

# Eclips Rui bij Vogels

## En in het bijzonder bij Kamhoenders...

Door: Ludo Pinceel

### 1. Het probleem

Kamhoenders vormen een groep die tot de fazanten behoort, daar is iedereen het over eens

Zowat alle fazanten die we kennen vertonen het hele jaar door hetzelfde verenpak. Het is algemeen geweten dat de mannetjes meestal prachtig uitgedost zijn terwijl de wijfjes gewoonlijk een onopvallend camouflagekleed bezitten. Daarop zijn er slechts enkele uitzonderingen, zoals bij de Wallichfazant, waar de kleurverschillen tussen de geslachten niet zo opvallend zijn en zoals bij de oorfazanten, waar mannetjes en wijfjes allebei hetzelfde sierlijke uiterlijk hebben. Onze wilde kamhoenders vormen hierop geen uitzondering; ook daar zijn de hanen heel wat fraaier gekleurd dan de hennen.

Toch vormen de kamhoenders een buitenbeentje: bij twee van de vier soorten wilde kamhoenders komt er namelijk een tussenrul voor. De mannetjes van het rode kamhoen en die van het Sonnerathoen verliezen tijdens de zomer hun opvallende halsveren, en vervangen die door saaie zwarte veren. Men zegt dat ze dan een schaduwkleed vertonen. De rui die dat schaduwkleed doet ontstaan wordt de eclipsrui genoemd. Het gaat hier duidelijk om een onvolledige rui die voornamelijk de kop- en halsstreek aangaat.

Waar die eclipsrui van de kamhoenders uniek schijnt te zijn binnen de groep van de fazanten~ wordt hij daarentegen bij andere vogelgroepen vaak algemeen aangetroffen. Zo kennen we een volledige eclipsrui met een daarop volgend schaduwkleed bij veel watervogels (Anatidae), bij bijeneters (Meropidae), bij weervogels (Ploceidae), bij rupsvogels (Campephagidae), en bij honingzuigers (Nectariniidae). Een onvolledige eclipsrui van de halsstreek wordt ook bij één soort snipachtige steltlopers (Scolopacidae), namelijk bij het kemphaantje (*Philomachus pugnax*) aangetroffen en ook een aantal meeuwen (Ladidae) zoals de kokmeeuw, vertonen een onvolledige koprui.

### 2. Meer over de rui Vogels hebben veren.

Een belangrijke functie van de dekveren is het lichaam te beschermen tegen alle mogelijke milieu-invloeden. Ook als isolatie spelen deze veren een belangrijke rol; vogels zijn immers warmbloedige dieren, net zoals wij. Een ander veertype vormen de pennen. Die zijn dan weer van belang voor het vliegen en sturen. Daarnaast spelen vorm en kleur van het verenkleed als geheel ook een belangrijke rol in de bepaling van het uiterlijk van de vogel. Dit uiterlijk kan erop gericht zijn niet op te vallen in de omgeving, maar het kan evengoed ontworpen zijn om dat zoveel mogelijk te doen.

Vandaar dat we bij de diverse vogelsoorten niet alleen de best gecamoufleerde, maar ook de meest schitterende kostuums terugvinden.

Maar kostuums verslijten bij het dragen, zo ook het verenpak van onze vogels. Vandaar dat met een zekere regelmaat een verschijnsel optreedt, waarbij dat verenpak geheel of gedeeltelijk wordt vervangen. We spreken over de rui. De oude veren vallen uit en vanuit de papillen in de huid groeien er weer nieuwe. Deze rui kan geleidelijk gebeuren, zodat hij weinig opvalt, of vrij plots. Bij watervogels vallen alle slagpennen tegelijk uit, zodat de dieren tijdelijk hun vliegvermogen verliezen. Bij andere groepen, zoals de hoenderachtigen, blijven de dieren meestal in staat tot vliegen, omdat de pennen geleidelijk wisselen. De rui kan zowat overal tegelijk op het lichaam beginnen, zoals bij de Californische kuifkwartel, eerst bij de staart, zoals bij de kalkoen, of eerst aan de buikzijde, zoals bij kraaghoen, bobwhite of kwartel.

