatie door vermindering van het aantal korrels. Dit gebeurt eerst bij de feomelanine-korrel en vervolgens, maar in minder sterke mate, ook bij de eumelanine-korrel; bij de laatste treedt tevens een verandering op van de vorm en de grootte. Uit de allelomorfe serie is het best bekend het *c^{ch}*-allel, voorkomend bij knaagdieren, katten en mogelijk ook bij de hond. Het geeft het zogenaamde chinchilla-patroon op een agouti-robe. Dit patroon ontstaat door een volledige onderdrukking van het feomelanine met behoud van het eumelanine. Bij de muis zijn de C-allelen te rangschikken in een serie met een steeds sterkere verdunnende werking tot er tenslotte geen pigment meer wordt gevormd door een volledige suppressie van de tyrosinase-activiteit. Men spreekt dan van echte albino's (cc-genotypen), met pigmentloos haar, huid en ogen.

Recessieve mutanten van het D-gen werken eveneens kleurverdunnend, echter via een geheel ander mechanisme. Er worden namelijk klompjes van zowel eumelanine- als feomelanine-korrels gevormd; de gelijkmatige pigmentverdeling wordt dus verstoord. Daardoor neemt de lichtabsorptie af. Door dit effect wordt b.v. zwart verdund tot een blauwgrijze kleur.

Bij de muis, waarbij een viertal D-allelen voorkomt, vindt men als tweede kenmerk het optreden van abnormale, nucleopetale melanocyten (melanocyten waarbij de pigmentkorrels zich niet bevinden in de lange uitlopers van de cel, maar meer rondom de celkern).

Bij andere dieren, zoals hond en kat, is slechts één mutant, het d-allel bekend. Het voorkomen van dit homoloog allel wordt, evenals bij andere kleurfactoren, aangenomen op grond van een homologe werking, maar is soms minder goed gefundeerd en twijfelachtig wanneer het belangrijkste kenmerk, de klompjesvorming, ontbreekt, zoals bij het konijn. Bij dit dier komt de kleurverdunnende werking tot stand door een ontbreken van pigmentkorrels in de schors van het haar.

Ook bij het paard heeft men nog niet kunnen vaststellen, door welk gen de verdunde kleuren veroorzaakt worden. Een verdunningsgen komt nochtans voor bij vrijwel alle pony- en paarderassen. Paarden waarvan de robe een 'verdunde', gewassen of vale indruk maakt zijn van oudsher bekend bij de Oosterse en Aziatische rassen. Vroeger heeft deze bijzondere kleur zich, mogelijk vanuit Spanje, verspreid over heel Europa; maar ze komt hier tegenwoordig, in tegenstelling tot de ponyrassen, slechts sporadisch voor onder de warmbloedrassen, al wordt ze veelvuldig aangetroffen onder de paardenstapel in de Amerikaanse landen. In Nederland is de verdunde kleur in recente jaren weer verbreid geraakt door de in 1941 uit Oldenburg geïmporteerde hengst Rheinfeld 199 D.P.S..

Vroegere onderzoekers, zoals Wilson (1912), hadden nog geen goed inzicht in de genetische structuur van de verdunde kleur. Walther (1912) en Ströver (1917) noemden het nog een basiskleur veroorzaakt door een dominant grondpigment. Wentworth (1914) nam een verdunningsfactor I aan en Wright (1917) een factor D, terwijl Gremmel (1939) bij zijn histologisch onderzoek geen verband zag tussen isabel enerzijds en valk en muisvaal anderzijds. Een beter inzicht in het ontstaan van deze kleuren is te danken aan het onderzoek van Salisbury en Castle, die aantoonde dat de visie van Wright juist was en die eveneens uitgaan van de D-factor.

De werking van deze factor moet als onvolledig dominant of intermediair worden gezien in die zin, dat de haarkleur bij de homozygoten sterker verdund is dan bij de heterozygoten. De juiste werking van dit gen is echter nog steeds niet duidelijk. Volgens Gremmel zouden, althans bij de valkkleur, de pigmentkorrels voornamelijk geconcentreerd zijn aan één kant van het haar, hetgeen verandering geeft van lichtabsorptie.

Odrizola neemt aan dat het verdunningsgen een allel is uit de C-serie, voorgesteld als c^{cr} ('cream'), zonder dominantie, maar intermediair in uitdrukking. Het zou het eumelanine minder sterk aantasten dan het feomelanine. Dit op grond van het feit dat er meer overeenkomst zou zijn met de C-allelen bij knaagdieren en omdat het gepostuleerde D-gen (partieel dominant) een uitzondering is op de regel dat er uitsluitend recessieve mutanten voorkomen bij andere dieren. Bovendien zou men, uitgaande van het dominante D-gen, ook bij het paard recessieve allelen verwachten; deze zijn echter nog nooit gevonden. Op grond van deze argumenten voelen ook Singleton & Bond (1966) ervoor het symbool c^{cr} te gebruiken in plaats van het symbool D. Odrizola's hypothese is echter niet te bewijzen door een toets op allelomorfie daar echte albino's (cc) bij het paard niet voorkomen.

De mogelijkheid dat we bij het paard met een geheel eigen gen te maken hebben is dan ook niet uit te sluiten, te meer daar uit de gegevens van de palomino-fokkerij argumenten volgen voor de visie van Castle en Singleton. Zij stellen dat de werking van het verdunningsgen alleen zichtbaar is bij de genotypen die het A-allel voeren. Deze visie werd ook vroeger reeds naar voren gebracht door Domanski & Prawochenski (1948) naar aanleiding van hun bevindingen in de Russische stoeterij te Enisherloff. Zij merkten dat uit de paring van isabel met zwart ook bruine en valk veulens kwamen. Deels is dit punt nog een omstreden kwestie, zoals we later zullen zien.

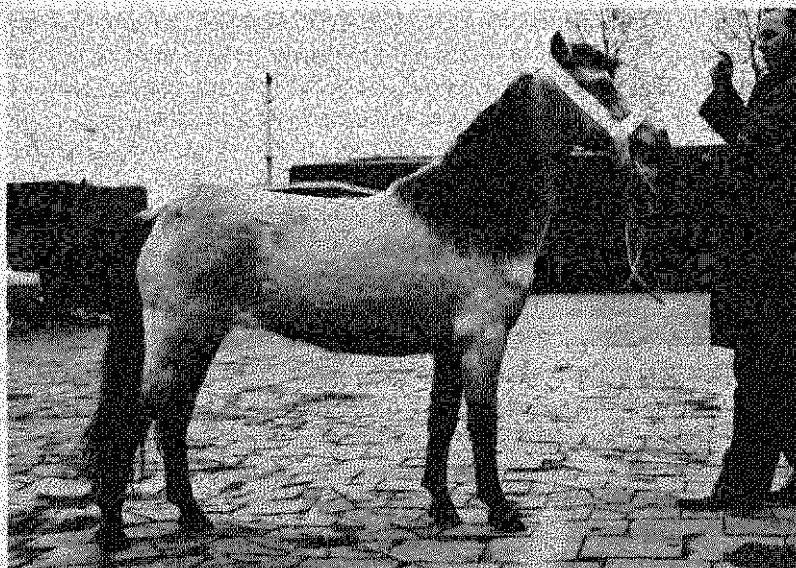
Opgemerkt moet worden, dat bij het rund een dominant verdunningsgen voorkomt met een analoge werking als die bij het paard. Dit gen verdunt in heterozygote toestand zwart tot donkervaal en geeft in homozygote toestand lichtvaal (Hagedoorn, 1934; Barkema, 1970).

De kleuren die ontstaan door de werking van de c^{cr} -factor op bruin, zwart en vos zullen nu nader worden besproken.

6.1 Valk

Bij de verdund bruine kleur of valk is de robe gelijkmatig lichtbruin tot geelbruin terwijl het behang en het onderste gedeelte van de benen zwart blijft. Soms bevat het behang wel vaalbruine haren of is wat grauwwaard; soms hebben de oren een zwart randje.

De valkkleur werd vroeger vaak verward met de wildkleur. Tuff (1933) meende nog dat er verband bestond met de kleur van het Fjordenpaard.



8. Valk; geelbruine robe en zwart behang. (foto Wiersema).



9. Perlino of zilvervalk; het behang is niet wit maar vertoont nog enig contrast met de robe. (foto Wiersema).

Deze verwarring is begrijpelijk daar men bij valkkleurige paarden vaak een aalstreep vindt en de wintervacht vooral bij pony's wildkleurig aandoet door het optreden van lichte en donkere partijen (zoals op de voorhand en de schouder). Meestal is ook het hoofd rond de ogen en op de wang wat donkerder dan de robe, terwijl de neusrug lichter is. Bovendien vindt men een duidelijke zonale pigmentverdeling in het haar.

Schrijver vond in de robe van een donkervalk-pony naast zwarte en gele haren, gele haren met een zwart topje, gele haren met een zwart topje en een grauwwarte basis, gele haren met een grauwe basis en een gering aantal sterk verdunde, vlaskleurige, haren die soms zilverachtig aandeden bij schuin opvallend licht. De wintervacht bij deze pony was veel lichter en op het lichaam van een meer beige kleur, doordat de lange haren onder het donkere topje een brede gele zone hadden, terwijl de basis grijs tot lichtgrijs was. Volgens Castle is dit geen gevolg van de werking van het c^{CR} -allel, maar een uiting van het A-genotype, die normaal niet of nauwelijks te zien is. Ze wordt echter duidelijk zichtbaar door de c^{CR} -factor, die niet of minder sterk werkt op plaatsen waar het eumelanine geconcentreerd voorkomt. Bij de lichte, goudgele valkkleur (yellow dun) die als typisch geldt voor de Highland pony, zouden de haren van de robe, op een grauwwarte basis na, geheel geel zijn. Soms ziet men bij deze pony's een lichtgrijze snuit en vaak, behalve een aalstreep, donkere strepen aan de benen en een brede onscherp begrensde band van donkere haren over de schoft.

Genetisch wordt valk voorgesteld als A-B-Cc^{CR}. Aanwezigheid van de E-factor maakt de robe donker met een dofgeelbruine tint, die verward kan worden met lichtbruin. Het ee-genotype zou een helder gele tot geelbruine robe hebben, een kleur die in Amerika 'buckskin' wordt genoemd ter onderscheiding van 'dun' voor de andere tinten van valk. Volgens de hypothese van Castle zou de werking van het c^{CR} -allel op 'brown' (genotype A^t-B-) niet zichtbaar zijn en ook niet op zwart van het genotype A-B-E^dE^d. Volgens Singleton & Jones zijn A^t-B- paarden wel dun.

Wanneer het verdunningsgen op bruin in homozygote vorm aanwezig is (genotype A-B-c^{CR}c^{CR}) ontstaat een kleur die perlino of zilvervalk genoemd wordt. De robe is hierbij donker crème tot vuilwit met een behang nog steeds duidelijk donkerder dan de robe maar ongeveer van dezelfde tint. Blijkbaar wordt nu ook het eumelanine aangetast. Daar ook het pigment in de voorste lagen van de iris (het stroma) sterk verdund is

hebben perlino's (evenals andere $c^{cr}c^{cr}$ -genotypen) blauwe ogen. Blauwe ogen ontstaan tengevolge van lichtverstrooiing door kleine deeltjes (het zogenaamde Tyndall-effect) tegen een donkere achtergrond, in dit geval het zeer veel pigment bevattende achterste gedeelte van de iris. Over de kleur die ontstaat bij de genotypen $A^1B-c^{cr}c^{cr}$ en $A-B-c^{cr}c^{cr}E^dE^d$ kan nog niets met zekerheid gezegd worden, maar het is plausibel dat hierbij eveneens kleurveranderingen optreden.

6.2 Muisvaal

De muisvale kleur die ontstaat door de werking van het verdunningsgen op zwart is moeilijk te omschrijven en soms nauwelijks te onderkennen. De robe kan muisgraauw tot asgraauw zijn, maar ook onder schuine belichting bruinrood lijken, zodat men muisvaal vindt geregistreerd als zwartbruin, vaalzwart of zeer donker valk. Het behang is zwart, zou soms vaalzwart van kleur zijn. De ideale muisvale kleur bezit een grijsblauwe glans.



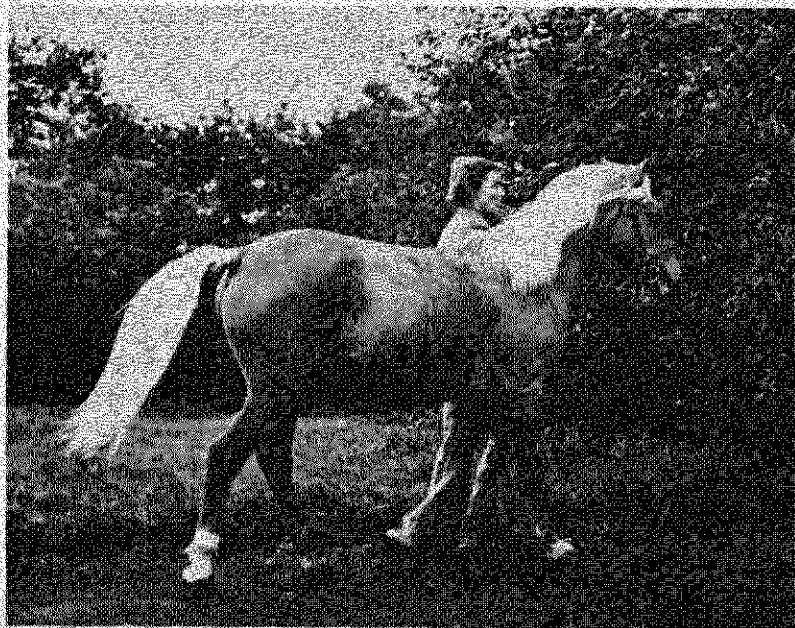
10. Het zogenaamde (gele) geiteoog van de muisvale hengst Rheinfeld. (foto Wiersema).

