



GyO Bulldogs
DESDE 1985

El Bulldog

Genética del Color del Pelo

IRAM GARCÍA
gyobulldogs.com

Derechos Reservados © GyO Bulldogs 2005
ESTE ARTÍCULO ESTÁ PROTEGIDO POR LA LEY FEDERAL DEL DERECHO DE AUTOR
GyO Bulldogs AUTORIZA ÚNICAMENTE EL USO PERSONAL DE ESTE ARTÍCULO CON FINES DIDÁCTICOS.
PARA PUBLICACIÓN PARCIAL O TOTAL DE SU CONTENIDO ASÍ COMO PARA SU COMERCIALIZACIÓN
SE REQUIERE LA AUTORIZACIÓN ESCRITA DEL AUTOR

RESUMEN

El descubrimiento del genoma canino permitió conocer una gran cantidad de factores hereditarios del mejor amigo del hombre, estudios realizados recientemente en base a estos descubrimientos han arrojado mucha luz sobre el funcionamiento e impacto que tienen tales factores en el proceso hereditario. No obstante a los avances alcanzados hasta ahora, quedan algunos aspectos oscuros. Nuevos factores hereditarios se encuentran actualmente en estudio y seguramente en breve tiempo conoceremos sus resultados. Este artículo es la segunda parte de una serie que describe, en términos generales, desde las leyes de Mendel hasta nuestros días, los avances que se han tenido en genética y que inciden en la determinación de la herencia en el color del pelo del perro.

PALABRAS CLAVE: bulldog, genética, raza, color, pelo

INTRODUCCIÓN

Los colores de pelo que debe tener un perro Bulldog son definidos por el documento conocido como “estándar racial”, norma que describe las características morfológicas ideales de la raza. La versión emitida por la Organización Mundial Canina (Federation Cynologique Internationale) enuncia que el color de pelo puede cubrir todo el manto en atigrado, tiznado, rojo en sus distintos tonos o blanco; también se permite el manto pío que presenta manchas blancas combinadas con cualquiera de los tonos rojos o atigrados; el color carne (Dudley), el negro y el negro con fuego (Black and tan) son altamente indeseables. De esta definición del estándar se deduce que los colores de pelo válidos para el Bulldog son: el manto completo en colores blanco sólido, rojo sólido en cualquiera de sus tonos (almendra, crema, gamuza, trigo, dorado, leonado, canela, caoba, etc.), sable (tiznado/smut) o atigrado (manchas lineares oscuras sobre pelo amarillo/rojo de cualquier tono), así como los mantos combinados en color blanco con manchas de cualquier color

permitido (sable, atigrado o rojo en cualquiera de sus tonos).

Para conocer la genética de los colores de pelo del Bulldog es necesario recurrir a la genética de los colores de pelo de la especie canina. Los patrones que presentan sus mantos se han venido estudiando desde mediados del siglo pasado. Clarence Cook Little fue uno de los pioneros en esta materia, su libro “The Inheritance of Coat Color in Dogs” marcó la pauta en los estudios relativos. Durante casi medio siglo los avances que se obtuvieron sobre los trabajos de Little fueron prácticamente pocos, hasta la aparición reciente del mapa completo del genoma canino que motivó y sustentó nuevos estudios. Éstos han contribuido al esclarecimiento y modificación de conceptos sobre el complejo mecanismo genético que desarrolla el color de pelo en los perros. No obstante a los avances obtenidos hasta ahora, siguen existiendo controversias respecto al loci involucrado en la expresión de patrones del color de pelo del perro, aunque a medida que avanzan las investigaciones

tales controversias son acalladas con nuevos resultados contundentes que hacen pensar positivamente respecto a llegar pronto a conocer en su totalidad la biología molecular de la pigmentación del perro.

Nota: Este artículo asume que el lector conoce los conceptos y términos de la teoría mendeliana. Y, únicamente para los efectos de este artículo, la raza Bulldog Inglés se referirá como Bulldog.

