

## KLEURVERERVING

### Inleiding

De kenmerken voor de vachtkleur erft het schaap van beide ouders. Het proces van de vererving ligt besloten in de chromosomen, lange kettingmoleculen met daarin lineair gerangschikte, DNA bevattende genen.

Dit artikel beoogt om ten dele inzicht te geven in de kleurvererving bij Shetlandschapen. Verdere uitleg van enkele belangrijke begrippen in de genetica vindt u aan het slot van dit artikel.

### Het chromosoom en het gen

Chromosomen komen paarsgewijs voor. Ze zijn zichtbaar door een microscoop. Het aantal is kenmerkend voor de soort.

Schapen hebben 27 paren.

Genen zijn niet zichtbaar, bevinden zich op de chromosomen en komen eveneens in paren voor, nl. één op iedere helft van het chromosomenpaar. Bij de vachtkleur spelen meerdere genen een rol, die op verschillende chromosomen voorkomen. De locatie van een gen wordt "locus" genoemd.

Elk gen bepaalt een specifiek kenmerk en heeft tenminste één verwante alternatieve vorm, allel genoemd, steeds op dezelfde locus. Zelfs als er meerdere allelen bestaan, zal er altijd maar één op een locus voorkomen. De relatie van het paar is erg belangrijk. Zijn de allelen verschillend, dan overheerst de één de ander en beïnvloedt de kleur van het schaap of bepaalt deze volledig. Het overheersende gen wordt dominant genoemd, het andere recessief.

### Een kwestie van toeval

Ieder individu heeft een paar genen op iedere locus, één afkomstig van iedere ouder.

De genen worden willekeurig doorgegeven. Er is een keuze uit vier genen: Twee van elke locus van iedere ouder. Deze kunnen verschillen en daarom is het niet te voorspellen welke genen in een bepaalde situatie doorgegeven gaan worden.

De pioniers van de genetica toonden aan, dat het aantal mogelijke genencombinaties is te voorspellen bij een toereikend aantal paringen.

### Niet zo eenvoudig als het lijkt

Simpele dominantie treedt alleen op tussen genen op dezelfde locus. Een gen op een bepaalde locus kan echter een gen op een andere locus en zelfs op een ander chromosoom beïnvloeden.

In zo'n geval gedraagt het dominante gen zich epistatisch ten opzichte van het andere, dat zich op zijn beurt hypostatisch gedraagt.

## KLEURDOMINANTIE BIJ SCHAPEN

Om te beginnen kan gesteld worden dat wit de meest dominante kleur is, terwijl bruin ('moorit' bij Shetlandschapen) het meest recessief is. Tussen beide kleuren komt een grote complexiteit aan relaties voor. In deze eerste kennismaking met het onderwerp vormen de pigmenten een goed uitgangspunt, om vervolgens de bruin/zwart genen in ogenschouw te nemen.

### Pigmenten

Speciale cellen, de melanocyten, produceren het pigment melanine, dat bepalend is voor de kleur van de schapenvacht.

Melanine -een complexe chemische stof- komt in de vezels in korrelvorm voor met een

diameter van 0,1 tot 3 micron. De korrels kunnen samenklonteren.

Melanine kent twee hoofdtypes:

Eumelanine -het meest voorkomende type- bestaat uit zwarte en donkerbruine korrels en is verantwoordelijk voor de bruine en zwarte kleuren.

Phaeomelanine bestaat uit geel-oranje korrels en zit in de 'tan' ofwel de zogeheten rode vezels in witte wol.

De overduidelijke kleurverschillen bij schapen (en ook bij andere zoogdieren) worden veroorzaakt door verschillen in grootte, verdeling en dichtheid van de pigmentkorrels. Zo komt het verschil tussen zwart en bruin voort uit deze verschillen in grootte en dichtheid, terwijl grijs een mengeling is van gekleurde en witte vezels.

#### Zwarte en bruine Shetland-schapen (de bruine serie)

Deze twee pigmentkleuren, onder Shetlandfokkers bekend als zwart en moorit vormen een goed uitgangspunt.