Voor muisvaal is geen plaats in het schema van Castle en Singleton, die aannemen dat het verdunningsgen geen zichtbare werking vertoont op het aaB- genotype. Dit nu is duidelijk in tegenspraak met de praktijk. Muisvale afstammelingen van b.v. valkpaarden komen wel voor, maar het is ook een feit dat muisvaal als zodanig aan de kleur van de robe soms nauwelijks of misschien ook niet herkenbaar is. Het duidelijkste voorbeeld is wel de hengst Rheinfeld zelf (genotype aaBbCc^{cf}) die als zwart staat genoteerd. Dit is ook het geval met een aantal dochters die niet van gewoon zwart zijn te onderscheiden, maar op grond van hun afstammelingen genetisch muisvaal moeten zijn; misschien voerden deze paarden het E^d-allel. Rheinfeld gaf muisvale veulens, zowel met bruine en zwart-bruine als met zwarte merries, welke gezien de afstamming genetisch aaBb of aaBB zijn. Er kan dus geen steun gevonden worden voor de hypothese van Castle dat het genotype aaB-Cc^{cf} niet muisvaal is maar gewoon zwart. De verschillende tinten van muisvaal hangen mogelijk af van modifierende genen die op de normale zwarte robe geen zichtbare werking uitoefenen. Volgens sommigen zou de echte muisvale kleur voorkomen bij de E-genotypen, terwijl het ee-genotype aanleiding geeft tot een meer lichtgrauwe tint met zwart behang, een robe die in de Zuid Amerikaanse landen grullo wordt genoemd. Volgens Jones (1971) zou een meer vaalbruine robe (grullo brown) het fenotype zijn bij aanwezigheid van het A^t-allel.

Hoewel Singleton zich niet uitlaat over het effect van het verdunningsgen in homozygote vorm op zwart, neemt men in het algemeen aan dat de robekleur van dit zogenaamde bleekvaal lijkt op perlino, dus vuilcrème met iets donkerder behang. Mogelijk is de robe in zijn donkerste schakering zeer licht grauwbrown tot grauwgeel. Binnen afzienbare tijd zijn hierover nadere gegevens te verwachten daar onder leiding van Singleton momenteel fokexperimenten worden uitgevoerd op de Colonial Farm van de Universiteit van Virginia.

6.3 Isabel

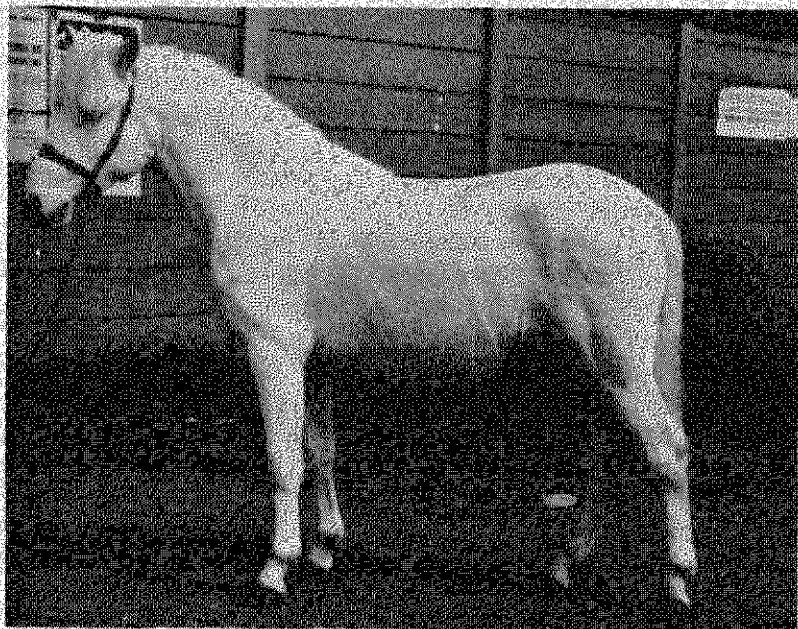
De verdunde voskleur wordt isabel genoemd. In het algemeen vertoont de robe hierbij een tintvariatie die gaat van een licht, helder- of vuilgeel tot een donker bruingeel, soms wat grauwbrown aandoend, zodat donkerisabel soms foutief wordt opgegeven als grauwwos. Het behang is vlaskleurig tot zilverwit. De donkere schakering, vaak geappeld, lijkt dus op



11. Isabel of palomino; de robe is licht geappeld, het behang is wit. (foto Wiersema).

zweetvos maar met een veel lichter en meer uniform gekleurd behang; deze zou tenig te voeren zijn op de aanwezigheid van de E-factor. Het isabelveulen is (evenals vaak het valkveulen) bij de geboorte meestal licht-crème. Het verdunningsgen in homozygote toestand maakt de robe zeer licht: van lichtcrème tot vuilwit. Het behang is wit en de ogen blauw. (De zogenaamde cremello of blue-eyed cream). Soms hebben cremello's zogenaamde glasogen, ogen met een grijsblauw tot wit-parelmoerachtig gekleurde iris. In dat geval heeft men te maken met een dichter iris-stroma, dat bijna al het licht terugkaatst.

De benaming isabel dreigt in onbruik te raken en wordt steeds meer vervangen door de term palomino. Palomino in strikte zin is echter de benaming van de speciale schakering goudisabel, een populaire kleur vooral in Amerika waarop op uitgebreide schaal gefokt wordt. De robe van palomino varieert van een helder crème-achtig goudgeel via geel-koperkleurig tot een wat doffer licht goudbruingeel. De ideale schakering



12. Cremello; in tegenstelling tot perlino is hierbij de robe uniform crème. (foto Wiersema).

wordt omschreven als de kleur van een pasgemunt goudstuk, een variatie die overigens vrij zeldzaam is (Norton, 1949). De kleur is gevoelig voor de blekende werking van het zonlicht en wordt ook lichter in de winter. Manen en staart behoren wit of ivoorkleurig te zijn. Volgens Marrero (1945) zouden er ook zeer donkere palomino's zijn met een donkerbruine robe met een duidelijke goudglans en wit behang. Zeer lichte palomino's worden ook wel palomillo's genoemd. De ideale tint komt volgens Castle slechts voor bij de ea -genotypen, terwijl verder nog onbekende modifierende genen worden aangenomen. Bij de palomino kunnen de ogen en de huid normaal donker zijn, maar ook lichter (geelbruine ogen).

Salisbury & Britton (1941), Castle & King (1951) en Singleton & Bond (1966), die deze kleur uitgebreid hebben onderzocht komen tot de conclusie dat palomino (c.q. isabel) alleen kan optreden bij vossen met de A-factor. Op geheel recessieve vossen (genotype $aabb$) zou de werking

van het verdunningsgen niet zichtbaar zijn. Ze vallen als zodanig niet op en kunnen doorgaan voor gewone vossen. Dit zijn de crypto-palomino's van Castle, die wel meende dat de robe wat lichter zou zijn maar in elk geval uniform voskleurig. Men nam inderdaad wel eens waar dat er palomino ontstond uit twee vosouders, waarvan er één blijkbaar de verdunningsfactor onzichtbaar voerde. Hier dus weer een situatie analoog aan die bij muisvaal.

De praktijk is wat betreft isabel echter ook niet altijd in overeenstemming met de theorie. De hengst Rheinfeld heeft bij iedere veulenjaargang ook steeds isabellen gegeven, niet alleen uit bruine en vosmerries, maar ook uit zwarte merries. Isabel uit een zwarte merrie kan in dit geval bezwaarlijk een ander genotype hebben dan $aabbCc^{CR}$, tenzij de zwarte ouder genotypisch $A-BbE^dE^d$ was, wat overigens niet vaak zal voorkomen.

Opmerkelijk is verder dat Rheinfeld geelbruine, zogenaamde geiteogen had tengevolge van een tot bruin verdunde pigmentatie van het iris stroma. Dit kenmerk, dat vervolgd kon worden tot in zijn derde vooroudergeneratie (Wiersema 1955), komt bij vele van zijn afstammelingen voor, niet alleen bij isabellen en valken, maar ook bij de muisvalen (Homan 1952). Gezien dit kenmerk en het optreden van muisvalen is het volgens Berge niet helemaal uit te sluiten dat men bij Rheinfeld met een ander allel van het verdunningsgen te maken heeft. Ook elders blijken bij isabellen wel eens bruine ogen voor te komen. Het is nog niet duidelijk waarom de iriskleur in het ene geval niet en in het andere geval wel verdund is. Bij andere diersoorten veroorzaken zowel de D-allelen als de C-allelen een verdunning van de iriskleur.

Eveneens kan nog geen afdoend antwoord gegeven worden op de vraag waarom bij een palomino het behang wit is. Castle nam oorspronkelijk aan, dat het bb -eumelanine door de verdunningsfactor sterker wordt aangetast dan het feomelanine. Singleton geeft toe dat hij nog geen goede verklaring heeft voor dit verschijnsel. Het is echter mogelijk dat het verband houdt met een speciale structuur van de haren van het behang. Misschien ook zijn de pigmentkorrels in deze haren reeds vóór of juist na de werking van het verdunningsgen anders verdeeld, waardoor optisch een zeer licht aspect verkregen wordt.

Onzekerheid bestaat ook nog over het genotype van de kleur claybank-dun, ook wel red-dun genoemd, een wat lichtere tint van claybank. De robe is hierbij uniform roodachtig geel. Soms kan het behang iets donkerder zijn dan de robe. Odriozola rekent deze kleur tot een aparte variatie

van verdund vos, zonder echter in te gaan op de genotypische voorstelling. Volgens Castle zou het genotype A^t-bbCc^{cr} zijn, een voorstelling die Singleton niet onderschrijft.

Wanneer bovenstaande theorie omtrent palomino juist is, dan volgt voor de praktijk van de palomino-fokkerij dat palomino X palomino de veiligste weg is. Palomino ($A-bbCc^{cr}$) X palomino geeft palomino met een kans van 37,5% tot maximaal 50% (als een der ouders $AAbb$ is). Het meest succesvol is de paring cremello ($A-bbc^{cr}c^{cr}$) X A-vos. Hieruit ontstaat 75% palomino en zelfs 100%, wanneer een der beide ouders homozygoot is voor het A-allel. Ook de paring cremello X bruin, dat heterozygoot is voor het B-allel ($AaBb$ of $AABb$) geeft palomino, eveneens met een kans van 37,5% tot 50%. De kansen bij palomino X bruin zijn uiteraard maar half zo groot. Het enige onzekere element bij de twee laatste paringen is de Bb -conditie van de bruine ouder, tenzij men dit uit de afstamming weet. Tenslotte kunnen ook palomino's ontstaan uit valk X bruin, zwart of vos en uit muisvaal X bruin of vos.

6.4 Silver dappled

Een bijzondere kleurschakering met kenmerken van een verdunde kleur, het z.g. geappeld zilver (silver dappled of *prateado rodado*) komt voor bij de Amerikaanse Shetlandpony. De kleur wordt ook wel 'dappled chestnut' genoemd wegens de kleurverwantschap met vos. Silver dappled chestnut werd voor het eerst opgemerkt in 1897 bij de hengst Chestnut 3572. Zover echter kon worden nagegaan trad de kleur, ongetwijfeld een mutatie, voor het eerst op bij de merrie Trot 31, geboren in 1886. Trot wordt beschreven als fawn (licht reebruin of geelbruin), geappeld, met witte staart en manen. Haar dochter Keitberger 1752, donker crèmekleurig met wit behang maar niet geappeld, gaf met de diepzwarte hengst Prince of Wales het hengstveulen Chestnut. Chestnut wordt beschouwd als de stamvader van alle huidige silver dappled pony's.

De kleur is geen variatie van vos, maar ontstaat door de werking van een dominant gen dat zwart (en bruin) pigment zodanig verdund dat de robe voskleurig wordt. De tint varieert dan van zeer donker crème met zilverachtig aspect tot licht chocoladebruin-beige, terwijl het behang altijd wit of zilverkleurig is. Castle & Smith (1953) geven een beschrijving van de kleur en de genetische achtergrond. Ze vonden dat de allelen E of E^d noodzakelijk zijn voor het typisch geappeld zijn van de robe (afwisse-

lend lichtere en donkere haren in de vorm van appels als bij geappeld schimmel). Verder bleek dat ook hier het A-gen aanwezig moet zijn om de witte, duidelijk afstekende kleur van het behang te krijgen.

Op niet geheel duidelijke gronden postuleerde Castle voor dit verdunningsgen het symbool S ('silvery') omdat de robe ook sterk verdunde, zilvergrijs en witte haren bevat. Dit symbool staat echter reeds lang voor de S-serie ('self'-eenkleurig), waarvan de recessieve mutanten bont geven. Ook heeft de kleur geen verwantschap met de kleuren die door het Si (silvering)-gen worden teweeggebracht. Op grond van de verwantschap in werking met het D-gen (nu c^{ct} -allel) geeft Berge (1963) de voorkeur aan het symbool D^S , hoewel van een toets op allelomorfie niets bekend is. We zullen het laatste symbool hier aanhouden bij gebrek aan beter. Het is niet duidelijk of er homologen van het D^S -gen zijn bij andere diersoorten.

De D^S -factor is bijna volledig dominant. Homozygoten zijn nauwelijks lichter van kleur. Daar bij het fokken op deze speciale kleur voornamelijk gebruik gemaakt wordt van de paringen silver dappled chestnut X (diep) zwart of silver dappled chestnut X silver dappled chestnut zijn er onvoldoende gegevens over de fenotypen van de theoretisch mogelijke genotypen. Bij enkele fenotypen is het dan ook de vraag of ze voldoende kunnen worden onderscheiden; dit geldt in bijzonder voor de aa-genotypen.

Als varianten kunnen nu worden genoemd:

$A-B-E^d-/E-D^S-$	dark dappled chestnut: geappeld zilver met wit behang; de meest gewenste kleur; het E-genotype wordt wel medium dark genoemd.
$A-B-eeD^S-$	geeft een robe als bij lichte vos (sorrel), met wit behang maar niet geappeld; lijkt sterk op palomino en wordt hiermee wel verward;
$A-bbE^d-/E-D^S$	light dappled chestnut; een aanmerkelijk lichtere robe, binnen de appels bijna crème;
$A-bbeeD^S-$	zeer licht voskleurige robe (?) met wit behang, zonder appels;
$aaB-E^d-/E-D^S-$	dappled chestnut met weinig of geen contrast tussen behang en robe;
$aaB-eeD^S-$	uniform chestnut of sorrel (?);
$aabbE^d-/E-/eeD^S-$	uniform sorrel(?);

Het D^S -gen vertoont een zekere interactie met de G-factor, zodat er een nieuwe variant van wit (geboren), het grey-white, is ontstaan. Men heeft namelijk gezien dat de gelijktijdige aanwezigheid van de D^S - en de

G-factor leidt tot het vervroegd optreden en vaak bij de geboorte al aanwezig zijn van een sterke schimmelkleuring, vooral bij het -B-E^d-/E-genotype, zodat de veulens zeer snel wit worden.