La Melanina es el pigmento responsable de la coloración del pelo del perro. Existen dos tipos de melanina: la Eumelanina o pigmento oscuro y la Feomelanina o pigmento claro

LOS PROTAGONISTAS DE LA PIGMENTACIÓN

La presencia de coloración en los perros, así como en muchos mamíferos, se debe a la acción del pigmento llamado melanina que está presente en forma de gránulos en células especializadas llamadas melanocitos. Estas células se derivan de la misma estructura embrionaria de la espina dorsal y del sistema nervioso. Durante la gestación, en las etapas tempranas del desarrollo, estas células migran a la piel y posteriormente algunas de éstas se integran al desarrollo del bulbo capilar para dar lugar a la producción del pelo. Los melanocitos que promueven la pigmentación de la piel, normalmente lo hacen en zonas donde no crece el pelo como la nariz, comisuras de los ojos, labios, etc. La presencia de melanocitos en el cuerpo se debe a la influencia de un grupo de genes que ordenan su distribución. Las zonas del cuerpo ausentes de este tipo de células no presentan pigmento y, en los perros, se expresan mediante zonas de coloración blanca. Después del nacimiento, los melanocitos también tienen la función de proteger contra los rayos ultravioleta.

Existen dos tipos de melanina que producen todos los colores de pelo existentes en los cánidos, con excepción del blanco, son: la feomelanina, que también se conoce como “pigmento claro”, y la eumelanina, conocida también como pigmento oscuro. La diferencia entre la feomelanina y la eumelanina radica en las proporciones y tipos de enlaces entre las moléculas que las componen. Los matices amarillos (dorados en la jerga canina) y todos los tonos de rojo son producidos por la feomelanina. Los colores negro y café son producidos por la eumelanina. El color blanco representa la ausencia de pigmento.

La naturaleza sólo emplea estos dos pigmentos que, ante la presencia de diferentes alelos en el loci para definir el color de pelo, expresan el fenotipo de patrones existentes en el manto de los perros. Algunos alelos relativos al color de pelo influyen en la expresión de la feomelanina, otros en la expresión de la eumelanina y otros más modifican la expresión de ambos pigmentos, definiendo su densidad y disolución. Existen a su vez modificadores genéticos (poligenes) que afectan la expresión de alelos en locus específicos.

Los trabajos recientes de Kerns, Oliver, Lust y Barsh han propuesto la forma en que melanocitos individuales, en respuesta a las proteínas *Mc1r* y *Agouti*, pueden intercambiar entre la síntesis de feomelanina o eumelanina. De esta forma, una variedad de patrones son creados por producción diferencial de los dos tipos de pigmento: feomelanina (amarillo o rojo) y eumelanina (negro o café).

La Melanina está presente en forma de gránulos en células especializadas llamadas “melanocitos”

LOCI RESPONSABLE DE LA EXPRESIÓN DEL COLOR DE PELO

Antes de describir el loci que interviene en la coloración del pelo del Bulldog, es necesario aclarar que las letras del alfabeto con que se identifica cada locus no corresponden a las actuales posiciones que ocupan dentro de los cromosomas ni a los nombres que reciben los genes específicos, tales letras se emplean convencionalmente en los estudios de mamíferos debido a que cada especie tiene alelos que producen efectos similares aunque sus posiciones, por diferir cada especie en el número y tamaño de cromosomas, no sean correspondientes. De igual forma, se aclara que investigaciones recientes están encontrando nuevas evidencias del funcionamiento e interacción del loci que promueve la coloración del pelo, por lo que es probable que en un futuro cercano se modifique el número de alelos en cada serie, así como su capacidad epistática o hipostática.

