

La determinación genética del color de la capa en el caballo: Bases y aplicación al caballo de la raza Pottoka.

Bartolomé E.¹, Azor P.¹, Gómez M.D.¹, Peña F.²

¹ Grupo de Investigación *MERAGEM*. Departamento de Genética. Universidad de Córdoba. C.U. Rabanales. Ed. Gregor Mendel Pl. Baja. 14071. Córdoba. E-mail: agr158equinos@gmail.com; ² Grupo de Investigación *MERAGEM*. Departamento de Producción Animal. Universidad de Córdoba. C.U.

Rabanales. 14071. Córdoba

1.- INTRODUCCIÓN

La coloración de los faneros en los mamíferos, y más concretamente en los équidos, depende básicamente de la producción del pigmento MELANINA que incluida en melanosomas, gránulos intracelulares, se encuentra en el pelo, piel, iris y algunos órganos internos, determinando su coloración. Existen dos tipos de melanina:

La EUMELANINA: Responsable de las coloraciones oscuras, entre negro y marrón.

La PHAEOMELANINA o FEOMELANINA: Responsable de las coloraciones claras, entre rojo y amarillo.

Los melanosomas contienen melanina (bien en forma de eumelanina o feomelanina) unida a un entramado proteico; denominándose eumelanosomas los gránulos que contienen eumelanina y feomelanosomas los que contienen feomelanina (Wagoner, 1978).

Estos gránulos se originan en unas células denominadas melanocitos. Su estructura es similar a la de las células dendríticas, con prolongaciones hacia cuyo extremo se desplazan los melanosomas que han sido previamente sintetizados en el centro de la célula. Finalmente, estos pigmentos son cedidos a las células de la epidermis o a las de la matriz germinativa del pelo, produciéndose la coloración (Alía, 1996).

Los melanoblastos, células precursoras de los melanocitos, emigran desde la región dorsal del tubo neural del embrión al resto del cuerpo y se asientan en la base de los folículos pilosos y en determinadas áreas de la dermis, desde las que se multiplican para ocupar toda la superficie corporal. En ocasiones, y por razones diversas, la emigración no se completa y quedan zonas sin melanocitos.

Debido a factores genéticos y ambientales, los melanocitos pueden ocupar o no toda la superficie corporal; pueden sintetizar melanina de manera continua, intermitente o dejar de producir pigmento; pueden sintetizar un solo tipo de melanina, los dos a la vez o de forma alternada. Así mismo, los melanocitos pueden sintetizar una cantidad normal o reducida de melanina, los gránulos o melanosomas pueden ser pequeños o grandes y pueden o no ser transportados al borde de las células para ser transferidos a la piel y al pelo. Todas estas circunstancias influyen en el tipo, la cantidad y la distribución de la melanina, y por consiguiente en la coloración del animal o capa.



2.- TIPOS DE CAPAS

Se denomina “capa” al conjunto de la coloración de los pelos, principalmente, piel y ojos de los mamíferos. Se refiere, por tanto, al color que recubre uniformemente el cuerpo, los cabos (crines de la región del cuello y de la cola), los extremos (porción distal de las extremidades, orejas, región naso-labial, etc.) y el iris del animal (García-Martínez, 1998).

Las capas se pueden agrupar según diversos criterios; de ahí que haya diferencias notables entre autores a la hora de clasificarlas. En este caso, hemos empleado la clasificación de Sponenberg (1996), que agrupa las capas según sus características genéticas. Esta clasificación establece tres tipos de capas:

Capas Básicas

Alazana

Castaña

Negra

Capas Diluídas

Baya

Isabela ó Palomino

Perla ó Perlino

Cremella

Ratonera

Cervuna

Lobera

Capas del Patrón Blanco

Blanca

Torda

Ruana

Overa

Sabina

Pía

Otras capas pías: Overa / Tobiano / Apaloosa

Se denominan así porque de éstas derivan todas las demás capas, ya sea mediante diluciones o mezclas con pelos blancos.

Alazana

Pelos del cuerpo, cabos y extremos de color rojo-marrón (feomelánicos). Se restringe la distribución del pigmento negro (eumelanina) a piel y ojos.



Alazana



Alazana oscura



Alazana dorada

Castaña

Pelos del cuerpo de color rojo/marrón, en distintas tonalidades y proporciones. Cabos y extremos de color negro. Piel negra u oscura



Castaña



Castaña oscura



Castaña encendida

Curiosidad: La capa castaña recibe este nombre por la similitud del color que representa con la cáscara de la castaña (negro en la zona inferior y marrón en el centro).

Negra

Todos los pelos son negros (eumelánicos), incluidos cabos y extremos, así como la piel.



Negra mate o morcillo



*Negra azabache o
brillante*

En ocasiones, la eumelanina se presenta en su variante Brown (marrón), dando a la capa unos reflejos rojizos.

Al nacimiento, los potros de capa negra suelen presentar la barriga y las extremidades de una tonalidad mas clara. Así mismo, algunos animales pierden intensidad de color a lo largo de su vida.

CAPAS DE DILUCIÓN

Proceden de la dilución de una de las tres capas básicas. Se pueden dividir, a su vez, en dos grandes grupos, en función del gen que esté actuando. Así, tenemos las capas procedentes de la “dilución crema” (baya, palomina, perlina y cremella) que se caracterizan por la ausencia de *marcas primitivas* (raya de mulo, banda crucial, cebraduras, zonas más oscuras por la cara, telarañas y marcas en las orejas); y las capas procedentes de la “dilución dun” (ratonera, lobera y cervuna), que presentan las *marcas primitivas* en todas sus variedades, como se explicará a continuación.

DILUCIÓN CREMA

Este tipo de dilución se caracteriza por disminuir la cantidad de pigmento (melanina) dentro de las células, lo que produce un esclarecimiento del color de la capa. Esto se produce porque la enzima *tirosinasa* (esencial en la melanogénesis de los mamíferos) se sintetiza con una forma anómala, produciendo la reducción o ausencia total del proceso de síntesis de melanina (Thiruvankadan et al., 2008).

Baya

Procede de la dilución parcial del castaño. La decoloración no afecta a los cabos y las extremidades (no diluye la eumelanina), que se mantienen de color negro. La coloración de los pelos rojos (alazanes, feomelánicos) se diluye a una tonalidad amarillenta, pajiza (rojo claro), con pelos grisáceos por la base y amarillentos por la punta.