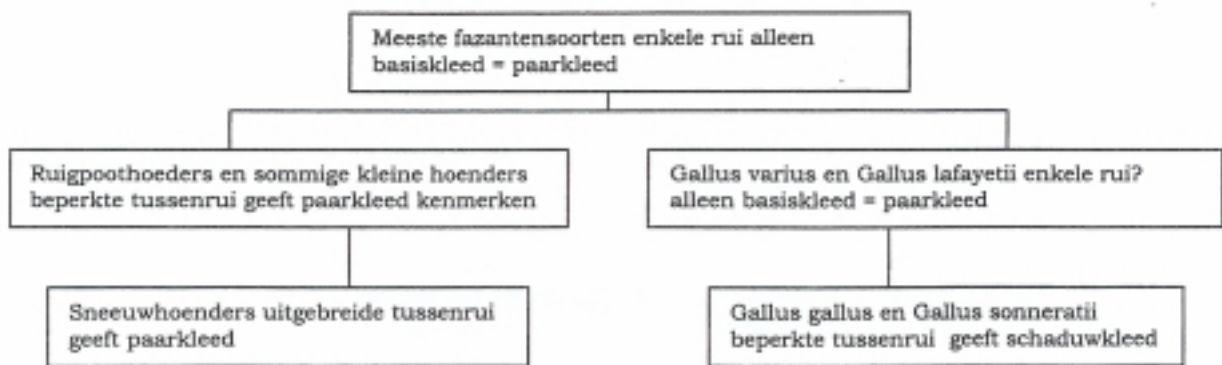
Wanneer nestvlieders uitkomen zijn ze reeds volledig overdekt met donsveertjes. Tijdens de eerste rui verwisselen de dieren hun donskleed, waarmee ze geboren worden, voor hun jeugdkleed. Deze rui is eigenlijk reeds bezig wanneer ze uit het ei komen, want na enkele dagen al verschijnen er vleugel- en staartpennen. De kopstreek is steeds laatst aan de beurt en kan nog donsveertjes vertonen, wanneer de tweede rui begint. Dit is meestal het geval wanneer de dieren 4 à 6 weken oud zijn. Ook nu weer begint de rui meestal met de slagpennen. Kalkoenen en kippen - zowel de gedomesticeerde als de wilde vormen - ruien echter eerst hun staartveren. Ook nu is de kopstreek de laatste om te ruien. In de literatuur vind je vaak zogenaamde uitzonderingen vermeld, zoals de edelfazanten en de Noord-Amerikaanse kwartels. Het gaat hier echter duidelijk om een verwarring: de tweede rui begint namelijk op het ogenblik dat de kopveren hun eerste rui doormaken.

Na 2 a 3 maanden heeft het derde kleed het jeugdkleed volledig vervangen, op de buitenste slagpennen na, die bij de meeste vogels bijna een jaar aanwezig zullen blijven. Ze worden dan pas vervangen bij de eerste volledige rui, onmiddellijk na het broedseizoen. Hokko's, grootpoothoenders en ook francolijnen, ruien hun slagpennen echter wel en dat kan ook het geval zijn bij edelfazanten, kippen en tamme kalkoenen. Die laatste ruien hun slagpennen volledig tijdens de eerste winter, terwijl Wild turkeys' hun buitenste slagpennen houden. Bij hoenderachtige vogels is het derde kleed meestal ineens het definitieve, dat dan zonder variatie herhaald wordt gedurende de volgende jaren. Sommige auteurs wijzen op verschillen tussen dit eerste volwassen kleed en de latere. Anderen zijn van mening dat bij vogelsoorten die slechts laat 'op kleur' komen, de rui gewoon langzamer verloopt, zoals ondermeer bij meeuwen en bij roofvogels is vastgesteld. De betrokken soorten ruien dan verder ook maar één keer per jaar in de herfst.