Bij silver dappled chestnut komen soms lichtgekleurde ogen voor, lichtbruin maar ook blauw. Volgens Castle zou dit een kenmerk zijn van de bb-genotypen.

6.5 Andere verdunningsgenen

Berge meent dat er gezien de vele variaties van verdunde kleur zoals men die wel aantreft in de Zuid-Amerikaanse landen, mogelijk nog andere verdunningsfactoren zijn. Zo wil hij niet de door Wentworth gepostuleerde factor I ('intensive') zonder meer verwerpen. Het mutante allel *i* zou verantwoordelijk kunnen zijn voor de zeer lichte variaties van vos en bruin, hetgeen reeds ter sprake is gekomen bij de voskleur. De vererving is niet volledig recessief, maar lijkt volgens Berge meer intermediair, mogelijk in relatie met de A-factor, gezien het patroon waarin bij deze vossen de lichtere gebieden meestal voorkomen.

7 De schimmelgenen

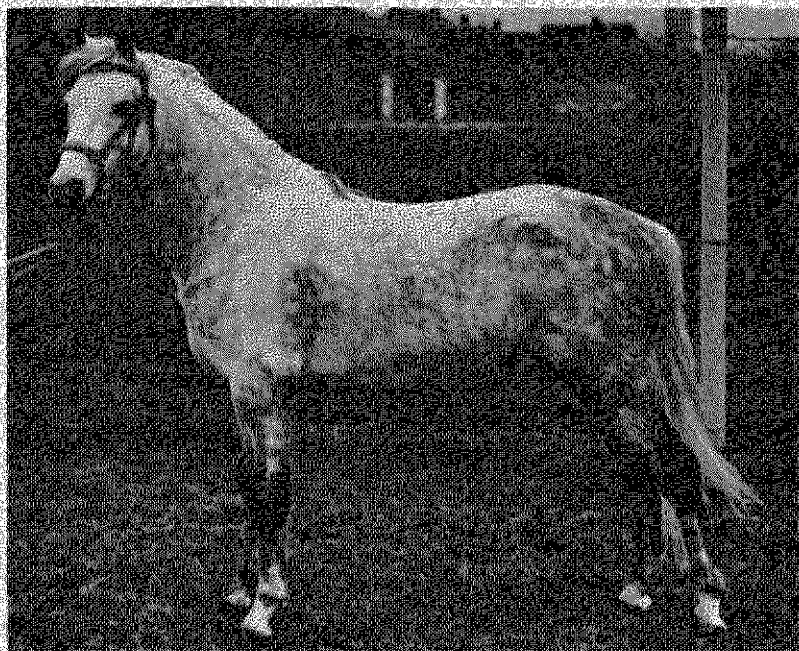
Een schimmelkleurige robe is gekenmerkt door het voorkomen van haren die geen pigmentkorrels bevatten en daardoor de indruk maken wit te zijn. Onderzoek bij knaagdieren en bij kunstmatige vormen van 'schimmelhaar' veroorzaakt door Röntgenbestraling en vriesmarkering (applicatie van vloeibare stikstof) toont aan, dat het proces van pigmentverlies zich afspeelt op het niveau van de haarfollikel, door het afwezig zijn of geleidelijk verdwijnen van rijpe en actieve melanocyten uit de follikel, zodat er geen pigmentkorrels in het haar komen. Bij het paard zijn tenminste twee vormen van schimmelkleuring te onderscheiden, ieder veroorzaakt door een apart gen.

7.1 Veranderlijk schimmel

Voor deze vorm van progressief of verblekend schimmel stelt men de G ('grey')-factor verantwoordelijk. Homologen van dit gen vindt men bij muis, rat, konijn en cavia, en wel in een recessieve vorm (si-gen). Verder bij de hond en bij enkele schaperassen. Per diersoort zijn er verschillen in het fenotypisch effect, dat bovendien nog afhangt van de aanwezigheid van andere kleurfactoren.

Bij het paard is de G-factor volledig dominant, zodat er uiterlijk geen verschil is tussen heterozygote en homozygote schimmels. Bekende homozygote G-schimmels waren o.a. de Nederlandse hengst Tello 137 D.P.S. en de Hannoveraner Amurath III. Paarden met de G-factor worden als niet-schimmel, dus in de basiskleur geboren, al zijn er soms bij de geboorte al enige witte haartjes te zien rond de ogen en in de oren.

Het 'vergrijzingsproces' is vaak al zichtbaar na de eerste haarwisseling en schrijdt daarna voort, zodat na 5 tot 10 jaar het paard geheel wit is (huid en ogen blijven donker). Het is nog niet duidelijk, waarop de variatie in vergrijzingstempo berust. Volgens Salisbury zouden homozygote schimmels sneller wit worden; bij de Welsh-pony ziet men wel dat veulens van schimmelouders na verlies van het veulenhaar al vrij sterk schimmel-



13. Greyschimmel, de robe is nog licht geappeld maar zal in de loop der jaren geheel wit worden.

kleurig zijn.

Bij oude, wit geworden schimmels kan men soms het optreden waarnemen van gepigmenteerde haren in de vorm van kleine vlekjes (muggen- of vliegenschimmel). Dit is gevolg van het weer actief worden van overgebleven melanocyten. Als mogelijk pleiotropisch effect van het G-gen zou men kunnen opvatten de vorming van melanomata (pigmentgezwellen) in de huid, meestal in het peri-anaal gebied (pleiotropie van kleurfactoren bij het paard komt maar zelden voor of is nog niet ontdekt, het is echter niet ongewoon bij andere diersoorten).

Over het geappeld zijn, dat is een pleksgewijs sterkere graad van schimmelkleuring, bij G-schimmels schreven reeds Sturtevant, Wentworth en ook Wriedt (1925). Wentworth nam hiervoor een aparte factor(D) aan, die epistatisch zou zijn ten opzichte van het G-gen. Volgens Gremmel en Züblin (1947) is het geappeld aspect slechts een stadium in het voort-

schrijdend vergrijzingsproces en is het niet afhankelijk van een genetische factor. Het geappeld zijn treft men overigens, losstaande van de G-factor, ook aan op een bruine, een voskleurige en zelfs zwarte robe.

Het wordt dan meestal aan een goede voedingsconditie toegeschreven. Uit het onderzoek van Züblin komen als conclusies naar voren:

- a De appel (de plek waar meer witte haren zijn dan daarbuiten) blijkt het centrum te zijn van een haarvatennet. De graad van pigmentatie hangt af van de bloedverzorging. Er is echter geen verband met de onderhuidse vetlaag.
- b De huid onder een appel blijkt ook iets minder gepigmenteerd te zijn dan de omgeving.
- c De haren in een appel zijn korter dan daarbuiten.
- d Het geappeld zijn is een tijdelijk stadium van een van vele centra uitgaande, stervormig voortschrijdende depigmentatie van haren en (in mindere mate) van epidermis.

7.2 Blijvend of onveranderlijk schimmel

Deze vorm wordt veroorzaakt door de R('roan')-factor, die eveneens als volledig dominant wordt beschouwd, al zijn er soms aanwijzingen van een partiële dominantie.

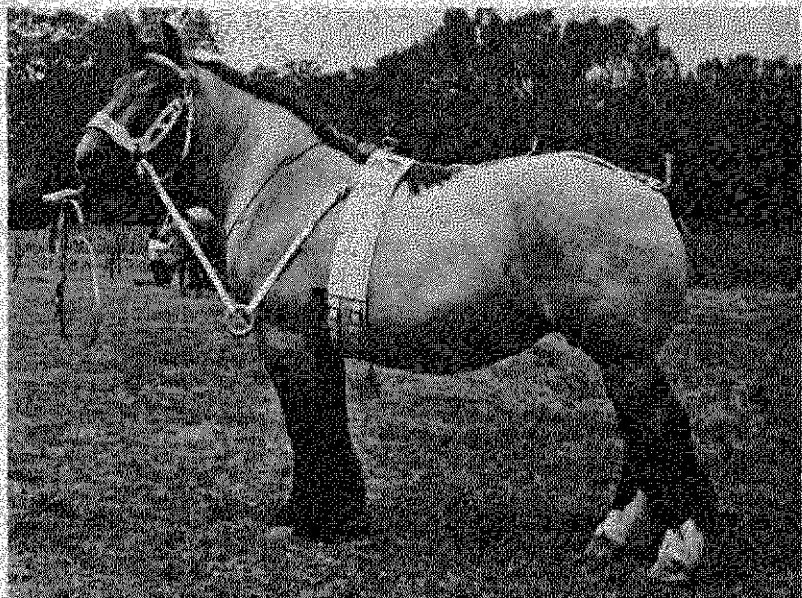
Of er homologen van dit gen voorkomen bij andere diersoorten is twijfelachtig, zolang er nog geen duidelijk inzicht bestaat in de werking van het R-gen.

Bij de muis kent men een onvolledig dominant gen R_n , en bij het schaap (Karakulras) een factor R die in homozygote toestand lethaal is.

Bij de hond wordt door sommigen een relatie aangenomen tussen de R-factor en de T-('ticking')-factor.

Bij het rund is de situatie nog ingewikkelder, ofschoon Ibsen (1933) een recessief gen w aannam met een op roan gelijkend effect. Het door Smith (1925) gepostuleerde recessieve gen r (of Ibsen's factor N) bij het rund behoort waarschijnlijk niet tot de schimmelfactoren.

Bij het paard zijn er fenotypisch verschillen in graad van roaning; naast een matig sterke aantasting ziet men, dat bij het Nederlandse trekpaard vele R-schimmels (mogelijk homozygoten) sterk schimmelkleurig zijn en daardoor zeer licht van kleur. Op de robe zijn de witte haren gelijkelijk verdeeld; appeling komt niet voor. De uiteinden van de benen, het hoofd en het behang worden niet of slechts in geringe mate aangetast: manen en



14. Bruinschimmel (roan).

staart bevatten dan een wisselend aantal grauwwitte of witte haren. Roan is reeds na de eerste verharing van het veulen te zien en verandert maar weinig met de leeftijd.

De oude opvatting van Castle, recentelijk nog eens weergegeven door Searle, dat de R-factor in homozygote toestand lethaal zou zijn is reeds lang door de praktijk weerlegd. Bij het Belgisch trekpaard kwamen vroeger reeds gevallen voor van RR-paarden, in Nederland zijn de laatste jaren vooral bekend geworden de trekpaardhengsten Quarre K.2404 en Costaud de Marche K.2322, beide homozygote bruinschimmels. Door deze hengsten en door het toenemend gebruik van bruinschimmelhengsten in het algemeen (van 20,6% in 1954 tot 70,0% in 1964) ziet men dan ook een sterke vermeerdering van de R-schimmel kleur: was in 1954 nog slechts 36% van de veulens roanschimmel (waarvan 25,2% bruinschimmel), in 1964 was dit percentage reeds 64,6 (waarvan 47,8% bruinschimmel).

7.3 Stekelharigheid

Bij stekelharigheid bezit de robe eveneens verspreid witte haren. Soms bevinden deze zich wat meer op bepaalde delen, zoals de flanken, maar het zijn er nooit zoveel dat de robe de indruk maakt van schimmel. Stekelharigheid zou te zien zijn na de eerste haarwisseling en verder onveranderd blijven in intensiteit. Zowel bij warmbloed-, als bij koudbloeddrassen komt stekelharigheid voor, maar in een sterk wisselend percentage. Het kenmerk is vrij algemeen bij het Nederlands warmbloedpaard, bij het Noriker- en het Haflingerras. Het kan ook geheel verdwijnen, zoals bij het Friese paard, waarbij het vroeger voorkwam bij 2,5% van de dieren. Bij het Nederlands trekpaard kwam stekelharigheid ongeveer 50 jaar geleden voor in 25% van de gevallen, voordat roanschimmel de overheersende modekleur werd.

Genetisch is nog weinig bekend over stekelharigheid. Walther (1913) nam een niet-dominante factor aan met een 'transgressieve fluctuerende uitdrukking'. Merkens (1953) voelde meer voor een allel uit de R-serie en stelde de gradering: gering stekelharig — licht roan — sterk roan genotypisch voor als RR, RR' en R'R'. Inderdaad staat stekelharigheid dicht bij roan en uit roankleurige paarden kunnen stekelharige paarden voortkomen.

Berge postuleert een apart dominant gen op grond van de waarneming dat de hengst Borgen 1416 van het Døle-ras zijn stekelharigheid dominant overerfde. Deze opvatting vindt steun bij het onderzoek van Wolning & de Groot (1935). Zij vonden bij een totaal van 537 afstammelingen van stekelharige hengsten (Nederlands trekpaard) stekelharigheid bij 48% van de dieren. Alle hengsten gaven stekelharige en eenkleurige afstammelingen. Deze gegevens maken een monofactoriële dominante vererving aannemelijk. Onder de veulens waren ook 48 schimmelkleurige, waarvan 7 uit een niet-schimmel moeder stamden. Dit aantal is wat groot om alleen veroorzaakt te worden door foutieve opgaven en suggereert een samenhang tussen stekelharigheid en roan.

Onderzocht moet nog worden of er een relatie bestaat tussen de (gewone) stekelharigheid en roan (R) en de vormen van roan bij panterbont en bij bont van het Sabino type (zie Hoofdstuk 8).

Wat betreft de dominantieverhouding tussen de G- en de R-factor, onderstelt Odriozola dat ze van elkaar onafhankelijke mutaties zijn, waarbij tegenwoordig aangenomen wordt dat de G-factor epistatisch is

ten opzichte van de R-factor. Een paard als roan geboren, zal later wit worden indien het tevens de G-factor bezit. Beide factoren zijn verder ook epistatisch ten opzichte van het c^{cr} -allel.