Baya



Baya clara



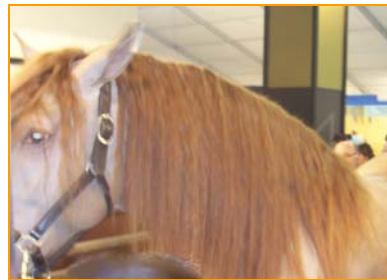
Baya oscura

Perlina

Procede de la dilución intensa del castaño. Se diluye uniformemente la eumelanina y la feomelanina resultando en una capa amarillenta-pálida, con cabos y extremos de color amarillo-paja (tonalidad más oscura que la del cuerpo). Mucosas rosadas y ojos color ámbar o azulado.



Perlina clara



Perlina oscura (detalle crin)

Palomino o Isabela

Procede de la dilución media de la capa alazana. En ocasiones la despigmentación es más intensa en cabos y extremos (blanco amarillento). Es una capa clara, de tonalidad amarillenta o pajiza, constituida por pelos de coloración grisácea por la base y blanco-amarillenta por las puntas.

Al nacimiento, estos caballos tienen un color muy claro y los cabos parecen blancos. Su piel es generalmente rosada pero se oscurece con la edad. El pelo en ocasiones también

es rosáceo. Sus ojos suelen ser oscuros pero en ocasiones son de color ámbar. Suelen necesitarse bastantes años para que el Palomino adquiriera una tonalidad dorada brillante.



Palomino (Isabela) claro



Palomino (Isabela) oscuro

Curiosidad: El término "Isabela" procede de una leyenda que cuenta que la archiduquesa Isabel Clara Eugenia (soberana de los Países Bajos), prometió no cambiarse de ropa interior hasta que la ciudad de Ostende (Bélgica) hubiera sido conquistada (asedio de Ostende, 1602-1604). La larga duración del asedio dió lugar a que el color de su ropa se tornara, lógicamente, de blanco a amarillento. Desde entonces se suele aplicar este término (isabela o isabelino) a las reses o caballerías cuyo color de pelaje oscila entre blanco y amarillo (no es seguro si este término se refiere a Isabel Clara Eugenia o a Isabel la Católica con respecto a la toma de Granada de 1492) (Wikipedia, 2008).

Cremella

Procede de la dilución intensa del alazán. Pelos (incluidos los cabos y extremos) de color crema muy pálido (prácticamente blanco), con mucosas rosadas (despigmentadas) y el iris azulado.



Cremella



Cremella



Cremella (detalle mucosas)

DILUCIÓN DUN

Se caracteriza por producir una dilución desigual de la capa base que presenta el animal, por redistribución desigual de los gránulos de pigmento en la cubierta del pelo (Griffiths *et al.*, 2000). Esta agrupación de los gránulos de pigmento en la zona donde se han secretado produce una disminución de la absorción lumínica que hace que las capas tomen una apariencia “lavada”, más clara (Wu *et al.*, 1998). Esto determinará la aparición de unas zonas más oscuras, características de este tipo de dilución, que seguirán siempre un patrón muy similar de distribución. Éstas son las *marcas salvajes*, que se distribuyen por el cuerpo de la siguiente forma:

- *Raya de mulo*: Por el dorso del animal, desde la crinera hasta la base de la cola.
- *Cebraduras*: Bandas oscuras en las extremidades (simulando el rayado de la cebra).
- *Banda crucial*: Zona más oscura a ambos lados de la cruz (por los hombros).
- *Máscara oscura*: Zona más oscura alrededor del hocico, en las porciones distales de la cara y alrededor de los ojos.
- *Telaraña*: Pequeña maraña más oscura entre los ojos (en la frente).
- *Marcas en las orejas*: Bien con zonas más oscuras en la punta de las orejas, bien con una banda horizontal en la cara externa del pabellón auditivo.

No siempre aparecen todas las marcas salvajes en el mismo animal, pero la existencia de dos o más de ellas, indica la presencia de esta capa (y, consecuentemente, del gen que la determina). La *raya de mulo* parece ser un rasgo consistente, mientras que las otras marcas primitivas varían y pueden no estar todas presentes o no ser visibles.



Cebraduras



Raya de Mulo



Banda Crucial

Ratonera o Grulla

Procede de la dilución de la capa negra. Capa de color grisáceo oscuro, cabos y extremos de tonalidad más oscura, con presencia de marcas salvajes de color negro.

Lobera

Procede de la dilución del castaño. Capa color rojizo. Cabos y extremidades color negro-grisáceo con presencia de marcas salvajes de color negro.

Cervuna

Procede de la dilución del alazán. Cuerpo y extremidades de color crema. Cabos de color anaranjado con presencia de marcas salvajes color amarillento (feomelanina).

CAPAS DEL PATRÓN BLANCO

Blanca

Esta capa está caracterizada porque el pelo se muestra de color blanco y la piel rosada, a la vez que los ojos, en la mayoría de los casos, son marrones pero ocasionalmente pueden ser de color azul. Estos caballos son blancos desde el nacimiento. Es muy poco frecuente.

Torda

Capa formada por la mezcla más o menos intensa de pelos blancos y negros por todo el cuerpo del animal. Puede encontrarse una concentración mayor de pelos negros en cabos y extremos. Estos animales presentan al nacimiento capas con mayor predominio de pelos negros pero, con el paso del tiempo, esta proporción disminuye progresivamente pudiendo llegar a un predominio masivo de los pelos blancos. La aparición de estos pelos blancos es debida a una disminución progresiva en la síntesis de melanina en los melanocitos de la base de los pelos. La piel es pigmentada.



Torda



Torda oscura



Torda clara

Ruana

Consiste en la presencia de pelos blancos mezclados de forma uniforme con los del resto de la capa por la mayor parte de la superficie corporal, menos en cabeza, cabos y extremos. Puede presentarse sobre una capa negra, castaña, alazana, etc., por lo que muestra diversas coloraciones al exterior.



Ruana

Sabino o Rosillo

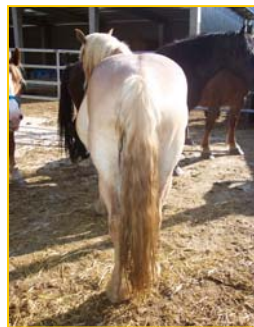
Es una capa no admitida por todos los autores. Se caracteriza por la mezcla de pelos negros, rojos y blancos en las partes distales de las extremidades y el vientre, produciendo una aclaración en la cara. La cabeza es moderadamente blanca y es frecuente que aparezcan zonas sin pigmento en la piel y pelo. Otra característica es el color de los ojos que por lo general son azules y/o parcialmente azules y marrones. En definitiva, es un tipo de Ruano.

Overa

Capa compuesta por pelos blancos y alazanes en diferente proporción, que se distribuyen por todo el cuerpo del animal, incluyendo cabos y extremos.



Overa



Overa (detalle cola)

Pía

Capa motivada por la ausencia de melanocitos en diversas partes de la superficie corporal, dando lugar a que existan zonas con piel y pelos pigmentados y otras de piel despigmentada y pelos blancos. Las zonas despigmentadas son de distribución y tamaño variable según el animal.