Bij watervogels en speciaal bij heel wat eenden, is het derde kleed een overgangskleed. De jonge mannetjes lijken dan erg op de wijfjes. Pas na een vierde rui krijgen ze het zogenaamde prachtkleed. Ze zullen verder ieder jaar twee keer volledig ruien: het overgangskleed dat ook wel eclipskleed genoemd wordt en het prachtkleed of bruidskleed wisselen elkaar hier af. Merkwaardig is dat ook bij watervogels zonder schaduwkleed zoals witte en zwarte zwanen, zulk een dubbele rui werd vastgesteld. Een andere groep waar we een opvallend verschil zien tussen opeenvolgende ruien, zijn de sneeuwhoenders. Daar heeft de rui een seizoendimorfisme tot gevolg, waarbij de dieren wit zijn in de winter en wildkleurig gedurende de zomer. Bij sommige sneeuwhoenders wordt trouwens een drievoudige rui per jaar vastgesteld.

Een maal, twee maal of zelfs drie maal ruien per jaar, en dat dan volledig of onvolledig: er is duidelijk heel wat variatie in de rui. Als we er dan rekening mee houden welke veren precies vervangen worden en in welke volgorde en wanneer precies, dan begrijpen we dat er hier voor de liefhebbers nog een boeiend studieterrain te ontginnen valt. Het zijn HUMPHREY & PARKS die in 1959 voor het eerst een indeling van de ruipatronen hebben voorgesteld en deze wordt nog steeds gevolgd. Het komt hierop neer dat er per jaar 1, 2 of 3 ruien zijn. Indien er meer dan één rui is kunnen de andere onvolledig of volledig zijn. Volgens die indeling vinden we de eenden terug in groep 2b: dwz. met twee volledige ruien; de kamhoenders vallen uiteen in twee groepen: varjus en Lafayetii belanden in groep 1 met slechts een rui per jaar en Gallus en Sonnerati horen in groep 2a: dwz. Een volledige en een gedeeltelijke rui. De meeste fazanten blijken in groep 1 thuis te horen. Een aantal andere hoenderachtigen echter, zoals de ruigpoothoenders, vinden we ook in groep 2a terug. Merkwaardig echter is dat hier de gedeeltelijke rui voor de paartijd plaatsvindt en dus eigenlijk het prachtkleed levert, dit in tegenstelling tot de kamhoenders, waar de gedeeltelijke rui een schaduwkleed (= rustkleed) geeft.

### Rui-schema's bij hoenders



*schematisch overzicht van de verschillende rui-mogelijkheden volgens de klassieke opvattingen :*

- *Gallus varius en lafayetei gedragen zich als 'gewone fazanten'*
- *Gallus gallus en sonneratii zijn 'buitenbeentjes'*

### 3. Meer over de eclipsrui

De term eclipsrui, in de betekenis van het verdwijnen van het opvallend gekleurde prachtkleed en het vervangen ervan door een onopvallend schaduwkleed, wordt reeds vrij lang gehanteerd voor de eenden.

Zoals reeds vermeld komt het verschijnsel echter bij heel wat vogelgroepen voor. Bij hoenderachtigen is het echter uitzonderlijk en het zijn onze kamhoenders die hier met de eer gaan lopen.

De eerste die melding maakt van deze eclipsrui is Stuart BAKER in 1920 en in 1928, ook BEEBE bespreekt de eclips in zijn magistraal werk. Een verkeerde interpretatie van de teksten (vnl. Die van BAKER, 1920) leidde ertoe dat we in de latere literatuur (om. DELACOUR, 1951) kunnen lezen dat drie Gallus -soorten de eclipsrui vertonen.

Enkel het groene kamhoen (*Gallus varius*) ontsnapt aan de eer. Nog merkwaardiger is dat de enige twee onderzoekers die de eclipsrui bij kamhoenders serieus bestudeerden (KIMBALL, 1958 en MOREJOHN, 1968) het lafayettehoen eveneens laten eclipseren. Zelfs in de cursus van de afdeling 'Poultry science' van Amerikaanse universiteiten (LUCAS & STETTENHEIM, 1972) vinden we deze onwaarheid nog terug.