8 De bontgenen

Bonte robes komen bij praktisch alle zoogdiersoorten voor. Het zijn ook hier weer de knaagdieren waarbij de bontgenen het meest uitgebreid zijn onderzocht. Zo kent men bij de muis minstens zeven factoren die witte vlekken kunnen geven. Hier zullen we ons beperken tot het W- en het S-gen als belangrijkste homoloog voorkomende factoren.

Volgens Searle (1968) vindt men homologen van de S('self')-serie, behalve bij de muis, bij Syrische hamsters, cavia's, konijnen, nertsen, bij de kat, de hond en het rund. De allelen uit deze serie geven in het algemeen onregelmatige witte vlekken, vooral op het ventrale gedeelte van de robe en op de extremiteiten. De rest van de robe kan, zoals bij de cavia, een schimmelkleurig aspect hebben. De bonthed vertoont een duidelijk kwantitatief beeld daar de expressie vrij sterk onderhevig is aan de werking van genmodificatoren. Dit houdt tevens in dat er gemakkelijk geselecteerd kan worden op extreme vormen, zoals een geheel witte robe of een bepaald patroon van bonthed. Een uitbreiding van wit komt ook tot stand door interactie met andere bontgenen of door additieve effecten bij homomerie. De S-allelen zijn meestal recessief, behalve bij de kat en de nerts. Bij de hond, waarbij men ook intermediaire vormen (incomplete recessiviteit) kent, geeft het s^W -allel in homozygote toestand een geheel witte robe.

De W('white')-serie kent voornamelijk dominante allelen leidend tot intermediaire uitingsvormen. De heterozygoten zijn bont, soms gepaard gaande met pigmentverdunding van de gekleurde haren; de homozygoten zijn bij de meeste dieren geheel wit, vertonen vaak ernstige afwijkingen aan verschillende organen en zijn dikwijls niet levensvatbaar. Ook bij de W-allelen is er een algemene tendens tot interactie, in de zin van een toename van de witte vlekken, met andere bontgenen, zodat b.v. $W + s$ een geheel witte robe geeft. Homologen van het W-gen vindt men bij hamsters, katten en vossen.

Het aangrijpingspunt van de bontgenen is de vorming en de migratie van

de melanoblast, maar ook is via het celmilieu een werking mogelijk op de proliferatie van de perifere melanoblast en/of op de invasie van de melanoblasten in de haarfollikel en de rijping aldaar tot melanocyt. Het is duidelijk dat daar waar de migratie van de melanoblasten belemmerd wordt, de pigmentloze gebieden zullen voorkomen op plaatsen die het verst verwijderd liggen van de neurale lijst, dus op extremiteiten en het ventrale rompgebied. Wanneer niet alle follikels melanocyten bevatten zal een schimmelaspect ontstaan door verspreide aantasting.

Het ligt voor de hand, dat de meeste onderzoekers voor de verschillende vormen van bont bij het paard eveneens denken aan allelen uit de W- en S-serie. Het vaststellen van homologen stuit hier ook weer op moeilijkheden wegens het, op een enkele uitzondering na, bij het paard ontbreken van waarneembare pleiotrope effecten van deze genen die regel zijn bij andere dieren. Bont bij het paard is trouwens nog zeer onvolledig onderzocht, zodat bij de beschrijving der verschillende fenotypische variaties de genetische voorstelling gebrekkig is of voorlopig nog geheel ontbreekt.

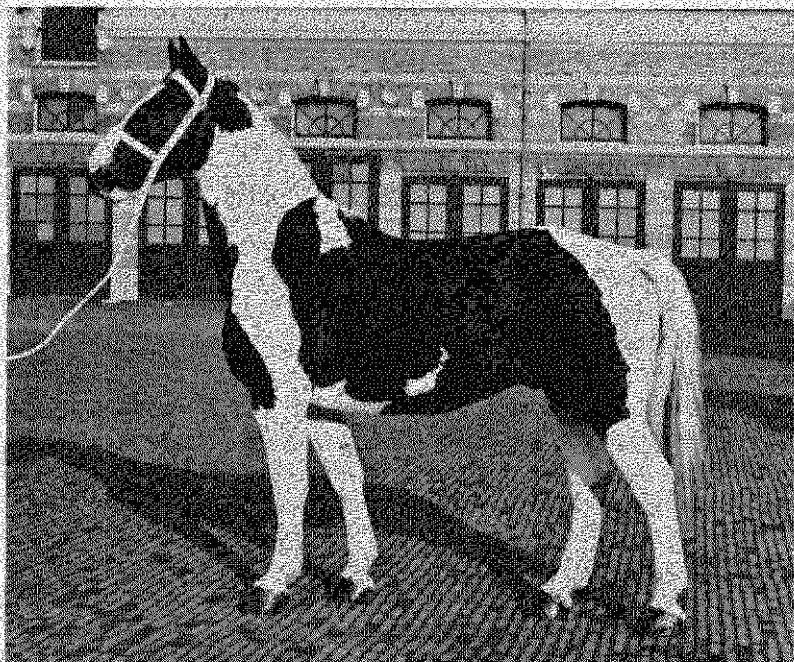
Op de factoren die een regelmatig bontpatroon veroorzaken bij vele in het wild levende diersoorten zal hier niet worden ingegaan: ze zijn eveneens nog weinig onderzocht en hebben waarschijnlijk geen homologen bij het paard.

8.1 Platenbont of koebont

Dit is een veel voorkomende vorm van dominant bont, met als gewoon beeld een basiskleurige robe met meestal vrij grote en scherp begrensde gebieden van wit, onregelmatig verdeeld over het lichaam. Hoewel alle delen van het lichaam wit kunnen zijn krijgt men de indruk, dat de witte gebieden vaker voorkomen aan hals, schouder, ribben, rug en kruis dan aan borst, buik en flanken en hoofd. Vaak zijn de normale witte aftekeningingen aan hoofd en benen groter bij bonte dan bij niet-bonte paarden.

Platenbont is sterk verbreid onder de warmbloed-paardenstapel van Amerika. In Europa komt het van oudsher voor bij het Nederlands warmbloedpaard. Verder vindt men het bij verschillende pony-rassen, zoals het Shetlandse en IJslandse.

Fenotypisch vertoont platenbont vrij veel variatie. Extreme vormen komen o.a. voor bij het zogenaamde Morocco Spotted Horse in de Verenigde Staten van Amerika en bij de Shetlandpony. Het Morocco



15. Platenbont of koebont (foto Wiersema).

Spotted Horse heeft meestal een geheel witte romp en benen, terwijl het hoofd en een gedeelte van de hals gekleurd zijn. Mogelijk heeft men hier te maken met een door selectie verkregen vorm. Bij de Shetlandpony treedt dit type ook op met een grotendeels witte robe en een gekleurd hoofd, en met eventueel hier en daar nog een gekleurde vlek. Deze pony's worden in het Shetland Pony Studbook dan ook nooit opgegeven als bont maar als wit met gekleurde vlekken. Daarnaast vindt men bij de Shetlandpony het dominant bont in de vorm van een gekleurde robe met zeer weinig wit, soms een enkele vlek op schouder, rug of ribben, of een wit gedeelte in manen en staart. Ook deze pony's worden in Engeland niet als bont opgegeven (hoewel ze uit bonte ouders stammen), maar als gekleurd met witte vlekken).

Wordt het signalement onnauwkeurig opgegeven, dan kan dit leiden tot foutieve conclusies, zoals waarschijnlijk het geval is bij Salisbury (1941), die meent dat bij de Amerikaanse Shetlandpony ook recessief bont

voorkomt. Hij vond bij meer dan 7000 paringen van niet-bonte pony's en pony's met kleine aftekeningen 2,4% platenbonte veulens. Witte aftekeningen aan hoofd en benen die normaal bij de Shetlandpony niet veel voorkomen, ziet men hoofdzakelijk in combinatie met bont.

Voor platenbont werd door Walther (1913) een factor E, door Wentworth een factor P aangenomen. Castle neemt ook de factor P ('piebald') aan, Tuff en Berge een dominant allel uit de S-serie, Odriozola zelfs een combinatie van genen uit de S- en de W-serie. Vergelijking met bont bij andere dieren geven steun aan de hypothese van het S-gen. Het gen voor platenbont werkt in op de cellen van de neurale lijst, hetgeen zich uit in scherp begrensde gebieden van wit.

Castle meent dat bonte paarden met een zeer sterke reductie van de gekleurde partijen mogelijk homozygoot zijn en dat wit-geboren in bepaalde gevallen op te vatten is als een maximale vorm van bontheid. De beschikbare gegevens bieden voorlopig weinig steun aan deze veronderstelling, hoewel er zeker homozygote platenbonte paarden voorkomen. De geschiedenis van het Shetland Pony Studbook kent slechts één geval van een wit-geboren pony. Dit was in 1952 in Unst, waar uit bonte ouders een geheel wit veulen (met donkere ogen) viel. Of bij het Morocco Spotted Horse homozygote dieren voorkomen is niet met zekerheid bekend.

Voorlopig wordt aangenomen dat platenbont berust op een éénvoudig dominant gen dat epistatisch is ten opzichte van de basiskleurgenen. Er is onvoldoende grond voor de hypothese dat dit gen partieel dominant is in die zin, dat homozygotie meer wit geeft. Veeleer bestaat de indruk dat extreme vormen van bont nog de normale variatie voorstellen die veroorzaakt wordt door een aantal modifierende genen. Hierbij kan men de variatie ook zien als het resultaat van interactie met andere, z.g. kleine-bontgenen (bijvoorbeeld die de witte aftekeningen geven aan hoofd en benen).

8.2 Panterbont

Panterbont is een tegenwoordig sterk in de belangstelling staande vorm van bont. Volgens het onderzoek van Haines (1963) vindt men reeds in het begin van de 6e eeuw afbeeldingen van panterbonte paarden in Perzische en Turkse miniaturen en eveneens in de Chinese kunst. Daarin werden later, vanaf de 13e eeuw, regelmatig panterbonte paarden weer-

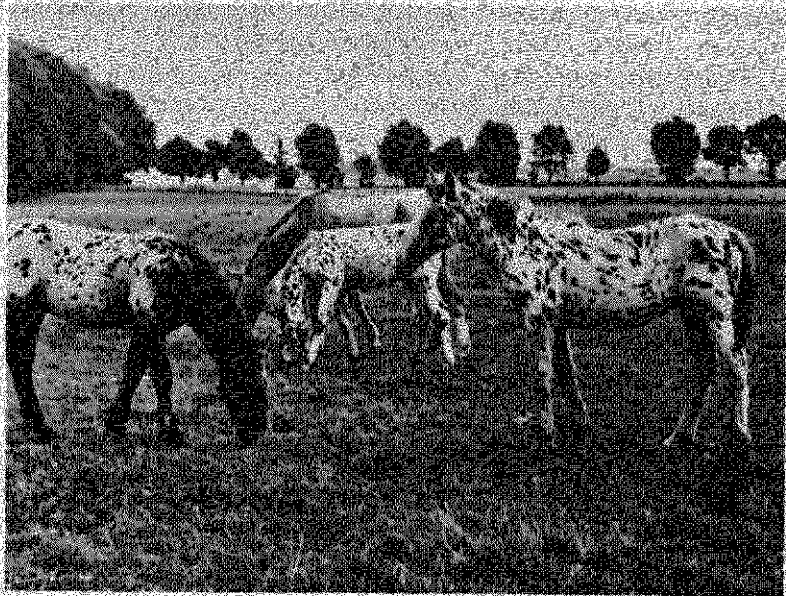
gegeven. De eerste afbeelding in Europa dateert van de 12e eeuw. Vlaamse schilders beelden vanaf de 15e eeuw vaak bonte paarden af, de dieren werden later ook in Frankrijk populair (zie het beroemde schilderij van A. van der Meulen: 'Het oversteken van de Rijn onder Lodewijk XIV'; eveneens beroemd is het schilderij van Joh. Hamilton voorstellende de stoeterij in Lipizza in 1727). Men neemt aan, dat panterbont vanuit Azië via Noord-Afrika (Carthago) naar Spanje is gekomen en vandaar naar andere landen van Europa en naar Zuid-Amerika (Mexico, in het begin van de 16e eeuw) is gebracht. De verbreiding in de Noordamerikaanse landen is historisch goed bekend: in het begin van de 18e eeuw kwam het reeds voor bij de Nez-Percé indianen, die later deze paarden speciaal zijn gaan fokken.

Panterbont vindt men nu nog bij enkele pony-rassen en -slagen in Mongolië, China, Tibet en India, mogelijk ook (in elk geval vroeger) bij het Achal-Teke ras in Turkmenië. Panterbonte paarden kwamen tot in 1930 veelvuldig voor op de races in Shanghai. In Europa komt deze kleur voor bij het Knapstrupper-paard in Denemarken (Pedersen, 1958), bij de Noriker (Oostenrijk en Beieren) en sporadisch bij het hedendaagse Andalusische paard. In Amerika heeft de fokkerij van het panterbonte Appaloosa-paard een grote vlucht genomen.

Fenotypisch vertoont panterbont een grote scala van variaties, waarin men echter een viertal patronen kan onderkennen, (Hawkins, 1965):

Schabrakbont (blanket pattern): Vlekjestekening beperkt tot de croupe of de gehele achterhand tot in de flanken. Het patroon kan bestaan uit sterk schimmel of wit met donkere vlekken en vlekjes, die soms ook geheel kunnen ontbreken. De rest van de robe is vaak stekelharig of roan, of ze kan dit met toenemende leeftijd worden. Minder vaak komt voor het patroon van een normaal gekleurde of stekelharige croupe met witte vlekjes of een mengsel van witte en gekleurde vlekjes.

Eigenlijk panterbont (leopard pattern): Robe geheel wit of ook wel zeer sterk roanschimmel en bedekt met gekleurde vlekjes. De vlekjes zijn rond of langwerpig, vaak (en dit geldt ook voor schabrakbont) druppelvormig in de haarrichting, op voorhand en hals klein en dicht op elkaar, naar achteren toe groter wordend. Bovendien kunnen de vlekjes scherp begrensd zijn of gezoomd.