De beide kleuren worden bepaald door hetzelfde gen, dat twee allelen heeft, voorgesteld door de letters B en b, waarbij B -het dominante gen- zwart is en b -het recessieve- moorit.

Als de allelen gelijk zijn -BB of bb- spreken wij van homozygoot en als ze verschillen van heterozygoot.

Omdat B dominant is, heeft een dier met heterozygoot Bb dezelfde kleur als een dier met homozygoot BB.

Met andere woorden, het fenotype (de uiterlijk verschijning) is in beide gevallen gelijk, maar het genotype (de erfelijke aanleg) is verschillend.

Het is echter mogelijk het genotype voor bepaalde dieren te achterhalen door bestudering van de verdere fokresultaten.

Uiteraard is de samenstelling van het genenpaar van iedere nakomeling toevallig, aangezien iedere ouder één allel levert.

Daarom is het onmogelijk te voorspellen wanneer het genotype is vast te stellen.

In het geval van de twee hierboven besproken kleuren is het duidelijk dat een moorit-kleurig schaap van het genotype bb is. Is het daarentegen zwart, dan kan het zowel BB als Bb zijn. De klassieke methode om het genotype te bepalen is het laten paren met een recessief dier, in dit geval moorit. Blijft moorit-kleurig nageslacht uit, dan was het oorspronkelijk genotype BB, anders Bb.

Het mag duidelijk zijn dat het genotype na de eerste paring niet vaststaat, omdat nieuwe genenparen willekeurig worden samengesteld.

U hoeft dergelijke onderzoeken waarschijnlijk nooit uit te voeren, maar het bevordert wel het inzicht in deze ontwikkelingen. Het geeft tevens de noodzaak aan om door de jaren heen gegevens vast te leggen, zodat u zelf gevolgtrekkingen kunt maken.

De principes van de erfelijkheidsleer volgens Mendel zijn in essentie gelijk aan het hierboven gestelde. Alleen de dominantie is niet altijd absoluut. De resultaten zijn niet altijd zo glashelder als in het beschreven voorbeeld.

Er is slechts zelden een enkele locus bij betrokken en er kunnen meer dan twee allelen zijn van een specifiek gen, waarvan de varianten een allelen-serie vormen.

Er zijn vier allelen-series, waarvan bekend is dat ze de vachtkleur van Shetlandschapen bepalen. Wij bezien nu een andere allelen-serie van deze vier:

De "extensie"-serie.

#### De extensie-serie

Allelen van deze serie vergroten of verkleinen de hoeveelheid eumelanine (het bruine of

zwarte pigment). Dominantie en extensie gaan meestal samen. Een uiterst dominant allel  $E^d$  kan ervoor zorgen dat de vacht effen donker is ondanks het voorkomen van een willekeurig Agouti-gen (zie verder).

Dit gen ( $E^dE^d$ ) veroorzaakt vermoedelijk dominant zwart, bij voorbeeld bij zwarte Welsh Mountain-schapen.

Het E-gen zorgt ervoor dat het pigment eumelanine zich sterk uitbreidt over het gehele dier, ongeacht welke agouti-genen aanwezig zijn. Het recessieve  $ee$  staat de vorming van phaeomelanine uitsluitend in de huid toe, hoewel dit pigment niet in de huid wordt gevormd. Eumelanine daarentegen kan zowel in de huid als in de vacht gevormd worden. Bruine vlekken wijzen erop dat een lichtbruine vacht is geproduceerd door eumelanine, dus eerder door het recessieve bruine gen  $bb$  dan door het recessieve extensie-gen  $ee$ . Als de vlekken op de huid zwart zijn, is de lichte kleur waarschijnlijk toe te schrijven aan  $ee$ .

### De Agouti-serie

Deze serie dankt haar naam aan een klein Zuid-amerikaans knaagdier, de Agouti. Het specifieke kenmerk van de Agouti, dat het onsterfelijk heeft gemaakt in de kleurverervingsleer is, dat het kleurbanden kent in de vezels van de vacht. Dit kan ook voorkomen in de vacht van het schaap.