En las razas equinas españolas es muy poco frecuente, por lo que se nombra en función de las capas que se combinan (pía en negro, pía en alazán, etc.).



Pía en Cremello



Pía en Alazán



Pía en Isabela

En las razas equinas americanas, sin embargo, es una capa bastante frecuente, existiendo incluso diferentes razas según la capa (*Appaloosa Horse*, *Paint Horse*, *Tobiano Georgian Grande Horse*, etc.). Tanto es así, que las capas pías han adoptado su propia nomenclatura, en función del patrón de distribución de las manchas blancas sobre el fondo de color, clasificándose, según Bowling and Ruvinsky (2000) en:

Tobiano

Capa con un patrón vertical de distribución de las zonas blancas, que cruzan el dorso y lomo del animal, con extensión mínima de marcas faciales blancas. Las manchas del cuerpo suelen ser de gran extensión, guardando una simetría mínima. Este patrón se presenta al nacimiento y se mantiene estable durante la vida del animal. En general, las zonas blancas se extienden desde el cuello y la cruz hasta la grupa, con extremidades blancas y la cabeza normalmente oscura, excepto las marcas blancas como luceros o estrellas.

Overo

Capa con un patrón horizontal de distribución de las zonas despigmentadas. Generalmente, las zonas blancas no cruzan el dorso del animal. Nacen con marcas de moderadas a extensas, localizadas principalmente en la cara y con manchas asimétricas a los lados del cuello y del tórax.

Aquí también se incluyen los animales con marcas blancas altas en las extremidades y distribuidas por la zona ventral del tronco.

Appaloosa, Leopardo ó Tigre

Se caracteriza por la aparición de manchas blancas dispersas sobre la grupa, principalmente. También es frecuente las pieles moteadas, con la esclerótica blanca y bandas negras en los cascos.

Esta capa es muy frecuente en razas equinas americanas.



Appaloosa



Appaloosa



Detalle de la grupa

En la tabla 1 se muestran todas las capas descritas anteriormente, su nomenclatura anglosajona y las variedades más comunes que presentan, según Buxadé (1994).

Tabla 1. Fenotipos del color de la capa en el caballo

		Tipos de Capas		Variedades de la capa (Buxadé, 1994)	
		Español	Inglés		
CAPAS BÁSICAS	Alazán	Chestnut or Sorrel	<i>Alazán tostado</i>	Alazán muy oscuro.	
			<i>Alazán bronceado</i>	Oscurecimiento acentuado en cabos y extremos.	
			<i>Alazán guinda</i>	Pigmentación intermedia de la capa, su tono rojo recuerda a la fruta.	
			<i>Alazán dorado</i>	Capa con tonos brillantes que presenta tonalidades rojizas algo degradadas.	
			<i>Alazán pelo de vaca</i>	Los cabos presentan coloraciones rubias y las extremidades aparecen decoloradas o casi blancas.	
			<i>Alazán lavado</i>	Capa rojo pálido, sin llegar al rubio.	
	Castaño	Bay	<i>Castaño claro o lavado</i>	Los pelos rojos presentan tonalidades diluidas.	
			<i>Castaño encendido</i>	Color rojo intenso con brillo.	
			<i>Castaño oscuro</i>	Máxima pigmentación del pelo.	
			<i>Castaño muy oscuro o bocifuego</i>	Tonos rojizos, casi negros, solo en el hocico, bragadas y axilas.	
	Negro	Black	<i>Negro azabache</i>	El pelo presenta reflejos brillantes.	
			<i>Negro hito</i>	Capa negra sin ningún pelo blanco.	
			<i>Negro mate</i>	Sin brillo.	
			<i>Negro peceño</i>	Negro con cierta tonalidad rojiza.	
CAPAS DE DILUCIÓN	Bayo	Buckskin	<i>Bayo claro</i>	Pelos de tonalidades amarillas más claras.	
			<i>Bayo oscuro</i>	Puede confundirse con el <i>Castaño Claro</i> .	
	Palomino	Palomino	-	-	
	Perlino	Perlino	-	-	
	Cremello	Cremello	-	-	
	Ratonero	Blue dun or Grullo	-	-	
	Lobero	Dun	-	-	
Cervuno	Red dun	-	-		
CAPAS DEL PATRÓN BLANCO	Blanco	White	<i>Blanco plateado o brillante</i>	Blanco más brillante y lustroso (por causas ambientales).	
			<i>Blanco Mate</i>	Sin brillo.	
			<i>Blanco porcelana</i>	Los pelos crecen sobre una piel más o menos pigmentada, originando una ligera tonalidad azulada.	
	Tordo	Gray	<i>Tordo muy claro</i>	Animal casi blanco.	
			<i>Tordo oscuro</i>	Animal casi negro.	
			<i>Tordo vinoso</i>	Mezcla de pelos alazanes de forma uniforme por todo el cuerpo.	
			<i>Tordo atruchado</i>	Los pelos alazanes se concentran en círculos pequeños.	
	Overo	-	<i>Flor de melocotón</i>	Claro predominio del color rojo, mezclado con pelos blancos que se concentran a modo de florecillas.	
	Ruano	Roan	<i>Ruano claro</i>	Predomina el blanco.	
			<i>Ruano oscuro</i>	Predomina el negro.	
			<i>Ruano vinoso</i>	Predomina el rojo oscuro.	
	Sabino o Rosillo	-	-	-	
	Pío	Appaloosa; Tobiano or Overo	<i>Pío en alazán</i>	Manchas rojas sobre un fondo blanco.	
<i>Pío en negro</i>			Manchas negras sobre un fondo blanco.		

Cualquier clasificación de las capas puede verse complicada por la aparición de una serie de *marcas* que modifican el aspecto de la capa. Éstas se denominan *particularidades* y pueden referirse a la presencia de pelos de color diferente a los del resto de la capa, que aparecen en una región corporal determinada, ya sea la cabeza, el tronco o las extremidades (Buxadé, 1994), o a cambios generales que afecten a la dirección del pelo, la intensidad de su coloración o la presencia esporádica en cualquier parte del cuerpo del animal.

PARTICULARIDADES GENERALES

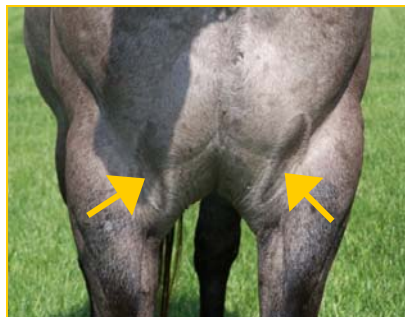
Dirección del pelo

Espigas: La dirección del pelo de una zona determinada es contraria a la del resto de la superficie.