El loci generalmente reconocido como el responsable de expresar el color de pelo está compuesto de los locus siguientes:

- Locus A (Agouti) – Patrón de pigmento oscuro
- Locus B (Black-Brown) – Pigmento Negro-Café
- Locus C (Albino) – Intensidad de Pigmento
- Locus D (Disolución/Dilution) – Disolución de Pigmento
- Locus E (Extensión/Extension) – Extensión
- Locus G (Gris/Graying) – Gris progresivo
- Locus H (Arlequín)
- Locus K (Negro Dominate) – Negro Dominante
- Locus M (Mirlo/Merle) – Patrón Mirlo
- Locus S (Blanco/White) – Patrón Manchas Blancas
- Locus Se (Super Extensión)
- Locus T (Salpicado/Ticking) – Patrón de Motas Diminutas

Del loci citado sólo se explicará lo que tenga influencia en la expresión del color de pelo en el Bulldog. Se omite el locus G (Graying), el locus H (Arlequín), el locus M (Merle) y el locus T (Ticking) en virtud de que el Bulldog no presenta variación en la expresión de éstos, es decir, su genotipo para estos genes será siempre: gg,hh,mm,tt.

La explicación de los genes del color de pelo se hará en forma didáctica y no secuencial, describiendo primero aquellos que presenten mayor sencillez y que su comprensión ayude a la de los subsiguientes.

LOCI QUE INCIDE EN LA PRODUCCIÓN O MODIFICACIÓN DE PIGMENTO

El pigmento oscuro como el claro se ven afectados en su expresión por la acción aditiva de distintos alelos. La interacción de estos alelos es lo que produce toda la gama de tonos que se expresan en el pelo de los perros.

Locus B – Pigmento Negro o Café

Este locus presenta par de alelos (B,b) con dominancia-recesividad simple. Ambos alelos modifican la forma en que se presentan los gránulos de eumelanina (pigmento oscuro) y no tiene efecto alguno sobre la feomelanina. La forma dominante (B), en cualquiera de sus genotipos (BB o Bb), presenta gránulos alargados que se expresan fenotípicamente con el color negro, tanto en el pelo como en nariz, labios y comisuras de los ojos. Actualmente se cree que el alelo dominante “B” es codificado por la enzima TYRP1 que cataliza la producción de eumelanina; capaz de cambiar el pigmento café (dihidroxyindole) a negro. Los alelos apareados bb producen gránulos ovoidales o esféricos de eumelanina, expresándose fenotípicamente con el color café (chocolate). En este último caso, la pigmentación de la nariz, comisuras de labios y ojos será color café (hígado).

Este locus es hipostático a otros que veremos más adelante y que, en algunos casos, promueven la coloración amarilla/roja en el pelo.

En perros de color rojo o amarillo los alelos de este locus se expresan en el color de la piel de nariz y comisuras de labios y ojos. Y, debido a que el estándar racial del Bulldog especifica que la nariz debe ser negra, bajo ninguna circunstancia de color hígado, roja (color carne) o marrón, el genotipo de este locus en el Bulldog deberá ser “B-“.

Cuando un Bulldog presenta despigmentación parcial en las comisuras de los ojos, labios o en nariz, la razón más probable es que el efecto de la epistasis con otros genes (“dd” que veremos más adelante) sobre el locus B esté afectando la expresión de pigmentación completa.

Locus A - Agouti

Este locus recibe el nombre de Agouti por el color de pelo que presenta el roedor sudamericano que lleva ese nombre. La proteína que produce este gen también se conoce con el nombre de Agouti o como ASIP por las siglas en inglés de “Agouti Signal Peptide”. El locus A es un locus poligénico con dominancia incompleta.

La función de este locus es muy importante debido a que determina la distribución de pigmento en el pelo del perro y controla la producción de proteína Agouti responsable del intercambio de eumelanina por feomelanina. Sin la función de este locus no existirían perros de color amarillo/rojo.

Este locus está considerado como el más complejo de todo el loci del color de pelo ya que, en unos casos, es hipostático a alelos dominantes de otros locus y, en otros casos, su expresión la realiza en combinación con alelos recesivos de otros locus. Por tal motivo, es el locus que más controversia ha

causado en cuanto a los alelos que lo integran y la dominancia entre éstos. Actualmente se encuentran en curso estudios para determinar los distintos alelos de este locus y los patrones que están bajo control de este gen.

Los alelos conocidos de esta serie, en orden de dominancia, son:

α^w – Este alelo recibe el nombre de “wolf” (lobo) y se considera como el alelo salvaje original, típico de los lobos. Presenta un pelo que en forma individual tiene varias bandas de gris claro intercaladas con bandas de gris oscuro. Razas representativas de este alelo son el Keshshound y el Husky siberiano.