De allelen in deze serie zijn verantwoordelijk voor kleurbanden in afzonderlijke vezels en de verspreiding van kleuren over het gehele lichaam. De serie wordt weergegeven door  $A$ ,  $a$  en  $A^{\text{superscript}}$ .

Allelen van de Agouti-serie onderdrukken het ontstaan van eumelanine in sommige vezels of kunnen eumelanine laten vervangen door phaeomelanine in een gedeelte van de vezels.

De Agouti-serie kent verschillende dominante allelen, aangeduid door een superscript. Enkele hiervan worden hierbij verklaard:

$A^{\text{wh}}$  onderdrukt het pigment eumelanine, zodat de vacht wit is. Als het andere pigment phaeomelanine aanwezig is, kan een 'tan'-kleur ontstaan, mogelijk alleen op bepaalde delen van het lichaam en dit kan bij het ouder worden van het dier verdwijnen.

$A^g$  onderdrukt eumelanine in sommige vezels van de vacht, met als resultaat grijs vanwege een mengsel van pigmentloze en -houdende vezels.

$A^m$  onderdrukt zwart pigment op de buik, die bleker is dan de rest van de vacht. Dit patroon wordt Moeflon genoemd, naar het wilde schaap dat dit patroon vertoont. Je ziet het bij Soay en bij het Shetland schaap. Bij Shetlands heet het Gulmoget (ook wel Burrit).

$A^b$  onderdrukt zwart pigment op de bovenzijde van het lichaam en is daarom het tegenovergestelde van Moeflon. Dit patroon heet badger face, zoals ook is te zien bij het Welsh Mountain schaap van die naam. Bij Shetland-schapen luidt de benaming Katmoget.

Tot slot,  $a$  is recessief tov alle  $A$ -genen en staat, indien homozygoot, het ontstaan van zwart pigment over het gehele lichaam toe.

Er zijn andere Agouti-allelen, maar deze schijnen niet relevant te zijn voor het Shetland Schaap. De kennis over de Agouti-serie is afkomstig van een aantal onderzoekers, in het bijzonder Adelsteinsson, die met IJslandse schapen werkte en Ryder met Shetland en andere rassen.

De relatieve dominantie binnen de A-allelen is nog niet helemaal doorgrond.  $A^{wh}$  is duidelijk dominant over alle andere A-allelen, maar hoe de overige dominanties zich verhouden is niet duidelijk.

#### Fokkers moeten hier goed op letten

Het betekent immers, dat bij kruisen van grijs, moeflon (Gulmoget/Burrit) en Katmoget de kans bestaat op niet geheel zuivere vererving van kleur en tekening.

Voldoet de ram niet volledig aan de genetische vereisten, dan doet de fokker er goed aan om een recessief gekleurd dier in te zetten, d.i. een moorit of zwarte ram, die homozygoot is en recessief voor het aa gen.

Er is nog een ander belangrijk verband tussen de A en de B-serie. Een grijs Shetland-schaap resulteert uit zwarte en witte wolvezels als B aanwezig is en bij aanwezigheid van b uit een mengeling van bruine en witte wolvezels.

Aan de hand van de kleur van de poten en vlekken op de huid is het dier te identificeren.

#### Andere Allelen-series

De andere belangrijke allelen-serie is de Spotting-serie (S).

Witte schapen met zwarte en bruine vlekken worden gewoonlijk piebald (gevekt) genoemd. Het Jacob-schaap is hier een duidelijk voorbeeld van, maar ook bij de Shetland komt het patroon voor.

Piebald schapen vererven raszuiver, maar bij het kruisen met andere rassen lopen de resultaten uiteen. De allelen-serie S speelt mogelijk een rol bij de bepaling van de kraag, de kol (kleine, ronde bles), de bles en de rug bij de Shetlands.

Deze tekeningen/patronen zijn lang aangeduid met Shetland/Norn termen, zoals Kranset (donker gekleurd met wit rond de ogen en nek) en Krunet (donker gekleurd met een witte vlek bovenop de kop).