16. Panterbont: bij het rechte veulen ziet men duidelijk dat de vlekjes verlopen in de haarrichting. (foto Wiersema)

Sneeuwvlokkenbont (snowflake pattern): Robe bezaaid met kleine witte of schimmelkleurige vlekjes. Vooral bij deze vorm en voornamelijk bij merrieveulens, komt het voor dat er bij de geboorte nog geen vlekjes zijn; ze verschijnen dan langzamerhand, het eerst onder de staart en aan het hoofd (neus en mond).

Gemarmerd (mottled pattern): Robe meestal ongelijkmatig stekelharig met kleine of grote, weinig scherp begrensde schimmelkleurige vlekken of gebieden. Soms ook een robe die als gewoon roan aandoet; hierin kunnen donkere vlekjes voorkomen.

Andere patronen en schakeringen zijn meestal mengvormen van bovenstaande patronen, zoals een robe met donkere en lichte vlekjes, of een vloeiende overgang tussen schabrak- en panterbont. Veelal ziet men bij de Appaloosa gestreepte hoeven en een gevlekte huid, vooral rond ogen, mond, neus en geslachtsdelen. Ringogen, ogen waarbij het pigment in het bindvlies rondom de cornea (hoornvlies) ontbreekt en de witte kleur van

de sclera (harde oogrok) zich uitstrekt tot aan de rand van de cornea, is verder een kenmerk, waaraan veel waarde wordt gehecht.

Genetisch weet men nog zeer weinig af van panterbont. Odriozola postuleert een allel uit de W-serie, al dan niet in combinatie met een S-allel. Ook Llewellyn (1949) neemt twee factoren aan: één die de pigmentvorming in het individuele haar beïnvloedt (vergelijkbaar met het R-gen) en één die werkt op de verdeling van gekleurde en pigmentloze haren (de appaloosa-factor). De werking zou (althans bij panterbont over de gehele robe) eenzijdig complementair zijn in die zin dat de schimmel-factor wel tot uitdrukking kan komen zonder de appaloosa-factor, maar niet omgekeerd. De appaloosa-factor, die de gekleurde haren in vele kleine centra bij elkaar brengt (of laat bestaan), zou dus onzichtbaar gevoerd kunnen worden. De genoemde schimmelfactor is niet identiek met de gewone R-factor.

Het stamboek beveelt de kruising van roan X appaloosa niet aan, omdat gebleken is dat de R-factor ook de vlekjes van gepigmenteerde haren aantast. Daardoor gaat veel van het contrast in de robe verloren. Soms wordt de vlekjestekening geheel onderdrukt (Hatley 1962). Hetzelfde



17. Schabrackbont veulen; de moeder is sterk roan met enkele vlekjes op de achterhand. (foto Wiersema).

geldt voor de G-factor: panterbonten die de G-factor voeren worden geheel wit.

Met meer argumenten gestaafd is de meer recente zienswijze van Jones (1971), die werkt met maar liefst drie dominante en minstens twee recessieve factoren, die alle homoloog zouden zijn met bekende bij de muis voorkomende bontfactoren. Hij stelt, dat het pigment op twee manieren wordt beïnvloed; in de eerste plaats door een verlies in begrensde plekjes of kleine vlekken of wel in grote gebieden van wit zonder scherp begrensde randen en in de tweede plaats door een toename in andere bijna altijd scherp begrensde vlekken. Op grond hiervan neemt hij een allel aan uit de W-serie, W^{ap} dat een sterke expressie heeft en een witte robe geeft waarin gekleurde vlekjes voorkomen. Het optreden van deze vlekjes ontstaat door deling van plaatselijk nog overgebleven melanocyten, die verder niet migreren naar de omgeving. De af en toe optredende schaarse beharing van manen en staart (rattestaart) zou een pleiotroop effect kunnen zijn van dit W^{ap} -allel.

Verder zou aanwezig zijn een allel uit de S1 ("steel")-serie, dat bij de muis een nagenoeg identieke werking heeft als het W-gen. Het $S1^{ap}$ -gen,



18. Een combinatie van platenbont en schabrakbont bij een veulen van een platenbonte moeder. (foto Wiersema).

dat eigenlijk kleine witte vlekjes geeft, kan eveneens een witte robe veroorzaken met gekleurde vlekjes. Voor het optreden van de geheel of gedeeltelijk schimmelkleurige robe neemt Jones het gen R^{aP} aan, dat geen vlekjes zou geven, tenzij in combinatie met W^{aP} of Sl^{aP} .

De expressie van deze drie hoofdgenen wordt sterk beïnvloed door een aantal niet nader te identificeren modificatoren, die normaal onzichtbaar gevoerd kunnen worden, zodat de uitbreiding van het appaloosa-patroon een kwantitatief karakter krijgt. Een uitzondering hierop maakt het vrij sterk modifierende gen M, dat de typische kenmerken zou geven van witte sclerae, gevlekte huid en gestreepte hoeven. (Gevlekte huid aan mond, ogen, aars en geslachtsdelen komt ook wel voor bij andere rassen, o.a. het Arabische paard en de Lipizzaner.)

De twee recessieve genen zijn het f ('flexed tail')-gen en het blo('blotch')-gen.

Het f-gen geeft bij de muis in homozygote toestand witte vlekjes en afwijkingen aan de staartwervels (blokvorming en knik in de staart). Ook bij de appaloosa wordt soms een knik in de staart gevonden. Voorts zou het f-gen, bij aanwezigheid van voldoende modifierende genen, een kleine schabraktekening kunnen geven.

Het blo-gen zou leiden tot een afwijkende vorm van vlekjes. Bij de muis geeft het een zekere pigmentverdunding, lijkend op chinchilla, maar dan in onregelmatige plekjes. In wezen zou deze factor aangrijpen op de ontwikkeling van het haar op bepaalde plaatsen. Het afwijkende haar vormt blijkbaar een afwijkend milieu voor de melanocyt in de haarbulbus, hetgeen resulteert in kleurveranderingen. Het is mogelijk dat het blo-gen in combinatie met andere appaloosa-factoren optreedt als modifier.

Met bovenstaande voorstelling kan men, schematisch, het bijgaande overzicht van appaloosa-genotypen en -fenotypen opstellen. Daarbij wordt de werkingsgraad van het gehele complex van modificatoren telkens aangegeven door plus-tekens (zie Tabel 3).

Uit deze opsomming blijkt dat ongeveer gelijke fenotypen kunnen ontstaan door verschillende genen en genencombinaties. Hieruit volgt dat het in de praktijk moeilijk zal zijn van te voren de uitkomst van een bepaalde paring te voorspellen of ook een bepaald patroon fokzuiver te krijgen, zo men hiervan al spreken mag bij het sterk kwantitatief karakter van het appaloosa-patroon. Van de meeste paringen zal daardoor de uitkomst een verrassing zijn, hoewel panterbont \times panterbont de meeste

Tabel 3. Overzicht van de genotypen en fenotypen van panterbont.

Genotype	Modificatoren	Fenotype
W ^{ap} -	+	schabrak (witte croupe met scherp begrensde gekleurde vlekken);
W ^{ap} -	++	uitbreiding van het schabrakpatroon naar voren; tussenvorm van schabrak- en panterpatroon, waarbij hoofd, hals en voorhand nog gekleurd zijn;
W ^{ap} -	+++	panterbont: geheel witte robe met gekleurde vlekjes,
W ^{ap} W ^{ap}	+	schabrak met vlekjes
W ^{ap} W ^{ap}	++	panterbont
W ^{ap} W ^{ap}	+++	panterbont
S ^{1ap} -	+	onregelmatig en ongelijk schimmelkleurige robe,
	++	voornamelijk op de achterhand en dorsaal, zonder duidelijke vlekjes; de robe maakt de indruk 'gelakt' te zijn (varnished roan);
S ^{1ap} -	+++	sterk schimmelkleurige tot witte schabrak met onscherpe, schimmelige randen; ziet eruit als 'berijpt' (frosty);
S ^{1ap} S ^{1ap}	+	onregelmatig roan op de voorhand, naar achter overgaand in een onscherp begrensde, sterk schimmelkleurige robe;
S ^{1ap} S ^{1ap}	++	bijna geheel sterk schimmelkleurige (maar nog niet witte) robe met enkele donkere vlekjes;
S ^{1ap} S ^{1ap}	+++	panterbont
R ^{n^{ap}} -	+	enkele roan tot witte vlekjes in het gebied van de achterhand;
R ^{n^{ap}} -	++	idem; de witte vlekjes kunnen enigzins conflueren;
R ^{n^{ap}} -	+++	witte, vrij scherp begrensde schabrak;
R ^{n^{ap}} R ^{n^{ap}}	+	robe licht roan met sterk schimmelkleurige tot witte vlekjes;
R ^{n^{ap}} R ^{n^{ap}}	++	robe roan met uitbreiding van het wit waarin ook gekleurde vlekjes kunnen voorkomen;
R ^{n^{ap}} R ^{n^{ap}}	+++	geheel witte robe over achterhand en dij; kan zich naar voren uitbreiden tot aan de schouder; zonder gekleurde vlekjes;
W ^{ap} -S ^{1ap} -		
W ^{ap} -R ^{n^{ap}} -	+ tot +++	panterbont.
S ^{1ap} -R ^{n^{ap}} -		

kans biedt op panterbont en/of schabrabont.

Deze uiteenzetting moet vooral worden gezien als voorbeeld van een gedachtegang uit de vergelijkende genetica. Tot eenzelfde voorstelling komt men uitgaande van homologe genen bij andere dieren; genen die bij de hond vormen van panterbont geven, bijvoorbeeld de combinatie van het T ('ticking')-gen en allelen uit de S-serie (dalmatinerbont: genotype $TTs^{w_s w_s}$) of van de M ('merle of dapple')-factor en allelen uit de S-serie (harlekijn-patroon bij de Duitse dog).

Tenslotte zij vermeld dat bij de appaloosa soms een verplaatsing, vergroting of verdwijning van vlekken optreedt, hetgeen volgens Jones een aanwijzing is dat ook op volwassen leeftijd van het dier nog een migratie van melanoblasten mogelijk is. Hiermee in verband staat het merkwaardige feit dat ongeveer 20% van de appaloosa-veulens geboren worden zonder typische robekenmerken, terwijl wel de witte sclera aanwezig is bij de geboorte en bij bijna een derde van deze veulens ook al de gevlekte huid. Bij de rest ontwikkelt zich dit kenmerk tussen het eerste en derde levensjaar. In deze periode kan ook de robotekening geleidelijk ontstaan. Het begint meestal met het verschijnen van kleine plukjes witte haren die al gauw tot witte plekken uitgroeien of tot grotere gebieden, waarin tevens dan de donkere vlekjes duidelijk worden. Ook kan het voorkomen, dat in een sterk schimmelkleurige robe of een die bijna wit is later nog gekleurde vlekjes optreden. Panterbont blijkt bovendien beïnvloed te worden door het geslacht, waarschijnlijk hormonaal, daar hengsten meestal sneller en met meer contrast kleuren dan merries.

Wat betreft het verband met andere vormen van bont zij nog vermeld, dat panterbont met platenbont, en ook met het later te behandelen intermediair bont of sabino zichtbaar op eenzelfde robe kunnen voorkomen. Volgens von Lehmann (1951) zou het zogenaamd Argentijns bont of chubari een vorm zijn van panterbont of hiermee in elk geval nauw verwant zijn. Chubari bestaat uit een meestal sterk stekelharige of schimmelkleurige robe met grillig gevormde en onscherp begrensde witte plekken op de croupe of op de gehele robe. Odriozola plaatst panterbont en chubari in één groep waartoe ook platenbont zou behoren. De respectievelijke genotypen stelt hij voor als $W'S$, WS , en $W'S$, waarbij hij met de W-symbolen geen allelen bedoelt, maar telkens andere posities van het W-gen in het chromosoom. De verschillende fenotypen zouden dus op te vatten zijn als positie-effecten door plaatsverwisseling van de W-locus (na een inversie binnen het chromosoom).

8.3 Witkopbont

Deze vorm van recessief bont, o.a. voorkomend bij het Finse paard, is door Klemola (1930,1933) onderzocht en door hem 'splashed white' genoemd. Het fenotype onderscheidt zich van platenbont voornamelijk door een andere verdeling van het wit. Het breidt zich in vlekken of gebieden vanaf het ventrale gedeelte van het lichaam naar boven uit over rug, ribben, hals en hoofd. De vlekken zijn meestal groot en het hoofd is vaak geheel wit. Klemola wijst erop dat het er bij vergelijking van een tiental patronen platenbont en witkopbont met een toenemende uitbreiding der witte gebieden, vooral bij de meer extreme vormen, sterk op lijkt dat partijen die bij dominant bont wit zijn, bij recessief bont gekleurd zijn en omgekeerd. Het is niet bekend of bij witkopbont een fenotype voorkomt waarbij de robe geheel wit is, en ook niet hoe de relatie is met andere vormen van bont. Wel bleek dat witkopbonte paarden altijd glasogen (lichtgrijze of parelmoerachtige iris) hadden.

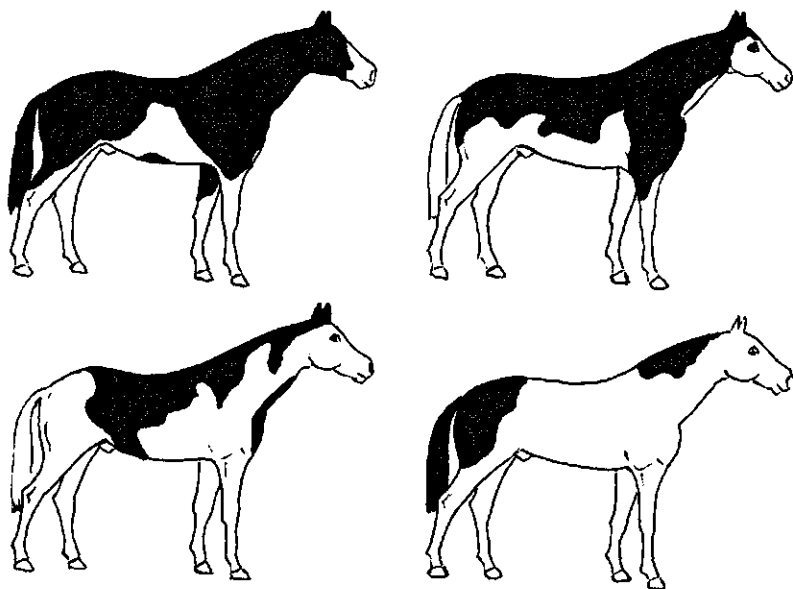


Fig.5 Uitbreiding van de witte gebieden bij enkele fenotypen van witkopbont.