Hasta ahora no existen estudios que comprueben o descarten la existencia de este alelo en la raza Bulldog.

α^y – Amarillo dominante (la “y” es por la palabra yellow), recibe también el nombre de “sable dorado” o “sable”. Este alelo restringe la expresión de eumelanina produciendo colores en distintos tonos de amarillo/rojo. El pelo presenta puntas oscuras, especialmente en el “topline”. La extensión e intensidad de la eumelanina en las puntas es variable, resultando en sable claro (muchas veces imperceptible) o sables muy sombreados.

α^s – Este alelo recibe el nombre de “saddle” porque la expresión que produce es muy similar a una silla de montar, debido a que la eumelanina se restringe a las regiones superior y laterales del cuerpo. La expresión que produce se manifiesta en las razas Pastor Alemán y Airedale Terrier. Aún no se ha comprobado si este patrón es producido por la interacción del alelo α^s con otros genes. Hasta la fecha no existen estudios que comprueben o descarten la existencia de este alelo en la raza Bulldog.

α^t – Black and Tan es el nombre de este alelo que también se conoce como “bicolor” e incluso “tricolor”. Este patrón

es típico de las razas Rottweiler, Doberman y Gordon Setter. Los partidarios de llamar “bicolor” a este alelo lo fundamentan en que no necesariamente produce perros color negro con fuego, sino que, por la acción de otros locus, pueden ser sepia con amarillo e Isabela con gris claro. En combinación con el gen “irish spotting” (lo veremos más adelante) produce el patrón tricolor típico del Beagle, presente también en algunos perros de raza Border Collie y algunos sabuesos.

La raza Bulldog llega a presentar eventualmente el patrón negro con fuego, el estándar racial lo califica como “altamente indeseable”, por lo que cualquier ejemplar Bulldog que presente esta característica no debe ser empleado en la reproducción, a fin de eliminar este gen en la raza.

a – Este alelo, último en la serie Agouti, se conoce como “Negro Recessivo”. Cuando se presenta el par recesivo “aa” el color del perro será negro, a menos que se presente también el par recesivo “ee” (que veremos más adelante), entonces tendrá uno de los tonos amarillo/rojo. Las razas que presentan este gen son el Pastor Alemán y el Pastor Belga Tervurens.

El color negro, cuando se presenta en un ejemplar de raza Bulldog, puede tener su origen en este gen recesivo, sin embargo, no se puede asegurar debido a la carencia de estudios al respecto.

Locus C – Intensidad de Pigmento

La serie del locus C controla la intensidad de producción de pigmento en todo el manto. Los alelos de esta serie, en orden de dominancia, son:

- C – Máxima intensidad de pigmento
- c^{ch} – Disolución chinchilla
- c^e – Disolución extrema
- c^b – Albino Ojo Azul
- c – Albino

Las propuestas que existen respecto a esta serie no son del todo convincentes

debido a que sus expresiones se basan en observaciones fenotípicas más que en estudios experimentales, sobre todo en su interacción con el alelo de disolución “dd”.

La forma dominante “C” expresa la intensidad completa del pigmento, actúa tanto en la eumelanina como en la feomelanina.

La chinchilla o alelo “ c^{ch} ” es un gen con dominancia incompleta que tiene poco efecto sobre el pigmento oscuro (eumelanina), en las expresiones diluidas de eumelanina (B-dd y bbdd) aclara el azul convirtiéndolo en gris platinado y el café en chocolate claro. La acción principal de este gen la realiza sobre el pigmento claro (feomelanina), reduce su expresión de amarillo/rojo a crema pálido.

La disolución extrema o alelo c^e causa que el color amarillo/rojo se convierta casi en blanco y aún, se piensa, puede ser el responsable de producir el pelo blanco permitiendo coloración oscura en nariz y ojos. Igual que el West Highland White Terrier, es muy probable que el Bulldog con pelo blanco con nariz y ojos pigmentados en negro sea producto de la interacción de este alelo.