Remolinos: Cuando los pelos forman un dibujo circular.



Remolino



Espigas



Remolino sobre lucero

Mezcla de pelos blancos en una capa que no los contiene

Rabicanos: Los pelos blancos se concentran en el rabo.

Entrepelados: Los pelos blancos aparecen difuminados por toda la capa.

Nevados: Aparecen formando manchas pequeñas sobre capas oscurecidas.

Lunares: Aparecen formando grupos de pelos aislados.

Reflejos en el pelo

Producen las capas *plateadas*, *doradas* o *bronceadas*.

Degradaciones de color

Dan lugar a las capas *lavadas*.

Presencia de manchas negras en capas de otro color

Mosqueadas: Pequeñas manchas negras sobre un fondo claro.

Carbonadas: Manchas negras más grandes e irregulares que las anteriores.

Atizonadas: Manchas oscuras, alargadas y finas, sobre un fondo claro.

Cebrados: Rayas oscuras transversales sobre un fondo también oscuro.

Atigrados: Marcas oscuras a modo de placas, sobre un fondo oscuro.



Cebraduras



Mosqueado

Unión de dos colores dentro de la capa

Bordado: La unión de los colores da lugar a una banda de coloración intermedia.

Festoneado: La unión de los colores es irregular.

PARTICULARIDADES REGIONALES

De la cabeza

Estrella: Presencia de pelos blancos en la frente, sobre un fondo de otro color, formando una pequeña mancha.

Lucero: Pelos blancos en la frente sobre un fondo de color, formando una mancha de mayor tamaño que la estrella.

Lunares: Manchas blancas en cualquier otra zona de la cabeza.

Cordón: Mancha blanca por la región nasal.

Corrido: Largo y continuo.

Interrumpido: Varios segmentos cortos.

Bebe con el superior: La mancha blanca se sitúa en el labio superior.

Bebe con el inferior: La mancha blanca se sitúa en el labio inferior.

Bebe con los dos: La mancha blanca afecta a los dos labios.

Careto: El color blanco ocupa la mayor parte de la cabeza.

Semicareto: La mancha blanca solo afecta a una mitad de la cabeza.

Bociblanco: Si la mancha blanca se sitúa en el hocico.

Cabeza de moro: Cuando la cabeza del animal es negra o muy oscura y no lo es el resto del cuerpo.

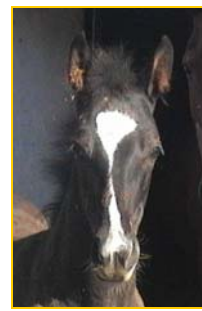
Bocinegro: Cuando el hocico es más oscuro que la propia capa.



Careto



Gran lucero



*Lucero con
Cordón corrido*



Bociblanco



Lucero cuadrado



Careto



*Lucero con Cordón
Interrumpido*



Lucero

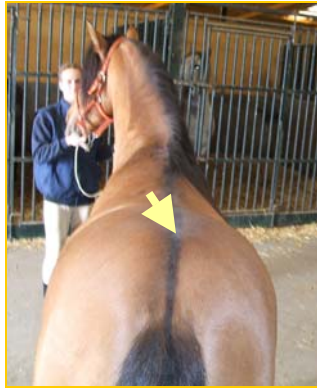


*Lucero con
Cordón Corrido*

Del tronco

Raya de mulo: Aparición de una banda o lista de color negruzco, que se extiende desde la cruz hasta la base de la cola.

Banda crucial: Similar a la anterior, pero la banda se prolonga transversalmente por la región escapular del animal.



Raya de Mulo



Banda Crucial

De las extremidades

Calzados: Manchas blancas de mayor o menor extensión que se presentan en las porciones distales de los miembros del animal. Tipos:

Calzado: Mancha blanca hasta el menudillo.

Calzado muy bajo: Mancha blanca que cubre sólo la corona.

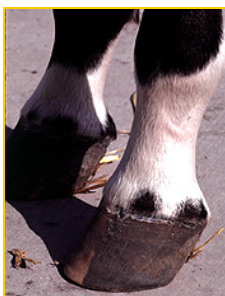
Calzado bajo: Hasta la cuartilla.

Calzado alto: Hasta la caña.

Calzado muy alto: Hasta la rodilla, tarso o más.

Unalbo /Dosalbo /Tresalbo /Cuatralbo: Según el número de extremidades en las que aparezca esta particularidad.

Armiñado: Manchas negras que aparecen sobre el calzado.



Armiñado



Calzado muy bajo



Calzado bajo



Calzado bajo



Calzado



Calzado alto

3.- HERENCIA DEL COLOR DE LA CAPA EN EL CABALLO

Para poder comprender cómo se transmite el color de la capa en los équidos, es necesario establecer previamente una serie de conceptos básicos sobre genética. La información del color que se va a transmitir a la descendencia está recogida en los GENES. El conjunto de estos se denomina GENOTIPO, y la expresión de los genes en el individuo es el FENOTIPO. Cada gen tiene dos unidades o copias, denominadas ALELOS, una la aporta el padre y la otra la madre. Estos alelos, a su vez, pueden ser DOMINANTES, cuando se expresan siempre; o RECESIVOS, cuando se expresan solo junto a otro alelo igual. Los primeros se identifican en genética con letras mayúsculas, y los segundos con minúsculas.

Así tenemos que, para un Gen “X”, con dos alelos: “X”, que expresa un fenotipo A; y “x”, que expresa un fenotipo B, hay varias formas de transmitirse a la cría, en función de la combinación de alelos que porten el padre y la madre; teniendo en cuenta que cuando el gen lo forman dos alelos iguales es un HOMOCIGOTO (XX ó xx) y que, cuando los alelos son diferentes, se trata de un HETEROCIGOTO (Xx). Así, “XX” es un *homocigoto dominante*; “Xx” un *heterocigoto* y “xx” un *homocigoto recesivo* (Tabla 2).

Tabla 2. Genes y alelos

Padre/ Madre	X	x
X	XX <i>Homocigoto dominante</i> Fenotipo A	Xx <i>Heterocigoto</i> Fenotipo A
x	Xx <i>Heterocigoto</i> Fenotipo A	xx <i>Homocigoto recesivo</i> Fenotipo B

En la actualidad, los avances de la genética molecular están esclareciendo las teorías que durante décadas han existido sobre la herencia del color de la capa.

El color del pelo y de la piel en los mamíferos está determinado por un reducido número de genes que están compartidos entre las diferentes especies (Barsh, 1996). Estos genes los podemos clasificar en dos grandes grupos:

- Genes que actúan sobre los melanocitos en su desarrollo, diferenciación, proliferación y migración.
- Genes que actúan directamente sobre la síntesis del pigmento melanina.