Glasogen komen ook apart voor en wel in de verhouding bont: glasogen = 3:1. Betreft men hierbij ook de afstammelingen van dieren die heterozygoot zijn voor deze bontfactor, dan was de verhouding 1:1.

Hierop baseert Klemola de theorie dat zowel witkopbont, als glasogen veroorzaakt worden door twee recessieve genparen uit de S-serie, die mogelijk een zodanige dominantieverhouding hebben dat de factor voor witkopbont (s^2) hypostatisch is ten opzichte van de factor voor glasogen (s^1). Heterozygoten ($s^1 s^2$) zouden uitsluitend glasogen hebben. Het is echter ook mogelijk dat beide kenmerken uitingen zijn van eenzelfde genotype, gebaseerd op slechts één genpaar. Hiertegen voert Klemola aan dat glasogen ook voorkomen bij andere rassen, losstaande van bont.

Een bekend voorbeeld van witkopbont was de Finse hengst Eversti, die glasogen had en grote maar gewoon lijkende witte aftekeningen aan hoofd en benen; hij leverde 62 afstammelingen met glasogen, waarvan 16 tevens bont waren; verder nog 11 afstammelingen met normale ogen die echter weer veulens gaven met glasogen; bovendien gaven 5 het witkopbont. Van deze laatste werden weer 19 afstammelingen genoteerd met glasogen, waarvan 10 tevens bont waren.

Witkopbont zou volgens von Lehmann sporadisch ook voorkomen bij andere Noordeuropese (koudbloed)rassen. Het af en toe optreden van bonte veulens bij de Welsh-pony zou eveneens recessief bont kunnen zijn. Een recent geval is een in Nederland in 1972 geboren hengstveulen met vrij grote witte vlekken (zoals bij platenbont). Uit de afstamming bleek dat van de grootmoeder van de moeder ook al een bont veulen bekend was.

8.4 Overo

Aangenomen wordt dat onder de Amerikaanse bonte paarden (in het algemeen pinto's genoemd) ook recessief bonte voorkomen, bekend als de Overo-variatie. Dit bont is weer anders dan het witkopbont en het patroon is in het algemeen veel onregelmatiger dan bij platenbont (tobiano). De witte gebieden en vlekken zijn meestal zeer grillig gevormd met vertakkingen en getande randen, van onder de buik opkomend en zich uitbreidend over de gehele robe, ook op hals en hoofd. Meestal is de rugzijde bij deze paarden gekleurd. Ook bij overo-bont bestaat een grote variatie van het fenotype. Toch is de algemene indruk duidelijk anders dan bij platenbont. Op grond hiervan wordt overo als een aparte, recessie-

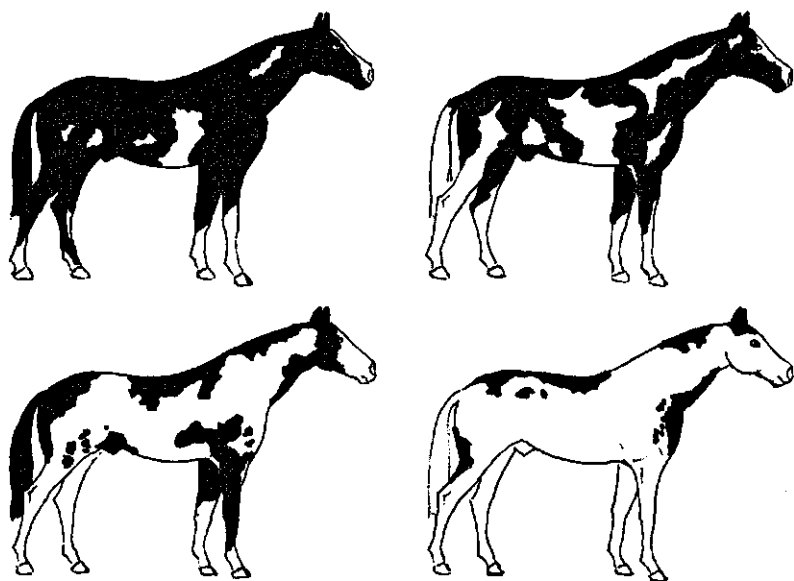


Fig.6 Uitbreiding van de witte gebieden bij enkele fenotypen van overo.

ve vorm van bont beschouwd die men ook vindt bij paarden in Zuid-Amerika en die daar pampo baixo genoemd wordt. Hiervoor neemt Odriozola recessieve allelen uit de S-serie aan. Een erop gelijkende, mogelijk zelfs identieke, vorm van bont komt voor bij verschillende rassen in Noord-Afrika, o.a. bij het Dongola-paard (Ethiopië) en bij het gewone landras in Nigeria.

De factoren voor platenbont en overo-bont vertonen mogelijk interactie: paarden met beide factoren hebben een overwegend witte robe met slechts hier en daar een gekleurde vlek.

Jones rekent ook de (buik)vlekjes die optreden bij de Hackney en de grotere witte aftekeningen aan benen en buik bij het Clydesdale-paard tot het overo-bont. Er zijn echter fenotypische verschillen met het laatstgenoemde ras. Ook is overo nog niet nader onderzocht op zijn recessieve natuur. Daarom zullen we het bij de Clydesdale voorkomende bont voorlopig tot een aparte vorm rekenen en het in de volgende paragraaf behandelen bij Sabino. Bij het Clydesdale-paard zijn hoge witte beaantekeningen en veel wit aan het hoofd vrij konstante kenmerken. Uit het feit

dat dit ras in Amerika (waar vrij vaak bonte robes voorkomen) een kleine, gesloten populatie uitmaakt en dat enkele ingevoerde stamvaders, waarop werd ingeteeld, gevlekt waren onder de buik, kan bij ontbreken van nadere gegevens nog niet worden afgeleid, dat men hier met een recessieve factor te doen heeft. Veeleer krijgt men de indruk dat er één (dominant) hoofdgen is en dat de uitbreiding van het wit daarbij afhankelijk is van een aantal modificatoren.

Uit overo-ouders met veel wit in de robe kunnen geheel witte veulens geboren worden. In dat geval zijn er in het genotype een maximaal aantal modificatoren, die echter als pleiotropisch effect bepaalde afwijkingen veroorzaken zoals atresia coli (aangeboren afsluiting of ernstige vernauwing van de dikke darm) en haemolytische anaemie (afbraak van de rode bloedlichaampjes). Deze veulens sterven dan ook kort na de geboorte. Dit beeld is bekend als het 'white colt syndrome'. Op grond van deze pleiotropische effecten zou volgens Jones de overo-factor een W-allel kunnen zijn. Een mogelijk allelisme met de witkopbont-factor zou nader onderzocht moeten worden.

8.5 Sabino

Onder deze Amerikaanse benaming komt een vorm van bont voor die gekenmerkt is door vaak onscherp en onregelmatig begrensde witte vlekken die uitgaan van onderborst, buik en extremiteiten en zich vandaar zijdelings uitbreiden op de ribben en soms op andere delen van het lichaam. De rest van de robe is veelal stekelharig of roan-schimmel.

Bij nadere beschouwing blijkt deze vorm van bont niet zeldzaam te zijn en bij verschillende rassen voor te komen, ook in Europa. Amerikaanse warmbloedslagen zijn onder meer het Tennessee Walking Horse en het Missouri Fox Trotting Horse. In Europa vindt men het bij paarden van de vroegere West- en Oostpruisische stoeterijen, de Hannoveraner, de Holsteiner, het Westfaalse warmbloed, het Nederlandse warmbloedpaard, en zelfs bij koudbloeddrassen zoals het Clydesdale-paard en in mindere mate ook de Shire.

Het sabino-bontpatroon laat zich uitstekend bestuderen bij het Nederlandse warmbloedpaard, zowel het Groningse als het Gelderse, waarbij het van oudsher voorkomt, vooral in de Drentse fokkerij. Het fenotype vertoont een analoge variatie als bij overo-bont, echter in lang niet zo'n spectaculaire vorm. Men vindt paarden met weinig opvallende afteke-



19. Sabino of O-factorbont; afgebeeld is een veel voorkomend fenotype.

ningen zoals een buikvlek, een vlekje op de knie of aan de voorzijde van het spronggewricht, en meer uitgebreide beenaftekeningen zoals witbeen of gelaarsd, vaak hoog-oplopend aan de voorkant. Dit is vooral typisch aan het voorbeen, waar normaal hoog wit niet zo vaak voorkomt. Daarnaast vindt men paarden met uitgebreide onregelmatige vlekken onder buik en borst, soms ook verder over de hele robe, zodat een op platenbont lijkend beeld ontstaat.

Zeer vaak, maar niet in alle gevallen is de robe bovendien stekelharig of roan (vandaar de naam Drentse blauwen voor deze paarden). Zelfs kan dit het enige kenmerk zijn dat wijst op de aanwezigheid van de sabino-factor. Ook bestaat de indruk dat de aftekeningen aan het hoofd meestal groter zijn dan normaal en zich vaak uitbreiden naar onderlip en kaelgang. Over het algemeen zullen deze paarden, daar waar overwegend weinig en kleine aftekeningen voorkomen, opvallen door een wat 'bont' beeld van hun aftekeningen.

In Nederland is het aantal van deze paarden in de laatste decennia nogal toegenomen doordat een vijftal hengsten die de sabino-factor voerden ter dekking hebben gestaan, vooral in het V.L.N.-gebied. Onder de merries, opgenomen in het V.L.N.-stamboek tussen 1953 en 1958, bleek sabino voor te komen in 0,6% van de dieren van het Gronings type, voor 1,8%

bij die van het Gelders type. Wat hun afstamming betreft, waren het dochters van de hengst Noorderlicht 1316NWP, en van de bonte hengsten Jotham 1054Sgldt en Oleander 1091Sgldt. Verder waren het paarden uit families die teruggaan op een dochter van de hengsten Primo 303Nstg. en Jaffino 523Sgrt. Primo staat opgegeven als schimmel. Jaffino en Noorderlicht waren stekelharig met hoog oplopende beenaftekeningen. Jotham was stekelharig vos met een grote witte vlek onder de buik en een vlek op de croupe. Het signalement van zijn zoon Oleander luidt: 'goudvos, zeer brede doorlopende bles, dringend in beide neusgaten; witte onderlip en keelgang; beide voorbenen gelaarsd, links achter witbeen vóór zeer onregelmatig hoog oplopend, rechts achter witvoet vóór zeer onregelmatig oplopend tot knie; witte buik met vosvlekken, witte vlek links tegen de ribben'.

Van al deze hengsten zijn duidelijk bonte veulens bekend, die echter alleen als zodanig werden opgegeven wanneer er sprake was van grote witte vlekken over het gehele lichaam. Dit fenotype kwam voor bij 18,2% van 183 sabinokleurige merries, terwijl 59,4% alleen gevlekt was onder de



20. Sabino of O-factor-bont met een uitbreiding van het wit bij een veulen van een sabino merrie (links). (foto Wiersema).

buik en 34,8% een of meerdere vlekjes had elders op de robe. Als stekelharig of schimmel stond 66,0% van de dieren genoteerd, echter vertoonden de als bont opgegeven merries in 90% van de gevallen dit kenmerk.

Genetisch is sabino nog niet diepgaand onderzocht. Tegenover Klemola (1933), die het een vorm van recessief bont noemt, meent Wiersema (1961^b) dat men hier te maken heeft met een dominant gen, door hem in verband gebracht met een O(ontkleurings)-factor die in homozygote toestand de robe geheel of bijna geheel wit kan maken. Reeds voor de oprichting der stamboeken in ons land was het namelijk bekend, dat uit sabino X sabino wit-geboren veulens kunnen voortkomen. Door enkele fokkers werd hierop speciaal gefokt. Deze wit-geboren veulens hebben donkere, maar ook wel blauwe ogen en soms nog enkele schemerig-

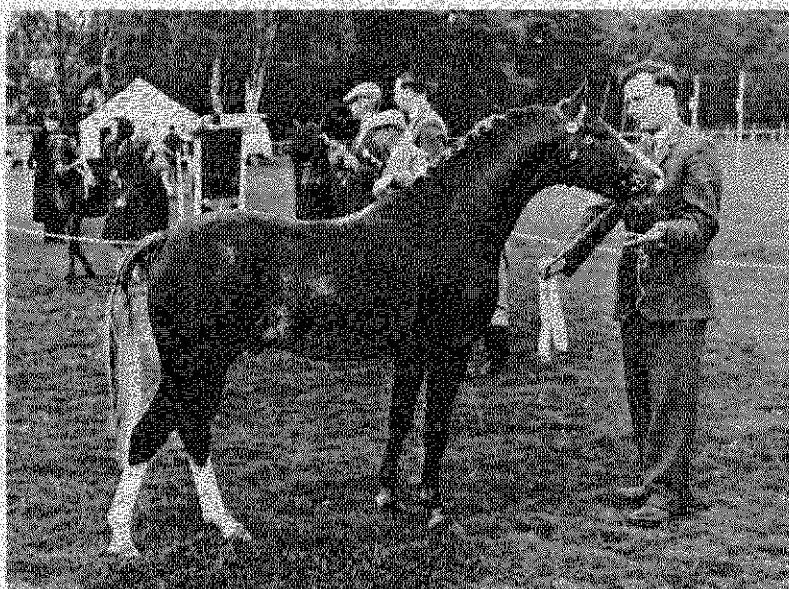


21. Een uitgebreid bonte sabino merrie met haar sabino veulen (van normale vader), bij de moeder zijn de gekleurde vlekken tevens roanschimmel. (foto Wiersema).

blauwe vlekjes of enkele gepigmenteerde haartjes aan het hoofd of in de oren. Ook van de bovengenoemde hengsten zijn wit-geboren veulens bekend.