El alelo c^b recibe el nombre de “albino ojo azul” y se refiere al color de pelo gris pálido platinado con ojos azul pálido y pupilas rojizas. Este fenotipo denota albinismo con un pequeño componente residual de pigmento que se manifiesta principalmente en los ojos. Se ha encontrado en varias razas entre las que destacan el boxer, Dogo Argentino, Dálmata y Dóberman. En esta última ha crecido tanto que el AKC ha tomado medidas para eliminarlo.

Este alelo c^b puede estar presente en los ejemplares de raza Bulldog que manifiestan mantos claros con ojos azules, incluyendo los que presentan anisocromia ocular. Obviamente estos ejemplares están fuera del estándar racial y no deberán emplearse en la reproducción.

El alelo “c” de esta serie es el “albinio ojo rosado”, que provoca incapacidad de síntesis de melanina, se expresa en mantos blancos con ojos, nariz y labios rosados y pupilas sin pigmento y enrojecidas. Este gen es raro encontrarlo en perros, sin embargo, se han encontrado casos en la raza Pekinés.

Locus D – Disolución de Pigmento

Este gen tiene efecto tanto en la expresión de la eumelanina como en la feomelanina, es decir, es epistático a genes que las producen.

El par de alelos (D,d) que presenta este locus mantienen dominancia-recesividad simple, cambia la distribución de los gránulos de pigmento dentro del folículo capilar o células de la piel. El alelo dominante “D” distribuye de forma uniforme el pigmento proporcionando densidad completa, excepto en la base del pelo donde será menos intensa. En la forma recesiva con par de alelos homocigotos “dd”, diluye el color del pelo o piel agrupando los gránulos de pigmento y distribuyéndolos de forma irregular. En sus formas dominantes “DD” o “Dd” se expresa en color sólido negro o rojo, dependiendo de la acción de otros alelos en diferente loci. En su forma recesiva de alelos homocigotos “dd” diluye el negro a azul o el rojo a crema.

Locus E – Extensión

La extensión de eumelanina en el manto del perro está controlada por este locus poligénico que interactúa principalmente con alelos de la serie del locus A y del locus K afectando la extensión de eumelanina en el pelo del perro.

La forma dominante “E”, cuando interactúa con alelos dominantes de la serie del locus K expresa el color negro y será epistático a la serie del locus A. Estos son los genotipos que en la raza Bulldog deberán de evitarse.

Cuando la forma dominante “E” interactúa con alelos de la serie del locus A sólo expresa el color negro con el alelo a^t . Genotipo que también deberá ser evitado en la raza Bulldog.

La forma recesiva de alelos homocigotos “ee” se expresa fenotípicamente en una capa completa de color amarillo o rojo. Los perros con este par homocigoto “ee” presentan una mutación y producen feomelanina. En estos perros el genotipo Agouti no se expresa en su color de pelo, por lo que su manto será de color almendra, amarillo o rojo, incluso blanco, dependiendo de lo que expresen los alelos del loci C y D. Por esta causa el par “ee” recibe también el nombre de “amarillo recesivo” o “rojo recesivo” y su expresión es diferente a la que produce el alelo a^y .

En general, este locus E, en su forma dominante y recesiva, es epistático al locus A y al locus K que veremos a continuación.

Locus K – Negro Dominante

La letra con que se identifica este locus se tomó de la última que integra la palabra Black (negro). En el pasado el negro dominante estaba considerado como alelo de la serie del locus A y se identificaba el alelo como “ a^s ”. Estudios recientes han comprobado que es parte de una serie que actúa por separado.

En su forma dominante “KK” o “Kk” es epistático a la serie A, es decir, no permite la expresión normal de los alelos de esa serie inhibiendo la formación de feomelanina.

Presenta dos formas recesivas: “ k^{br} ” y “k”, en ambos casos permite la formación de feomelanina.

La forma “ $k^{br} k^{br}$ ” o “ $k^{br} k$ ” producen un patrón atigrado cuya intensidad será determinada por alelos de los locus B y D. El fondo del patrón atigrado se expresa en combinación con alelos de la serie A y E.