Vergelijkbare uitkomsten bij andere soorten doen vermoeden, dat hier allerlei invloeden op elkaar inwerken en de kleur daarom minder voorspelbaar is dan anders. In uitzonderlijke gevallen is zelfs puur wit mogelijk. In deze serie staan de recessieve genen witte tekeningen toe, terwijl het dominante S-gen geen of weinig witte vlekken toestaat.

### -GENOTYPEN VAN SHETLAND-SCHAPEN

#### Kleurschapen

Zwart .....	SS	aa	B-	EE
Shaela (staal-grijs, "black frost")				
Emsket (donker blauwgrijs)				
Grijs .....	SS	$A^g a$		EE
Licht grijs .....	SS	$A^g A^g$		Ee
Wit .....	ss	$A^{wh-}$	B/b	Ex
Musket (muiskleurig) .....	SS	$A^{wh} A^{wh}$		Ex
Fawn (reebruin) .....	SS	$A^g a$	bb	ee
Mioget (licht moorit) .....	SS	$A^g A^g$	bb	ee
Moorit ((ree- tot donkerbruin) .....	SS	aa	bb	EE
Donker bruin .....	SS	AA	bb	E?

#### Bonte schapen

Fleket (wit met grote zwarte of bruine vlekken) .....	Ss	$a^{wh-}$	B/b	E-
Gulmoget (donker met lichte buik en benen) .....		$A^{m-}$		
Katmoget (licht met donkere buik en benen) .....		$Ab^-$		

Kranset (donker met wit rond ogen en nek) .....?Ss      aa      B/b  
Krunet (donker met witte vlek op kop).....  
Mirkface (wit met donkere vlekken op kop).....

Er wordt aangenomen dat dit de genotypen van de hierboven genoemde kleuren en tekeningen zijn.

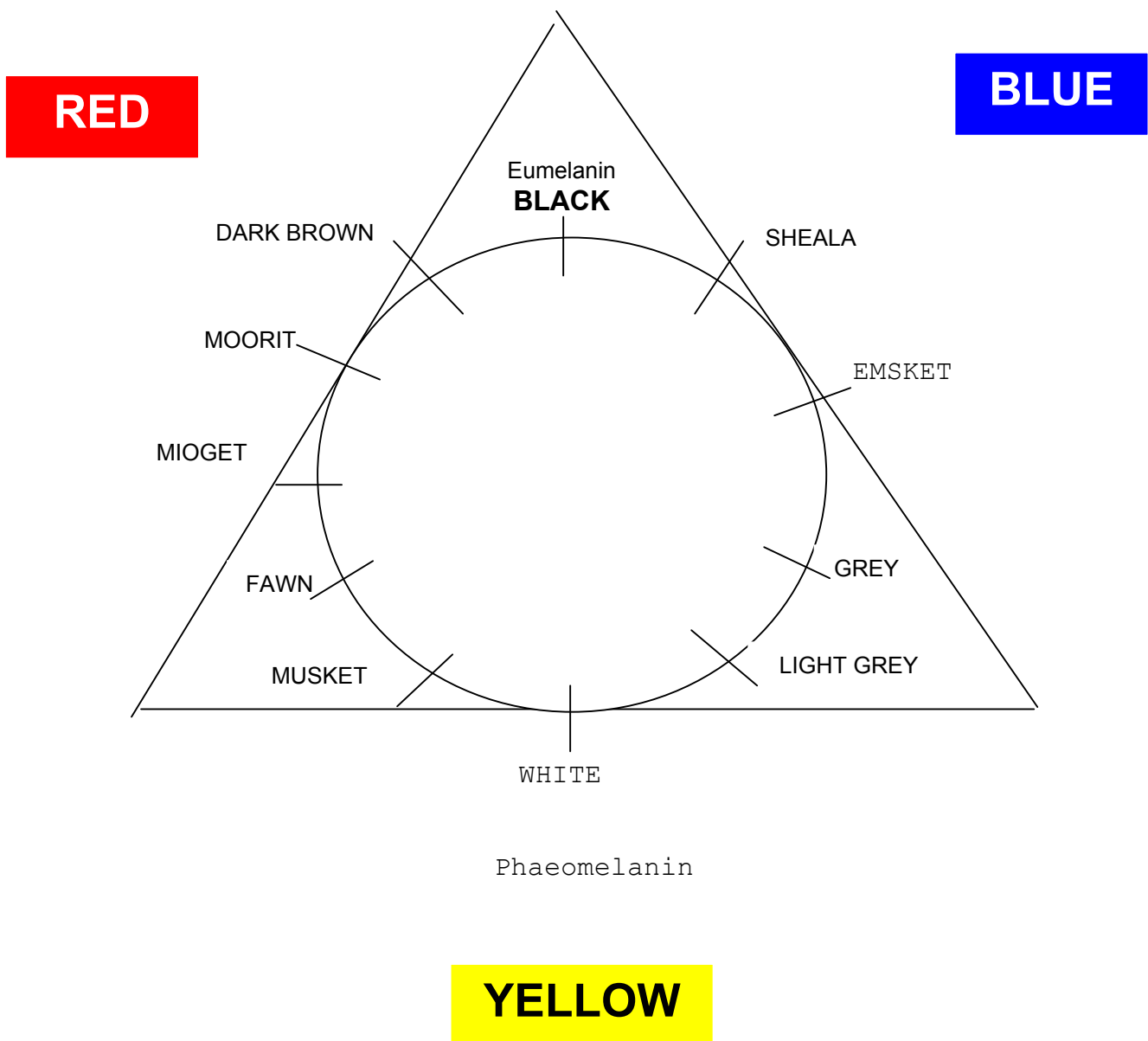
Mogelijk is het wat verwarrend, maar er blijkt uit, dat de verhoudingen moeilijker liggen dan je op het eerste gezicht denkt.