De onderstelling van Wiersema dat de sabino-factor eenvoudig dominant is (met intermediaire kenmerkvorming) lijkt te worden gesteund door de waarneming dat in families (merriestammen met meerdere generaties), waarin deze factor voorkomt, geen enkele generatie wordt overgeslagen, en dat er ongeveer gelijke aantallen sabino en niet-sabino paarden gevonden worden. De 1:1 splitsingsverhouding is echter moeilijk te toetsen wegens de grote variabiliteit van het fenotype en het toekennen van de sabino-factor aan twijfelgevallen, wanneer afstammelingen ontbreken.

Ook von Lehmann (1941, 1951), die vergelijkbare gevallen van bonte en wit-geboren paarden onderzocht in enkele Westpruisische stoeterijen, neemt een dominante factor (uit de W-serie) aan die in heterozygote toestand zowel roan als bont, het z.g. intermediair bont, kan geven. Bovendien wijst hij op een mogelijk verband met de wit-geboren paarden



22. Sterke stekelharigheid of roan onder de buik en in de lies; dit beeld wordt wel in verband gebracht met de O-factor. (foto Wiersema).

die vroeger gefokt werden in de stoeterijen Herrenhausen en Frederiksborg (Wriedt, 1918,1924). Op grond van het fenotype zou men inderdaad kunnen denken aan een als hoofdgen optredend allel uit de W- of S-serie, of een combinatie van beide, in expressie sterk beïnvloed door modifierende genen. Ook kan men denken aan een homologie met andere genen, bijvoorbeeld het Sp('splotch')-gen bij de muis.

Met deze hypothesen is niet direct verklaarbaar dat een op sabino gelijkend fenotype ook plotseling kan ontstaan uit geheel normaal gekleurde ouders en dan verder dominant overerft. Dit was bijvoorbeeld het geval in 1946 bij de Amerikaanse draver King Majesty, geboren uit een zwarte vader en een bruine moeder, geregistreerd als roan met een brede doorlopende bles maar in werkelijkheid sabino, daar hij verscheidene bonte veulens heeft gegeven. Als verklaring denkt von Lehmann, die dit ook had opgemerkt, aan een uitwisseling van bepaalde factoren (door crossing-over). De bij het Nederlandse warmbloed geconstateerde gevallen zijn echter te talrijk om aan te nemen dat ze veroorzaakt worden door, immers zeldzame, mutatieve veranderingen, tenzij een bepaalde locus(W?) hiervoor zeer gevoelig zou zijn. Veeleer zou men kunnen denken aan een additief effect van zogenaamde kleine-bontgenen. Indien deze enkel of in een klein aantal in het genotype voorkomen hebben ze een lage graad van penetrantie en geven ze niet als bijzonder opvallende aftekeningen. Daarnaast bestaat de mogelijkheid dat in een bepaald genotype de genen-interactie zodanig is dat de aanwezigheid van zekere bontgenen een sterkere expressie mogelijk maakt van andere bontgenen.

Hoe het ook zij, het is een feit dat in bepaalde genencombinaties de (zogenaamde kleine) bontfactoren, waartegen in Nederland overigens nooit geselecteerd werd, een uitgebreid bont fenotype kunnen geven. Meestal echter blijft de expressie beperkt tot één of meerdere vlekjes op de robe. Deze vlekjes vindt men vaak ventraal, in de buurt van de navel, maar ook tussen de benen, op de ribben, op de hals of elders op de robe. Soms zijn ze uitgebreider en staat in het signalement bijvoorbeeld 'getijgerd tussen de dijen'. Deze aftekeningen treft men regelmatig en in de loop der jaren in toenemende mate aan bij paarden van het Gelders type (bij ruim 5% bij de merries opgenomen in het VLN-stamboek). Deze paarden behoorden niet tot de bovengenoemde typische sabino-families, en in meer dan 90% van de gevallen hadden de ouders dergelijke aftekeningen niet. Ook de verschillende hengsten met buikvlek die in de loop der jaren ter dekking hebben gestaan blijken dit kenmerk maar aan een

enkel veulen door te geven. De vererving zou derhalve recessief kunnen zijn, maar evenzeer dominant met een lage en wisselende graad van penetrantie.

Ook is de relatie met het uitgebreidere sabino-fenotype niet duidelijk. Mogelijk hebben we hier te maken met het complex van modificatoren, die een deel uitmaken van het sabino-genotype. In elk geval bestaat de indruk dat de aftekening 'buikvlek' ook kan voorkomen losstaande van het binnen de groep van sabino-bonte paarden optredende identieke fenotype.

Bij de Hackney komen eveneens bovengenoemde kleine vlekjes regelmatig en van oudsher voor. De bekende hengst Black Magic of Nork 15087 HSB, zelf gevlekt in de lies en boven de rechter knie, gaf verscheidene veulens met een buikvlek, die soms gepaard ging met een lichte stekelharigheid in de liezen. In de Nederlandse fokkerij waren het de hengsten Alethorpe Admiral 127 Nstg. en zijn zoon Emigrant 102 Nstg. (zelf niet opvallend getekend) die nogal eens deze aftekeningen gaven en in enkele gevallen zelfs een sabino-bont fenotype. Het vermoeden bestaat dat ook de als vosschimmel(roan) opgegeven hackney Hockwold Cadet 1 GPS tot de sabino-groep behoorde. Vele van zijn eveneens schimmelkleurige afstammelingen (bijvoorbeeld zijn zoon Feu Sacré 40 GPS) waren toch wel vreemd en grillig roan getekend.

Betreffende wit-geboren uit sabino-ouders nog het volgende: zeer weinig gegevens staan ter beschikking over de uitkomst van de paring wit-geboren X wit-geboren en wit-geboren X gekleurd. Wit-geboren hengsten hebben voor zover bekend in Nederland nooit officieel ter dekking gestaan. Het aantal geregistreerde wit-geboren veulens is bovendien te klein voor een betrouwbaar onderzoek. Wit-geboren ontstaat misschien uit een samengaan van homozygotie van een hoofdgen en een maximaal aantal modificatoren (als men de hypothese van dominantie aanhangt).

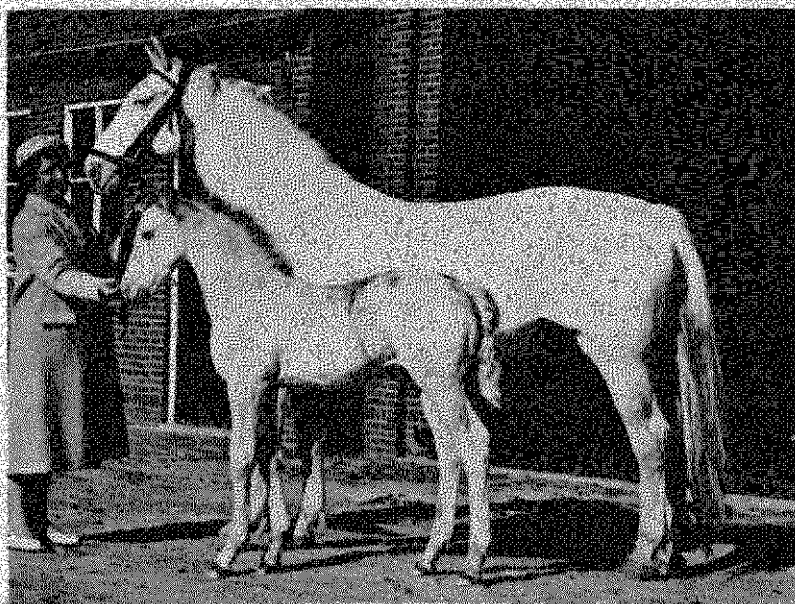
Een recent geval (Wiersema, 1961^b) is de witgeboren merrie Sneeuw-witje 28362 NWP, die gepaard met normaal gekleurde hengsten drie wit-geboren, één intermediair gekleurd (in de vorm van roan) en twee normaal gekleurde veulens gaf, terwijl verwacht werden zes sabino-veulens. Heterozygoten kunnen dus ook wit zijn, aangenomen dat Sneeuw-witje tot het sabino-bont behoort. Ze stamt namelijk uit een bruine vader en een G-schimmel moeder die zelf fenotypisch en gezien haar andere veulens geen enkele aanwijzing gaf voor het bezit van de

sabino-factor.

Ook hoorden we van een in de twintiger jaren wit-geboren veulen van de bekende hengst Colonel NSTg. 31 H (stekelharig vos met vier halfwitte benen), uit een sabino moeder (Dartha 2150 h NsTg.).

Uit de literatuur is niet bekend of ook wit-geboren veulens voorkomen bij de fokkerij van het Clydesdale-paard. Bij dit ras vindt men naast roan ook zeer bonte robes met grillig gevormd wit, tussen de voorbenen opkomend en langs de hals opstijgend. Ook geldt dit voor de Westfaalse fokkerij waar minstens twee sabino-bonte hengsten ter dekking hebben gestaan. Dit waren Sonnenschein 846 (uit de Schlüter-lijn), geboren in 1928, die vrij veel bonte veulens heeft gegeven en verder Morpheus 836 (uit de Oostpruisische Morgenstern-lijn), geboren in 1927, waarvan zowel de vader als de grootvader bont waren (Haselon, 1941).

Gevallen als Sneeuwwitje, wit-geboren uit normaal-gekleurde ouders, waarbij door de meesten een relatie wordt aangenomen met intermediair



23. De witgeboren merrie Sneeuwwitje met blauwe ogen en roze huid en haar 'blauw' (schimmel) of sabino veulen (met donkere huid en donkere ogen) van een zwarte vader. (foto Wiersema).

bont, vindt men vaker in de literatuur. Zo werd in 1943 uit een voskleurige vader en een bruine moeder van Belgisch ras een wit veulen geboren met blauwe ogen; en in 1950 uit een donkerbruine moeder en een bruinschimmel vader, eveneens van Belgisch ras, een wit veulen met donkere ogen, witte hoeven en enkele rossige haren in de staartaanzet, in de voorhoofdslok, aan de oren en op de croupe. Het meest recente geval is de uit de bruine ouders Murghab en Tharsine in 1963 in Frankrijk witgeboren volbloed Mont Blanc II. Deze hengst gaf reeds een witgeboren afstamming bij de veulenzaargang 1970. Hoewel deze geïsoleerde gevallen ontstaan kunnen zijn door mutatie, bestaat ook de mogelijkheid dat niet-genetische oorzaken hebben geleid tot het uitblijven van een migratie, of proliferatie, van de melanoblasten.

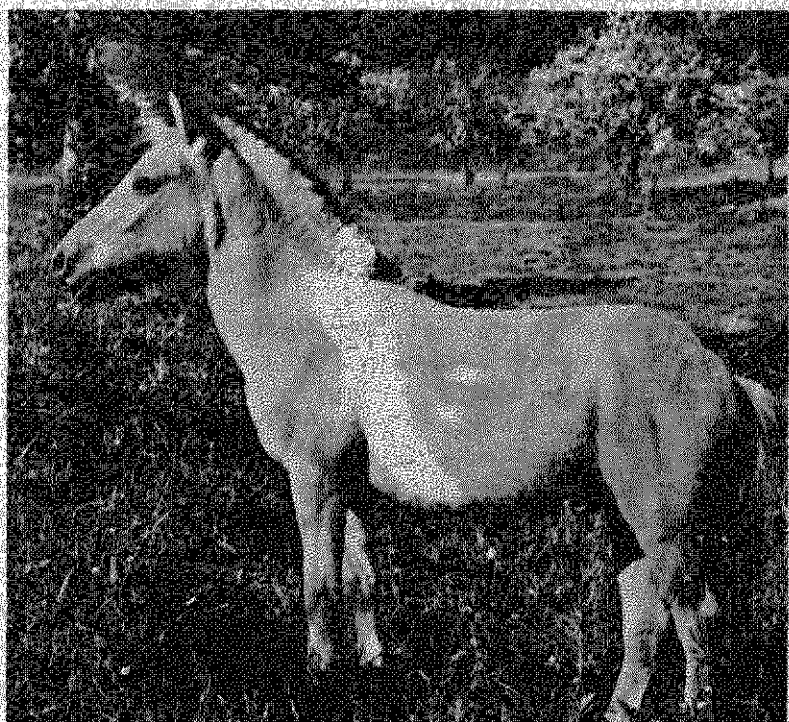
8.6 Dominant wit

Tot de witgeboren paarden behoren ook de zogenaamde albinopaarden die o.a. gefokt worden in Nebraska (Amerika) en waarvoor in 1937 een stamboek, de American Albino Horse Club, werd opgericht. Deze paarden zijn geheel wit; zeer zelden komt hier en daar een gekleurd huidvlekje voor. De huid is dus pigmentloos (rose), evenals de hoeven. De ogen zijn blauw of lichtbruin.

Salisbury en Castle noemen deze paarden dominant wit; de factor hiervoor zou een W-allel zijn. Uit het onderzoek van Pulos & Hutt (1969) is gebleken dat dominant wit nooit fokzuiver is, dus slechts in heterozygote vorm (Ww) voorkomt. Dominant wit \times dominant wit geeft ook gekleurde veulens en wel in de verhouding wit : gekleurd als 2 : 1. Deze verhouding wijst erop dat er geen homozygoten zijn. In homozygote toestand is de factor voor dominant wit vroeg-lethaal, dit betekent dat de homozygoten als embryo sterven in een zó vroeg stadium van de dracht dat het niet opgemerkt wordt. In verband hiermee wordt door Jones de voorkeur gegeven aan het symbool L^W , overeenkomstig de moderne schrijfwijze van lethaalfactoren, daar een homologie met laat-lethale of semi-lethale W-allelen bij de muis niet vaststaat. Een vergelijking dringt zich op met de witgeboren paarden in de vroegere stoeterij te Frederiksborg. Volgens Wriedt was hier echter de factor voor wit gekoppeld aan een lethaal gen.