En su forma recesiva con alelos homocigotos “kk” el color del pelo del perro dependerá de la expresión de alelos de la serie A y de la serie E.

Debido a que el estándar racial del Bulldog califica como “altamente indeseables” al color negro y al negro con fuego (black and tan), los genotipos “KK” o “Kk” deberán evitarse en la raza Bulldog, promoviendo en esta raza la fijación de los genotipos “k^{br} k^{br}”, “k^{br} k” y “kk”.

Locí que expresa los patrones de color de pelo

Una vez que se ha descrito la forma en que se obtienen los distintos tonos de color de pelo, el siguiente paso es conocer los modelos o patrones en que se expresan esos tonos. En el Bulldog se tienen dos patrones permitidos: el unicolor con o sin máscara negra y el combinado (blanco con otro color). Veamos como se obtienen estos patrones.

Locus Se – Super Extensión

La presencia de su forma dominante expresa máscara negra. El Bulldog puede tener o no máscara negra, por lo que su genotipo en este locus puede ser “SeSe”, “Sese” o “sese”.

Con base en observación fenotípica del Bulldog, este locus tiene dominancia incompleta en virtud de que algunos ejemplares de esta raza presentan sólo la mitad de la máscara negra.

Locus S – Patrón Manchas Blancas

El patrón de manchas blancas es otro de los locus complejos del loci de color de pelo debido a que, además de presentar dominancia incompleta, es poligénico y en su comportamiento existe varianza genética aditiva. Controla la distribución y patrón de pigmento produciendo, principalmente en sus alelos hipostáticos, manchas de color blanco.

Los alelos de este locus, en orden de dominancia son:

S – Color sólido. Los perros con par homocigoto “SS” no presentan manchas blancas en su pelo, sin embargo, en algunos casos, por la acción de modificadores genéticos pueden presentar pequeñas manchas blancas en cola, pecho o pies.

sⁱ – Moteado Irlandés. Cuando un perro presenta el par homocigoto “sⁱ sⁱ” su fenotipo presenta manchas blancas en patas, pecho, cuello y morro. El tamaño de las manchas blancas estará determinado por la acción aditiva de los modificadores genéticos.

s^p – Pío. El par homocigoto de este alelo produce perros de pelo blanco con manchas de color de tamaño regular. Una vez más, los modificadores genéticos determinan la cantidad de pelo blanco en el fondo.

s^w – Pío Extremo. La característica que expresa el par homocigoto de este alelo presenta un manto blanco que, debido a la acción aditiva de los modificadores genéticos, a veces llega a tener una que otra pequeña manchas de color en orejas, ojos, cola u otra parte del cuerpo.

En la raza Bulldog están muy arraigados los alelos de este locus, un gran porcentaje de ejemplares los presentan en forma homocigota o heterocigota.

Los genotipos ideales en el Bulldog Inglés

Tomando como base el estándar racial, los genotipos que corresponden idealmente al Bulldog son:

BB, a^ya^y, CC/Cc^{ch}/c^{ch}c^{ch}/C c^e/c^{ec}e, DD/Dd/dd, ee, k^{br} k^{br}/k^{br} k/kk, SeSe/Sese/sese, SS/Ssⁱ/Ss^p/Ss^w/sⁱsⁱ/s^ps^p/s^ws^w.

Bibliografía

Isabell J. *Genetics- An Introduction for Dog Breeders*. 2002

McGregor H.C. *An Introduction to Animal Cytogenetics*. 1993

Willis M.B. *Genetics of the Dog*. 1989

Nicholas F.W. *Veterinary Genetics*. 1987

Little C. *The Inheritance of Coat Color in Dogs*. 1957

Coppinger R. and Coppinger L.. *Dogs – A Startling New Understanding of Canin Origin, Behavior & Evolution*. 2001

Serpell J.. *The Domestic Dog – Its Evolution, Behavior and Interactions with People*. 1995

American Kennel Club. *The Complete Dog Book*. 1992