Een dubbele rui kost heel wat extra bouwstoffen en energie en moet dus een evolutioneel voordeel opleveren. Eenden verliezen tijdens de zomerrui al hun slagpennen tegelijk. Het is duidelijk dat ze dan extra kwetsbaar zijn en door een camouflagepakje aan te trekken hun levenskansen aanzienlijk vermogen. Hetzelfde idee kan gelden voor een reeks andere vogelsoorten, zoals de weervogels. Nu kan je niet zeggen dat kamhoenders tijdens de eclipsfase echt gecamoufleerd zijn. Ze hebben wel hun opvallend gekleurde halsveren gelaten en trekken in de plaats een puriteins, zwart pakje aan. ook belangrijk is dat hun gedrag eveneens verandert. Met de kleuren is ook het hele hanige gedoe verdwenen en in plaats van een dominant dier, krijgen we een kruiperige bangerd. De havik is een duif geworden.

Wanneer eenden gecastreerd worden, verliezen ze het vermogen om in eclipsrui te gaan. Het schaduwkleed komt dan niet meer voor. Daaruit leidden de onderzoekers af dat het prachtkleed van de mannetjes hun basiskleed is. Bij fazanten, die geen eclipsrui vertonen is er maar één kleed en dat is ook daar het prachtkleed. Het is logisch dat de wetenschappers ook bij de wilde kamhoenders het prachtkleed als basiskleed beschouwen. Dat mannelijk prachtkleed is vanuit evolutionaire overwegingen noodzakelijk voor de mannetjes, willen ze hun genen in de volgende generatie laten verder leven. Uit alle onderzoek is namelijk gebleken dat

in de natuur de wijfjes beslissen welk mannetje de vader van hun jongen zal zijn. Daarom zijn alle selectiekrachten erop gericht de mannetjes aantrekkelijker te maken.

Reeds DELACOUR heeft erop gewezen hoe opvallend het is dat wijfjes van verwante fazantensoorten erg moeilijk uit elkaar te houden zijn, terwijl mannetjes vaak grote verschillen vertonen. Dit wijst erop dat de seksuele selectie voornamelijk de mannetjes heeft getroffen. Ik zeg getroffen, omdat de mannetjes, door uit noodzaak erg opvallend te worden, niet alleen enorm moeten investeren in hun uiterlijk, maar hierdoor ook uiterst kwetsbaar worden t.o.v. predatoren. De zogenaamde handicap-hypothese' gaat ervan uit dat juist daardoor alleen supermannetjes de 'struggle for life' volhouden en dus goede partners zijn voor de kieskeurige wijfjes. De arme mannetjes moeten dus tot in het absurde wedijveren om tegemoet te komen aan de grillen van de wijfjes, willen ze hun genen in een nageslacht vereeuwigd zien.

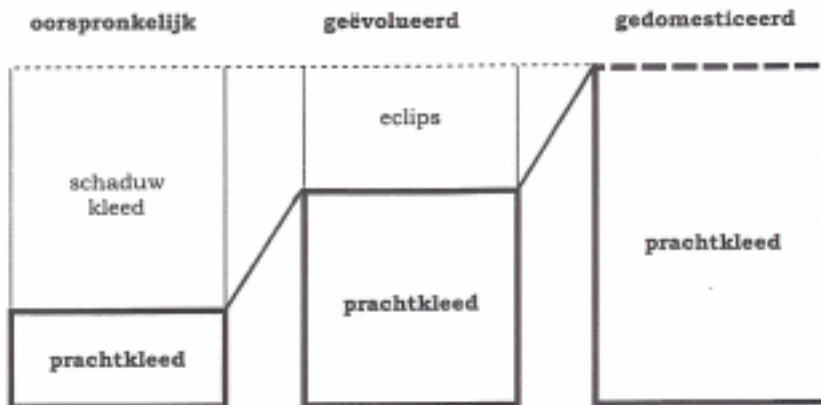
Waar halen de twee soorten kamhoenders de eer om als enige te eclipseren? De wetenschappelijke bronnen stellen vast, onderzoeken en beschrijven, maar verklaren niet. KIMBALL (1958) en vooral MOREJOHN (1968) brengen heel wat onderzoeksresultaten aan, maar komen evenmin tot besluiten. Enkele interessante feiten op een rijtje gezet:

- enkel en alleen zuivere wilde kamhoenders vertonen een eclipsrui (KIMBALL); grappig is dat de rode kamhoenders van MOREJOHN er geen vertoonden; ook de kamhoenders waarop KRUIJT (1964) werkte eclipseerden niet...
- castratie doet de eclipsrui bij kamhoenders niet verdwijnen, dit in tegenstelling met wat voor eenden het geval is;
- vrouwelijke Sonnerathoenders vertonen eveneens een dubbele rui, die echter niet opvalt, daar de halsveren door gelukaardige veren vervangen worden;
- toedienen van vrouwelijke geslachtshormonen kan eclipsrui veroorzaken;
- toedienen van mannelijke geslachtshormonen kan de eclipsrui uitstellen of zelfs verhinderen naargelang het moment van toedienen en de dosering;
- introductie van vruchtbare hennen bij een haan, kan de eclipsrui tot een maand lang uitstellen;
- rode kamhoenders vertonen in het wild zogenaamde, 'seriële monogamie', wat wil zeggen dat ze tijdens de broedtijd en het grootbrengen der jongen in pa ren leven waarbij allebei de partners gedurende een zekere tijd in hun jongen investeren.

Wat kunnen we nu met deze legpuzzel beginnen? We veronderstellen:

- 'normale' fazanten vertonen een enkele rui en hun basiskleed is meestal door seksuele selectie naar een echt prachtkleed geëvolueerd; daardoor zijn de mannetjes wel erg kwetsbaar (argusfazant!) maar aangezien er polygamie heerst zijn ze niet erg kostbaar;
- bij fazanten die eerder monogaam leven, zoals de oorfazanten, hebben de wijfjes secundair een gelijkend prachtkleed aangenomen - mannetjes zijn hier bijna zo kostbaar als wijfjes; vergelijk met de toestand bij vb. ganzen, duiven en papegaaien waar ook de beide geslachten een prachtkleed vertonen;
- de oervorm van de kamhoenders vertoonde enkel het basiskleed met korte, afgeronde veren, dat we nog terugvinden bij eilandvorm Gallus varjus, waar het tot een klassiek prachtkleed evolueerde; volgens deze redenering zou het groene kamhoen tot voor kort polygaam moeten geleefd hebben;
- bij de drie andere soorten die van de continentale vorm (superspecies gallus) afstammen zou dan onder druk van seksuele selectie door de wijfjes een beperkte tussenrui ontstaan zijn, die voor paarkleedkenmerken zorgde wat te vergelijken is met wat we nu nog bij ruigpoothoenders en sommige kleine hoenderachtigen terugvinden;