Las variaciones en el color del pelo y la piel se pueden entender como el efecto que tienen estos genes en los melanocitos, en la síntesis del pigmento o en sus posibles combinaciones (Searle, 1968).

Para describir y estudiar los genes más importantes y la forma de analizarlos mediante técnicas moleculares vamos a emplear la clasificación de Sponenberg (1996):

▶ Genes responsables de la coloración básica:

- Gen *Extensión*, conocido como gen **E**.
- Gen *Agoutí*, también llamado gen **A**.

▶ Genes que provocan dilución del color:

- Gen *Cream* o gen **C**.
- Gen *Dun* o gen **D**.
- Gen Champagne
- Gen Silver

▶ Genes del patrón blanco:

- Gen *Dominant White*, también conocido como **W**.
- Gen *Grey*, también llamado **G**.

Existen *otros genes* involucrados en el patrón blanco, que producen zonas de color blanco en el cuerpo del animal. Estos genes son el *Roan* o Ruano, *Sabino*, *Overo*, *Appaloosa* y *Tobiano*.

En la actualidad, de los genes que intervienen en la coloración de las capas, los que se pueden analizar en el laboratorio mediante pruebas de ADN, son: *Extensión*, *Agoutí* y *Cream* responsables de las capas **Alazana**, **Castaña**, **Negra**, **Isabela**, **Perlina**, **Baya** y **Cremella** (Royo et al., 2008). A continuación, describiremos estos genes.

GENES RESPONSABLES DE LA COLORACIÓN BÁSICA

El **Gen *Extensión*** y el **Gen *ASIP*** son los responsables de las coloraciones básicas en el caballo a través de su acción sobre la melanina.

Gen Extensión

El gen Extensión (***E***) codifica el Receptor I de la melanocortina o receptor de la hormona estimuladora de los melanocitos (MSHR o también conocido como MC1R). Este receptor controla el nivel de tirosinasa dentro de los melanocitos. La tirosinasa es la enzima limitante involucrada en la síntesis de melanina, de manera que altos niveles de tirosinasa dan lugar a la producción de eumelanina, causante de las capas oscuras como la **castaña** o la **negra**. Bajos niveles de tirosinasa dirigen la ruta metabólica a la producción de feomelanina, dando lugar a la capa **alazana**. Cuando la hormona estimuladora de los melanocitos (MSH) se une a su receptor, el nivel de la enzima tirosinasa se incrementa dando lugar a la producción de eumelanina.

Este gen se encuentra en el cromosoma 3 equino y presenta un tipo de herencia dominante. El alelo ***E***, responsable de la producción de la eumelanina, domina sobre el alelo ***e***, responsable de la producción de feomelanina.

El alelo ***E*** se diferencia del alelo ***e*** por una mutación (C248T) en la secuencia del ADN, que da lugar al cambio de un único aminoácido: la serina pasa a ser una fenilalanina (Ser83Phe). Este cambio puntual transforma un receptor activo (***E***) responsable de la pigmentación negra, en un receptor no funcional (***e***) responsable de la coloración rojiza.

Para que el animal pueda presentar la capa **negra** o, al menos, extremos y cabos negros (capa **castaña**), es necesario que el caballo sea portador del alelo ***E*** del gen *Extensión*. Si el caballo es portador de dos alelos ***e*** del gen, es decir, ***ee***, presentará una capa **alazana**.

Se conoce la existencia de otro alelo (e^a) causante de la capa **alazana**, producido por una mutación que da lugar a un segundo cambio aminoacídico y presenta el mismo tipo de herencia que el anterior.

A la hora de identificar el genotipo de un caballo para el gen Extension (E) no podemos olvidar analizar también el **alelo e^a** , ya que si analizamos solamente el locus para el alelo e tendríamos problemas de falsos negativos.

En la tabla 3, se muestran los fenotipos correspondientes a los distintos genotipos existentes para el gen *Extensión*.

Tabla 3. Fenotipos correspondientes a los genotipos del gen *Extensión*.

Genotipo		Fenotipo
EE		Permite la producción de pelos negros (castaño o negro). No puede tener descendencia alazana.
Ee	Ee^a	Permite la producción de pelos negros (castaño o negro). Puede tener descendencia alazana y no alazana.
ee	ee^a	Alazán. Puede tener descendencia alazana y no alazana.

Gen ASIP

El gen *ASIP* (Agouti signalling protein) controla la distribución del pigmento negro. Este gen codifica la proteína Agutí que es la antagonista del Receptor I de la melanocortina (MC1R) controlando ambos la cantidad relativa del pigmento melanina en los animales (Lu et al., 1994).

La proteína agutí anula la acción de la hormona estimuladora de los melanocitos (α -MHS). La pérdida de función de MC1R provoca la aparición de la feomelanina.

Por lo tanto, para que este gen se pueda expresar, el animal debe ser portador de al menos un alelo **E** en el gen *Extensión*, ya que en caso contrario el animal sería alazán, no presentaría melanina negra y el gen *ASIP* no tendría función sobre él. Esta distribución de la eumelanina puede ser de forma uniforme por todo el cuerpo del

caballo, dando lugar a la capa **negra** o distribuida en los cabos y extremos, dando lugar a la capa **castaña**.

Este gen también presenta un tipo de herencia autosómica dominante en el que uno de los alelos, el alelo **A**, permite a un animal portador de al menos un alelo **E** que la pigmentación negra aparezca sólo en los extremos y cabos, dando lugar a la capa **castaña**. Sin embargo, el otro alelo, denominado **a** en homocigosis, **aa**, origina la capa **negra** siempre que en el gen *Extensión* exista al menos el alelo **E**.

La aparición del alelo **a** (recesivo) se debe a una mutación (delección de 11 pares de bases en el segundo exón del gen) en la secuencia del ADN del gen asociado a la capa negra (Rieder *et al.*, 2001).

La **importancia** de la determinación de la combinación alélica para el **gen Asip (A)** es doble, por un lado debido a la *dificultad de diferenciar fenotípicamente caballos castaños muy oscuros de caballos negros* y por otro lado, porque de esta forma podemos *saber si caballos castaños podrán tener descendencia de capa negra*, al detectar los animales heterocigotos.

En la tabla 4 se muestran los fenotipos correspondientes a los genotipos de los caballos para el gen ASIP.

Tabla 4. Fenotipos a los que da lugar el gen ASIP (**A**).

Genotipo	Fenotipo
AA	Castaño. Nunca puede tener descendencia negra.
Aa	Castaño. Puede tener descendencia negra y castaña.
aa	Negro. Puede tener descendencia negra y castaña.