In de dagelijkse praktijk volstaat het om op de A en B-genen te letten om een indruk van het resultaat te krijgen.



# HOOFDKLEUREN

Gebaseerd op de pigmentkleuren eumelanine en phaeomelanine en de 3 primaire kleuren Blauw-geel-rood



## BELANGRIJKE GENETISCHE TERMEN

<u>Allel:</u>	Eén gen van een stel genen die elkaar wederzijds uitsluiten omdat zulke genen op dezelfde locus zijn gelegen.
<u>Chromosoom:</u>	Staaftachtig lichaampje, opgebouwd uit DNA. Ontstaat tijdens de celdeling uit de celkern. Drager van erfelijke eigenschappen.
<u>Dominant gen:</u>	Erfelijke faktor die andere belet tot uiting te komen. (Zie epistasie/hypostasie). Tegenovergestelde: Recessief gen.
<u>Epistasie:</u>	Verschijsel waarbij door het ene gen de fenotypische manifestatie van een ander gen wordt overheerst. Tegenovergestelde hypostasie. (Zie dominant en recessief gen).
<u>Eumelanine:</u>	Zwart of donkerbruin pigment.
<u>Fenotype:</u>	Het produkt van erfelijke aanleg en milieu.
<u>Gen:</u>	Stoffelijke drager van de erfelijke eigenschappen in een celkern.
<u>Genotype:</u>	Erfelijke aanleg van mens, dier of plant.
<u>Heterozygoot:</u>	Delen van één of meer allelenparen verschillen van elkaar. (Vgl. homozygoot.)
<u>Homozygoot:</u>	In het bezit van gelijke of niet van elkaar te onderscheiden allelen. (Vgl. heterozygoot.)
<u>Hypostasie:</u>	Onderdrukt worden door een ander gen. (Vgl. Epistasie. Zie dominant en recessief gen.)
<u>Locus:</u>	Plaats van een gen op het chromosoom.
<u>Phaeomelanine:</u>	Geel-oranje pigment.
<u>Recessief gen:</u>	Erfelijke faktor die alleen aan het licht treedt als die niet door andere (dominante) eigenschappen wordt overheerst. (Zie epistasie/hypostasie).