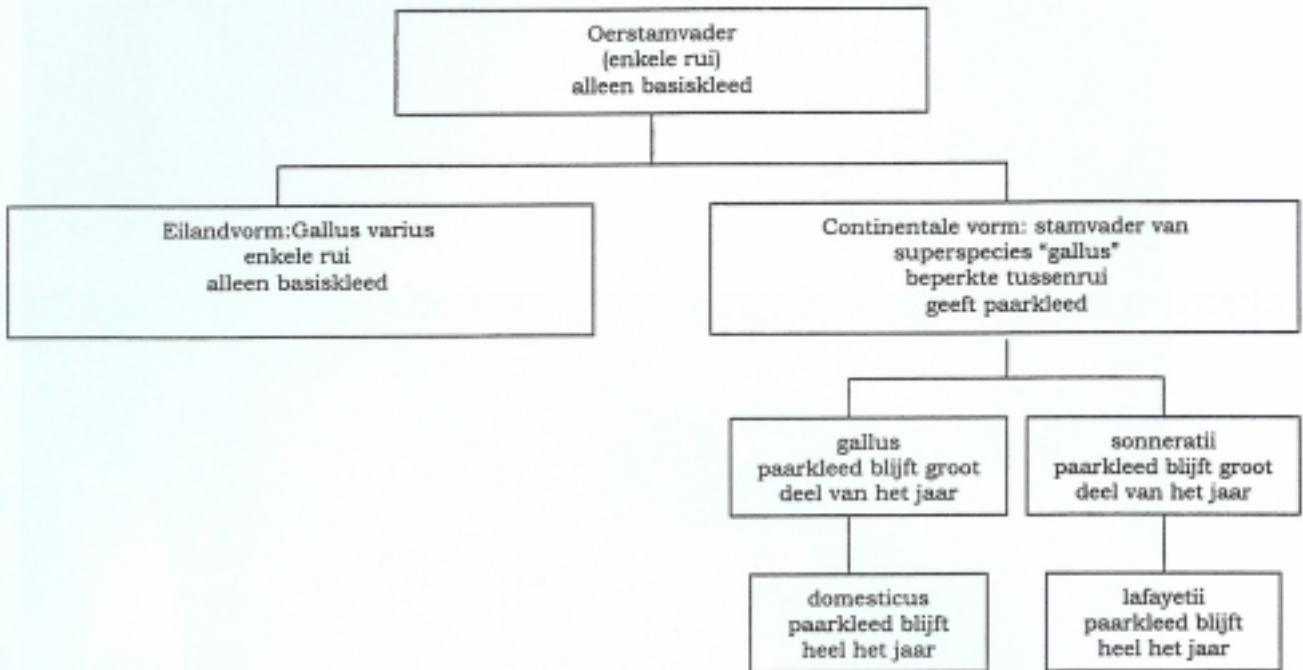
## Alternatieve hypothese



*Zo zou het rode kamhoen geëvolueerd kunnen zijn*

- het ruien van de schitterend gekleurde veren van kop en halsstreek werd steeds verder uitgesteld, zodat het uiteindelijk in de zomer gebeurde, wat het eclipskleed tot gevolg had; de seksuele activiteit van het mannetje speelde hierin een belangrijke rol; een dergelijke desynchronisatie tussen de rui van kop- en halsveren en die van de rest van het lichaam is vaker vastgesteld, zij het niet met dergelijke opvallende gevolgen;
- bij de continentale vorm van het kamhoen was er een evolutie van een kort wisselkleed, om ten gepasten tijde de hennen te verleiden, naar een echt prachtkleed dat een steeds langere periode ging innemen, terwijl het basiskleed uiteindelijk tot een tweetal maanden werd beperkt;
- onze manier van kippen houden: in tomen met een beperkt aantal hanen en een heleboel hennen van verschillende leeftijden, heeft de hanen tot een nieuw afwijkend gedrag (vulgaire polygamie) gedwongen, waarbij bij de dominante, seksueel het jaar rond actieve haan de eclipsrui helemaal uitbleef; een eclipsrui die hij zich trouwens niet meer kon permitteren;
- deze ver doorgedreven masculinisatie van onze huiskippen uit zich zelfs in de kenmerken van de hennen: grote kam en kinlellen en de ontwikkeling van sporen;
- blijft het ontbreken van de eclipsrui bij het Lafayettehoen; dit dier is inmiddels eveneens een eilandvorm geworden en we zouden daar een evolutie kunnen veronderstellen, die vergelijkbaar is met wat met onze huiskippen gebeurd is; wie weet immers hoe weinig hanen er op een bepaald moment in die geïsoleerde populatie aanwezig waren... feit is dat de haan van deze soort zeker de meest agressieve is, wat bewijst dat het hem niet ontbreekt aan mannelijke hormonen;
- over deze soort schrijft DELACOUR in 1977, dat er geen echte eclips optreedt, maar dat de rui van het halsbehang langzaam verloopt, terwijl er wel een verschrompeling van de kam optreedt (een ander eclipskenmerk); het is duidelijk dat er hier nog heel wat onderzoek kan en moet gebeuren!

## Evolutie van genus *Gallus*



*dit is een alternatieve hypothese die uiteraard om verdere bevestiging vraagt*