Relación entre el Gen *Extensión* y el Gen *ASIP*:

Entre estos genes existe una relación de dominancia conocida en genética como *Epistasia*. De manera que, cuando se expresa el gen E en su forma recesiva (*ee*), éste ejerce *epistasia* sobre el gen ASIP por lo que, sea cual sea la combinación alélica existente en este último, no se va a expresar, dando la capa **Alazana**. Cuando el gen E no está activo (*EE* ó *Ee*), el color de la capa va a depender de lo que exprese el gen A, siendo **Negra** cuando aparece el homocigoto recesivo (*aa*), y **Castaña** cuando tenemos el heterocigoto o el homocigoto dominante para este gen (*AA* ó *Aa*). En la Tabla 5 se muestra la relación genética entre los genes E y A.

Tabla 5. Genotipo de las capas básicas de los équidos

ALAZANA	CASTAÑA	NEGRA
ee __ *	E_ A_	E_ aa

* El guión bajo equivale tanto al alelo dominante como al recesivo. Cuando aparece significa que puede darse cualquiera de las dos posibilidades.

Genes diluidores del color de la capa

Existen varios genes que producen una dilución en el color de la capa en los caballos. Estos genes pueden actuar aisladamente o interaccionando entre ellos. Los colores resultantes tras la acción de estos genes van a depender de los alelos que presenten para los genes de la coloración básica.

Gen *Cream* (*MATP*)

El gen *Cream*, *MATP* (Membrane Associated Transporten Protein) o **gen C** es un gen que presenta dominancia incompleta, ya que la presencia de una de las variantes del gen o alelo producen una ligera dilución de los colores rojos y cuando están presentes los dos alelos del gen produce una dilución mas intensa. Este gen tiene un efecto de dosis: en los caballos heterocigotos para este gen (CC^{cr}) tendrá un menor efecto que en los que aparezca en homocigosis ($C^{cr}C^{cr}$). Por lo tanto, el color de la capa va a depender del color básico de la capa que presente, de la presencia de uno o los dos alelos de este gen de dilución y de la posible acción de otros genes.

Acción del gen *MATP* sobre la capa Castaña: Capas Baya y Perlina

Cuando un caballo de capa Castaña presenta un alelo C^{cr} del gen *MATP*, éste va a producir una dilución del color produciendo la *capa Baya*.

Cuando un caballo presenta los dos alelos C^{cr} ($C^{cr}C^{cr}$) del gen *MATP*, se produce la dilución completa del color rojo, afectando en menor medida el pigmento negro. Un caballo de capa castaña mediante la acción de los dos alelos del gen *MATP* se transforma en *Perlino*.

En la tabla 6 se muestran los posibles fenotipos que produce la combinación de los alelos del gen *MATP* cuando está presente el alelo dominante del gen Extensión (***E***) y el alelo dominante del gen *ASIP* (***A***), es decir, cuando el caballo es Castaño.

Tabla 6. Fenotipos a los que da lugar el gen *MATP* cuando están presentes los alelos dominantes de los genes *Extensión (E)* y *ASIP (A)*.

Genotipo	Fenotipo
CC	Castaño. Sin efecto.
CC^{cr}	Bayo. Puede tener descendencia de capa diluida.
C^{cr}C^{cr}	Perlino. Toda la descendencia será de capa diluida.

Acción del gen MATP sobre la capa Alazana: Capas Palomino (Isabela) y Cremello

Cuando un caballo alazán presenta el alelo C^{cr} en heterocigosis del gen *MATP* (CC^{cr}), se produce una dilución parcial del color rojo dando lugar a la capa ***Palomino*** o ***Isabela***.

Cuando los caballos que presentan la coloración básica alazana también tienen el alelo C^{cr} en homocigosis ($C^{cr}C^{cr}$) se produce una dilución extrema de la capa, dando lugar a lo que se conoce como capa ***Cremella***.

En la tabla 7 se muestran los posibles fenotipos que produce la combinación de los alelos del gen *MATP* cuando están presentes los dos alelos recesivos del gen *Extensión (ee)*, es decir, cuando el caballo es alazán.

La mutación causante del efecto diluidor está situada en el exón 2 del gen *MATP*, localizado en el cromosoma 21 equino (ECA21q) (Locke et al. 2001). La misma mutación en el codón 153, ha sido descrita en humanos (Newton et al., 2001) y ratones (Du and Fisher, 2002) como la responsable de hipopigmentación en el ojo y la piel.

El color diluido asociado con ojos azules se considera un defecto en varias razas equinas, por lo que se prohíbe su registro en el Libro Genealógico de la raza.

Tabla 7. Fenotipos a los que da lugar el gen *MATP* cuando están presentes los dos alelos recesivos del gen *Extensión* (*ee*).

Genotipo	Fenotipo
CC	Sin efecto. Capa Alazana.
CC^{cr}	Palomino o Isabela. Puede tener descendencia de capa diluida.
C^{cr}C^{cr}	Cremello. Toda la descendencia será de capa diluida.

Acción del gen MATP sobre las otras capas.

Al igual que ocurre con los genes de los colores básicos de la capa, el gen *Grey* enmascara el efecto del gen *MATP* y por ello ***no tiene efecto fenotípico claro en los caballos tordos*** (se ven pelos de un color más claro mezclados con pelos blancos). Sin embargo, estos caballos si pueden transmitir los alelos del gen *MATP* a la descendencia y surtir efecto cuando su descendencia no sea torda.

De una forma similar ***los caballos negros que presentan el alelo C^{Cr} del gen MATP no presentan ningún tipo de dilución de la capa*** o se diluye de una forma muy ligera (Mariat et al., 2003). Cuando los caballos de capa negra presentan el alelo *C^{Cr}* en homocigosis (*C^{Cr}C^{Cr}*) presentan la capa ***Smoky***, descrita por Sponenberg (1996).

Gen *Dun* ó gen *D*

Es un gen dominante que diluye el color del pelo del caballo sin afectar a los cabos y extremos. Este gen provoca la aparición de las “marcas primitivas”, ya mencionadas previamente (*apartado 2*).

Este fenotipo se hereda de forma independiente de otros genes que intervienen en el color de la capa y puede aparecer en combinación con cualquier otro gen que pueda modificar los colores base de la capa.

El efecto del gen DUN sobre las capas alazanas, castañas y negras es la aparición de bandas que varían de albaricoque, dorado, gris oscuro, oliva, y muchas más variaciones más sutiles.

Gen *Champagne* ó gen *Ch*

Este gen presenta un tipo de herencia dominante y produce un color dorado en la capa de los animales, de forma que la capas de colores rojos pasan a tener una tonalidad dorada y los de capa negra pasan a ser de color chocolate o marrón oscuro.