8.7 Skjevet

Een eigenaardige vorm van bont of grote witte aftekening komt voor in bepaalde stammen van het Fjordenpaard in Noorwegen, aldaar skjevet (schuine streep) genoemd. Deze aftekening bestaat steeds uit een onregelmatig begrensde langwerpige en schuin verlopende witte vlek, lopend van de hals over de schoft en schouder naar beneden, en soms gepaard gaande met enkele losse vlekjes op rug en ribben. Bij deze aftekening vindt men niet zelden een stekelharige robe en wit aan de benen. Ook komt in deze stammen stekelharigheid of roan voor zonder witte vlekken op de robe. Een enkele maal zou de aftekening groter worden met de leeftijd. Berge (1963) neemt voor deze vorm van bont een dominant allel aan uit de S-serie, en wel S^B .



24. Skjevet; een vorm van bont bij het Fjordenpaard.

8.8 Witte aftekeningen

Aftekeningen aan het hoofd en aan de benen zijn vrij algemeen en vertonen bij een min of meer constante plaats van voorkomen een variërende uitbreiding (zie 1.8). Ze worden veroorzaakt door kleine bontgenen.

Over de erfelijkheid en vererving van aftekeningen aan hoofd en benen zijn reeds meerdere onderzoeken verricht. Walther (1913) wees er al op dat aftekeningen bij de voskleur vaker voorkomen dan op een bruine of zwarte robe, en verder dat er een duidelijke correlatie bestaat tussen aftekeningen aan het hoofd en die aan de benen, hetgeen door Briquet (1957) werd bevestigd. Aftekeningen komen vaker voor aan het achterbeen dan aan het voorbeen, en bovendien bestaat er een voorkeur voor links (Dreux 1966). De in de witte aftekeningen aan de benen voorkomende gekleurde vlekjes (zeer algemeen bij warmbloedrassen, ook in Nederland) die vooral te vinden zijn in het gebied van kroonrand en koot, zouden volgens Jones veroorzaakt worden door een dominante factor, de zogenaamde D^1 ('distal leg spot')-factor.

Alle onderzoekers kwamen tot verschillende resultaten wat betreft de vererving. Dit hangt waarschijnlijk samen met verschillen in genfrequentie en in modificatoren bij de verschillende rassen.

Salisbury neemt zowel recessieve als dominante vormen van aftekening aan, Blunn en Howel (1936) vonden bij een kleine populatie van Arabische paarden dat kol, smalle bles en sneb dominant werden overgeërfd, en dat aftekeningen aan de lippen en aan de kin daarentegen een recessief verervingspatroon vertoonden. Uit een uitgebreid fenotypisch onderzoek bij Franse dravers leidde Dreux af dat de aftekeningen aan het hoofd kunnen uitgaan van twee centra, één op het voorhoofd en een ander in het gebied van de neus en de bovenlip. Van deze centra uit ontstaan twee series aftekeningen die, bij gelijktijdige aanwezigheid bij uitbreiding naar elkaar toe groeien, zodat tenslotte eenzelfde eindvorm bereikt wordt, namelijk een doorlopende bles. Bovendien wijst Dreux op een mogelijk additief effect bij de factoren voor hoofdaftekening, daar hij waarnam dat uit kol \times kol in vele gevallen een grotere aftekening (bles) ontstond.

Uit een onderzoek (Geurts 1969) bij het Friese paard waarbij reeds vele jaren geselecteerd wordt tegen grote aftekeningen aan het hoofd, bleken deze nog slechts voor te komen bij 13% van de dieren en overwegend klein tot zeer klein te zijn. Hoewel de indruk bestond dat de afteke-

Tabel 4. Overzicht van de bontfactoren.

	Castle	Odriozola	Klemola	Berge	Jones
Platenbont	P	W'S		S	T
Panterbont		W'S			$W^{ap}, SL^{ap} R_n^{ap}$
Chubari		WS			
Witkopbont			s^1, s^2		
Overo e.a.					W
Recessief bont (pampo baixo)		ss			
Witte aftekeningen				S en s	
Skjevet				S^g	
Dominant wit	W	W			L^w

ningen recessief waren, kon dit niet worden bevestigd en leek een erfelijkheid van dominantie met incomplete penetrantie waarschijnlijker.

Algemeen worden voor de aftekeningen allelen aangenomen uit de S-serie die in hun expressie beïnvloed worden door een aantal modificerende genen, zodat de vererving eigenlijk meer een multifactorieel karakter krijgt. Een overzicht van de factor-symbolen welke door de verschillende onderzoekers voor de vormen van bont worden aangenomen vindt men in Tabel 4.

- Arabian Horse Registry of America (A.H.R.), 1970. Identifying the arabian. Englewood, Colorado.
- Barkema, R., 1970. De valen van Eendenoord. Tijdschr. Diergeneesk. 95: 753.
- Berge, S., 1963. Heste fargenes Genetikk. Tidsskr. Norske Landbr. 70: 359-410
- Blunn, C. & C. Howell, 1936. The inheritance of white facial markings in Arab. horses. J. Hered. 27: 293-299.
- Briquet, R., 1952. Os chamados cavalos albinos. Bolm ind. anim. 1.
- Briquet, R., 1957. Genetica da pelagem do cavalo. Monogr. Inst. Zootecn. Rio de J. I.
- Castle, W., 1940a. Mammalian genetics. Cambridge.
- Castle, W., 1940b. The genetics of coat color in horses. J. Hered. 31: 127-128.
- Castle, W., 1942. The ABC of color inheritance in horses. J. Hered. 33: 23-25.
- Castle, W., 1946. Genetics of the Palomino horse. J. Hered. 37: 35-38.
- Castle, W., 1951. Dominant and recessive black in mammals. J. Hered. 42: 48-50.
- Castle, W., 1952. The eumelanine horse: black or brown. J. Hered. 43: 68.
- Castle, W., 1954. Coat color inheritance in horses and in other animals. Genetics 39: 35-44.
- Castle, W., 1961. The genetics of the claybank-dun horse. J. Hered. 52: 121-122.
- Castle, W. & F. King, 1951. New evidence of the genetics of the Palomino horse. J. Hered. 42: 61-64.
- Castle, W. & W. Singleton, 1960. Genetics of the brown horse. J. Hered. 51: 127-131.
- Castle, W. & W. Singleton, 1961. The Palomino horse. Genetics 46: 1143-1150.
- Castle, W. & F. Smith, 1953. Silver dapple, a unique color variety among Shetland ponies. J. Hered. 44: 139-146.
- Crew, F. & B. A. Smith, 1930. The genetics of the horse. Biblthca genet. 6: 123-170.
- Domanski, A. & R., Prawochenski, 1948. Dun coat colours in horses. J. Hered. 39: 367-371.
- Domingues, O., 1941. A pelagem tobiana ou pampa no Brasil. Bolm Soc. bras. Agron. 4: 409-414.
- Dreux, Ph., 1966. Introduction statistique à la génétique des marques blanches limitées chez le cheval. Annlis Génét. 9: 66-72.
- Geurts, R. 1969. Genetische analyse en structuur van de fokkerij van het Friese paard. Dissertatie. Maastricht.
- Gremmel, Fr., 1939. Coat colors in horses. J. Hered. 30: 437-445.
- Hagedoorn, A & F. van der Molen, 1934. Rode en vale kleur bij onze Nederlandse runderen. De nieuwe Veldbode 1: 787.

- Haines, Fr., 1963. Appaloosa, the spotted horse in art and history. University Texas, Austin.
- Haselton, B., 1941. Die wichtigsten Hengstlinien der Westfälischen Warmblutzucht Dissertation. Bonn.
- Hatley, G., 1962. Crosses that will kill your color. Appaloosa News 19, nr. 2.
- Hawkins, R., 1965. The Appaloosa, breed characteristics. Hawkins & Hubbell, Riverside, California.
- Homan, H., 1952. De vererving van de isabelkleur bij paarden. Landbouwk. Tijdschr. 64: 770–778.
- Ibsen, H., 1933. Cattle inheritance. I: Color. Genetics 18: 441–480.
- Isenbart, H., 1969. Das Königreich des Pferdes. Bucher, Luzern.
- Jones, W., 1971. Appaloosa color inheritance. Appaloosa News 28, nr. 1: 26–30.
- Jones, W. & R. Bogart, 1971. Genetics of the horse. Caballus publ., East Lansing, Michigan.
- Klemola, V., 1930. Über die Morphologie und Vererbung der dominanten und recessiven Scheckung sowie der Glasaugigkeit beim Pferde. Z. Zücht. 20: 24–78.
- Klemola, V., 1933. The pied and splashed white patterns in horses and ponies. J. Hered. 24: 65–69.
- Krumbiegel, I., 1958. Einhufer. Ziemsen, Wittenberg.
- Lauvergne, J., 1966. Génétique de la couleur du pelage des bovins domestiques. Bibliothca Genet. 20: 1–68.
- Lehmann, E. von, 1941. Beiträge zur Vererbung weiszgeborener Pferde. Z. Zücht. 49: 191–195.
- Lehmann, E. von, 1951. Die Iris und die Rumpfscheckung beim Pferd. Z. Zücht. 59
- Lexique International, 1972. uitg. v. la Société d'encouragement pour l'amélioration des races de chevaux en France. Pailhé, Paris
- Llewellyn, Ph., 1949. The British spotted horse. Riding 8, nr. 11
- Loen, J., 1939. Farge-Nedarvinga hos Vestlandhesten. Stamb. Vestl. Hest. 11: 1–52.
- Marrero y Galindez, A., 1945. Cromohipologia. Edition del autor, Buenos Aires.
- McCann, L., 1916. Sorrel colour in horses. J. Herd. 7: 370–372.
- Merkens, J., 1953. De vererving van de haarkleur bij paarden. Tijdschr. Diergeneesk. 78: 189–215.
- Meyer, E., 1949. Farbe und Abzeichen bei Pferden. Schaper, Hannover.
- Mohr, E., 1959. Das Urwildpferd. Ziemsen, Wittenberg.
- Munckel, H., 1929. Untersuchungen über Farben und Abzeichen der Pferde und ihre Vererbung. Z. Zücht. 16: 1–200.
- Munckel, H., 1934. Ergänzende Untersuchungen über die Abzeichen der Pferde und ihre Vererbung. Z. Zücht. 30: 65–114.
- Nordang, J., 1955. Hestealet på Vestlandet i nyare tid. J. N. Minnefond, Bergen.
- Norton, D., 1949. The Palomino horse. Bordon, Los Angeles.
- Odrizola, M., 1951. A los colores del caballo. Publnes Sind. nac. Ganaderia, Madrid.
- Papendieck, L., 1957. Das Kleinpferd. Pary, Hamburg.

- Pedersen, A., 1954. Lidt om knapstrupperne. Arsskr. K. Landbr. Hojsk. For. Odense.
- Pulos, W & F. Hutt, 1969. Lethal dominant white in horses. *J. Hered.* 60: 59-64.
- Punnett, R., 1930. On the series of allelomorphs connected with the production of black pigment in rabbits. *J. Genet.* 23: 265-274.
- Salisbury, G. & J. Britton, 1941a. The inheritance of equine coat color. I: The basic colors and patterns. *J. Hered.* 32: 235-240.
- Salisbury, G. & J. Britton, 1941b. The inheritance of equine coat color. II: The dilutes. *J. Hered.* 32: 255-260.
- Sänger, O., 1962. Farbabweichungen bei Fohlengeburten. *Kleinpferdezucht.* 10. nr. 34.
- Searle, A., 1968. Comparative genetics of coat colour in mammals. Logos, London.
- Singleton, R., 1969. The genetics of mammalian coat color. *J. hered.* 60: 25-26.
- Singleton, R. & Q. Bond, 1966. A allele necessary for dilute coat color in horses. *J. Hered.* 57: 75-77.
- Smith, A., 1925. A study of the inheritance of certain color characters in the Shorthorn breed. *J. Hered.* 16: 73-84.
- Spoelstra, W., 1946. Kleur en kenbare tekens van paarden. Uitgave van het N.W.P., Leeuwarden.
- Ströver, A., 1917. Die Vererbung der Haarfarben beim Vollblutpferde. Schaper, Hannover.
- Sturtevant, A., 1912. A critical examination of recent studies in colour inheritance in horses. *J. Hered.* 2: 41-52.
- Tuff, P., 1933. Genetiske undersøkelser over hestefarver. Proc. 4 th Nord. Vet. Kongr. 689-716.
- Walther, A., 1912a. Beiträge zur Kenntnis der Vererbung der Pferdefarben. Schaper, Hannover.
- Walther, A., 1912b. Studien über Vererbung bei Pferden. I: Die Vererbung des schwarzen Pigments. *Z. induct. Abstamm. VererbLehre* 6: 238-244.
- Walther, A., 1913. Die Vererbung unpigmentierter Haare und Hautstellen bei Rind und Pferd. *Z. induct. Abstamm. VererbLehre* 10: 1-48.
- Wentworth, E., 1914. Color inheritance in the horse. *Z. induct. Abstamm. VererbLehre* 11: 10-17.
- Wiersema, J., 1955. Het verschijnen van de isabelkleur bij warmbloedpaarden in Nederland. *Paard* 23: nr 1: 1-4.
- Wiersema, J., 1961a. De haarkleur der paarden I. *Paard* 28: nr 17: 1-6
- Wiersema, J., 1961b. De haarkleur der paarden III. *Paard* 29: nr 6: 2-4
- Wiersema, J., 1961c. De haarkleur der paarden IV. *Paard* 29: nr 10: 5-6
- Wilson, J., 1912. The inheritance of the dun coat colour in horses. *Proc. R. Ir. Acad.* 13: 184-201.
- Wolning, W. & Th. de Groot, 1935. De haarkleur bij paarden. *Nieuwe Veldbode* 2, nr. 42: 13-15
- Wriedt, Chr., 1924. Vererbungsfaktoren bei weissen Pferden im Gestüt Frederiksborg. *Z. Zücht.* 1: 231-242
- Wriedt, Chr., 1925. Vererbungsuntersuchungen beim Pferd. *Z. induct. Abstamm.*

VererbLehre 37: 88–101.

Wriedt, Chr., 1928. Arv af farve hos hest. Tidsskr. Norske Landbr. 35: 297–329.

Wriedt, Chr. & E. Mohr, 1918. Albinisme in hester. Tidsskr. Norske Landbr. 25: 396–404.

Wright, S., 1917. Color inheritance in mammals. J. Hered. 8: 560–564.

Züblin, H., 1947. Wesen und Ursachen der Schimmelbildung beim Pferd. Dissertation Bern.