Los caballos que presentan este fenotipo nacen con la piel rosada y los ojos azules. Cuando el caballo es adulto los ojos azules pasar a ser de color avellana, ámbar y en algunas ocasiones verdeazulados.

Por norma general, los caballos champagne comienzan con una capa que parece ser alazana o castaña antes de pasar a una tonalidad más clara. Sin embargo, a diferencia de los caballos tordos que eventualmente desarrollan una capa de color blanco, los caballos champagne adultos mantienen la capa estable y no se aclara progresivamente.

Gen *Silver* ó gen *Z*

La dilución producida por la mutación de este gen presenta un tipo de herencia dominante de forma que presentarán el fenotipo los caballos con un alelo mutado (*Z*₋) o con los dos (*ZZ*).

El gen responsable de la dilución Silver ha sido identificado recientemente por investigadores Suecos con el nombre **PMEL17**. Se han encontrado dos sustituciones nucleotídicas asociadas con la dilución, una en el intrón 9 (**A>T**) y la otra en el exón 11 (**C>T**) (Brunberg *et al.*, 2006).

Este gen produce una dilución del pigmento negro y no tiene efecto sobre el pigmento rojo. Los cabos y los extremos se aclaran hasta tomar un color gris o plata y podrían oscurecerse en algunos caballos con la edad.

Un caballo de color negro que presente la mutación en este gen podría llegar a presentar un color chocolate con los cabos y extremos aclarados, mientras que un caballo castaño presentará los cabos y los extremos aclarados. Algunas veces los caballos castaños con el gen Silver pueden ser confundidos con alazanes.

Genes que enmascaran el efecto de otros genes implicados en la coloración de los caballos

Gen White

El gen White, también conocido como **W**, presenta un tipo de herencia autosómica dominante, de manera que el alelo **W** domina sobre el **w**. Es el responsable de un síndrome de despigmentación conocido en varias especies.

Este fenotipo en el caballo doméstico fue descrito en detalle por Pulos y Hutt (1969), que investigando la descendencia de varios sementales demostraron la segregación del alelo blanco (**W**) y evidenciaron un efecto letal del genotipo homocigoto dominante (**WW**). En el caballo, la letalidad causada por este genotipo (**WW**) ocurre en estadios muy tempranos de la gestación. Por ello, y a causa de que los caballos blancos podrían sufrir enfermedades de la piel con más frecuencia, algunas Asociaciones de Criadores no permiten el uso de estos animales como reproductores o incluso no permiten su registro en el Libro Genealógico.

Recientemente se han localizado las mutaciones que se encuentran asociadas al fenotipo blanco en los caballos (Haase et al., 2007).

Los caballos que presentan el fenotipo Dominant White lo manifiestan desde el nacimiento.

La presencia del alelo dominante **W** es rara y cuando aparece enmascara la acción del resto de genes que intervienen en la coloración de la capa del caballo (*epistasia*). Aquellos caballos que poseen el alelo recesivo en homocigosis (**ww**) son *no blancos*, por lo que van a presentar la capa que determinen los alelos de los otros genes que intervienen en el color de la capa.

En la tabla 8 se muestran los fenotipos a los que dan lugar los genotipos o combinaciones de los alelos de este gen.

Tabla 8. Fenotipos correspondientes a los genotipos del gen **W**.

Genotipo	Fenotipo
WW	Letal
Ww	Blanco. Estos caballos nacen blancos. Puede tener descendencia blanca y no blanca.
ww	No blanco (pigmentado).

Gen Grey

El gen Grey o **G** es el responsable de la capa torda que está ampliamente distribuida en las razas equinas españolas.

El gen **G** tiene un tipo de herencia autosómica dominante. Los alelos dominante y recesivo son denominados **G** y **g**, respectivamente. Cuando un animal es, al menos, portador de un alelo **G**, independientemente de cual sea el otro alelo, presentará la capa torda. Además, este gen enmascara la acción del resto de los genes. Sólo los animales portadores de dos alelos **gg** no serán tordos y podrán, por lo tanto, expresar la composición genética que llevan en los otros genes. En la tabla 9 se muestran los fenotipos correspondientes a los tres posibles genotipos de este gen.

Tabla 9. Fenotipos correspondientes a los genotipos del gen Grey (**G**).

Genotipo	Fenotipo
GG	Tordo. Toda su descendencia será torda.
Gg	Tordo. Puede tener descendencia no torda.
gg	No Tordo

El gen responsable de la capa torda ha sido localizado en el cromosoma 25 del caballo (ECA25q) cercano al marcador microsatélite COR080 (Swinburne et al., 2002) pero **hasta el momento no se ha identificado la mutación responsable**. No obstante, se puede predecir el genotipo de los caballos tordos para este gen estudiando su progenie.

Diversos estudios han revelado que, como mínimo, el 80% de los caballos tordos desarrollan melanomas si viven suficiente tiempo (Valentine 1995), mientras que son raros en caballos no tordos. Los melanomas en los caballos tordos normalmente se describen como similares al melanocitoma humano pero se ha discutido también la hipótesis de un simple fallo en el almacenamiento/transporte del pigmento (Seltenhammer et al., 2003). Así mismo, se ha observado la existencia de una correlación entre la distribución de las lesiones y los patrones de migración de las células de la cresta neural apoyando la hipótesis de una preexistencia de melanocitos que se activan en caballos tordos y producen pigmento. Se ha postulado que la base genética de la capa torda podría jugar también un papel importante en el desarrollo y progresión de melanomas.

Otros genes del Patrón Blanco

Existen otros genes que producen zonas de color blanco en el cuerpo del animal, son el **Roan** ó *Ruano*, **Sabino**, **Appaloosa**, **Overo** y **Tobiano**.

El gen **Roan** ó *Ruano* es dominante (**RnRn**), al igual que los otros tres genes que causan en los caballos capas depigmentadas (**Sabino-1**, **Tobiano** y **Dominant White**), se ha localizado en el cromosoma 3, muy cercano al gen Dominant White (**W**). En contraposición con el gen **Sabino** y **Tobiano**, las mutaciones para el Ruano, como en el Dominant White, producen letalidad en homocigosis en algunas razas, por lo que solamente viven los animales heterocigotos.

El gen que produce el fenotipo **Sabino**, se conoce como *sabino-1* y se puede analizar en el laboratorio. Sin embargo, no aparece en todos los caballos que presentan este tipo de patrón. Existen muchos tipos de sabinos no producidos por este gen, por lo que se puede considerar que existe un efecto poligénico, causado por diferentes genes. En esta capa, no hay problemas de letalidades aunque, con sobre-expresión, los sabinos podrían ser totalmente blancos.

La presencia de los fenotipos píos (*Overo*, *Tobiano* y *Appaloosa*) no está muy extendida en nuestro país, debido a la escasa o nula frecuencia de aparición de estas capas en nuestras razas. No obstante, en otros países, como Estados Unidos, sí se están desarrollando de forma sistemática protocolos de análisis genético para estos genes.

El fenotipo **Overo** se suele transmitir como un carácter dominante con excepciones ocasionales, y está producido por un gen simbolizado como *O*.

El fenotipo **Tobiano** está producido por un gen simbolizado como *TO*.

El fenotipo **Appaloosa** está producido por un gen simbolizado como *Lp*.

El nombre **Overo**, en la nomenclatura española se corresponde con animales de capa torda, con pelos blancos y rojos entremezclados (no con un fenotipo pío). A nivel genético, nuestro Overo sería un animal tordo sobre una capa básica alazana (*ww G_ ee __ CC*).

En la práctica, como hemos visto, en función de las capas de los padres, existen múltiples posibilidades de aparición de distintas capas en los descendientes. Además, a nivel fenotípico, hay confusión para diferenciar determinadas capas, como por ejemplo: el blanco dominante (**W**) del tordo progresivo (**G**) y de las capas que tienen el alelo diluidor del gen *MATP* (C^{Cr}). Por ello, los tests genéticos son una herramienta esencial para evitar una falsa clasificación de la capa del caballo.

La determinación genética del color de la capa presenta cierta complejidad debido a las interrelaciones que se producen entre los distintos genes responsables. De los 13 genes que se conocen actualmente, únicamente hay 5 (**W**, **G**, **E**, **A** y **C**) que se están analizando rutinariamente en los laboratorios de genética molecular equina. No obstante, estos determinan la mayor parte de las capas que podemos encontrar en las poblaciones equinas españolas.

A nivel práctico se pueden seguir unas reglas sencillas para definir el color de la capa de un caballo de una forma sistemática:

1. **Determinar si están presentes los alelos W o G.** Si es así, el caballo será blanco o tordo y aquí terminaría la identificación de la capa. Si el caballo no es ni blanco ni tordo el resto de alelos de los otros genes pueden influir en el color de la capa que presente el animal.
2. **Precisar si el caballo tiene el alelo E y si lo tiene, debemos determinar si posee el alelo A.** En el caso de que el animal no tenga el alelo E no es necesario averiguar si tiene el alelo A, ya que **el animal será Alazán**. En el caso de que presente el alelo E, en función de los alelos presentes para el gen *ASIP*, **el animal será Castaño (AA ó Aa) o Negro (aa)**.
3. **Si el caballo presenta una dilución de los colores básicos** de la capa a amarillento o crema **es porque está presente el alelo C^{Cr}** al menos una vez y por tanto debemos añadir el gen *MATP* a la fórmula genética. El caballo con presencia de al menos un alelo C^{Cr} podrá ser **Palomino, Bayo, Perlino o Cremello**.

A continuación debemos asignar en la fórmula cada uno de los dos alelos que puede presentar cada gen. En la tabla 10 se muestran las fórmulas genéticas que presentan los caballos con las capas que hemos visto en este capítulo.

Tabla 10. Fórmulas genéticas de las capas.

Capa / Genes	Fórmula genética				
	W	G	E	A	C
Blanca	<i>Ww</i>	—	—	—	—
Torda	<i>ww</i>	<i>G_</i>	—	—	—
Castaña	<i>ww</i>	<i>gg</i>	<i>E_</i>	—	<i>CC</i>
Negra	<i>ww</i>	<i>gg</i>	<i>E_</i>	<i>aa</i>	—
Alazana	<i>ww</i>	<i>gg</i>	<i>ee</i>	—	<i>CC</i>
Baya	<i>ww</i>	<i>gg</i>	<i>E_</i>	<i>A_</i>	<i>CC^{cr}</i>
Perlina	<i>ww</i>	<i>gg</i>	<i>E_</i>	<i>A_</i>	<i>C^{cr}C^{cr}</i>
Palomino (Isabela)	<i>ww</i>	<i>gg</i>	<i>ee</i>	—	<i>CC^{cr}</i>
Cremella	<i>ww</i>	<i>gg</i>	<i>ee</i>	—	<i>C^{cr}C^{cr}</i>

4. LAS CAPAS DEL POTTOKA

Las capas oficialmente reconocidas para la raza Pottoka vienen recogidas en el Boletín Oficial del País Vasco (B.O.P.V.) número 153, del viernes 11 de Agosto de 1995 en la *Orden de 7 de junio de 1995, de la Consejería de Industria, Agricultura y Pesca, por la que se aprueba la reglamentación específica de la raza equina «Pottoka»*.

El apartado 2.v., del capítulo II, define las capas propias de esta raza equina, como la “...negra y castaña oscura, admitiéndose también la pía, alazana y gris como nuevas capas”.

Caballos de raza Pottoka de capa CASTAÑA



Caballos de raza Pottoka de capa NEGRA



Caballos de raza Pottoka de OTRAS CAPAS



Capa Pía



Capa Alazana

DIFICULTADES EN LA DETECCIÓN DE LA CAPA

Actualmente, las capas más frecuentes del Pottoka (Castaña y Negra) están muy estudiadas genéticamente, conociéndose bien su segregación y transmisión a la descendencia. Consecuentemente, se pueden conocer también los “*capas imposibles*”, es decir, aquellas capas que no se pueden obtener a partir de un determinado cruce por ser genéticamente imposibles.

Fenotípicamente, se producen confusiones entre variedades oscuras de una capa y variedades claras de otra similar o viceversa, que se podrían esclarecer mediante la determinación genética de la capa. A modo de resumen, en la tabla 11 se recogen las capas imposibles, en función del genotipo parental, para las capas Castaña y Negra.

Tabla 11. Capas imposibles en los productos de determinados cruces.

CASOS	FENOTIPO		GENOTIPO	
	Padres	Crías	Padres	Crías
1	Castaño x Castaño	Bayo	gg E_ A_ CC x gg E_ A_ CC	gg E_ A_ CCcr
2	Negro x Negro	Castaño	gg E_ aa CC x gg E_ aa CC	gg E_ A_ CC
3	Negro x Negro	Tordo	gg E_ aa CC x gg E_ aa CC	G_ _ _ _ _
4	Castaño x Castaño	Tordo	gg E_ A_ CC x gg E_ A_ CC	G_ _ _ _ _
5	Castaño x Negro	Tordo	gg E_ A_ CC x gg E_ aa CC	G_ _ _ _ _

En el primer caso, puede ser un caballo de capa Castaña clara que, fenotípicamente, se haya confundido con variedades oscuras de la capa Baya; o bien alguno de los padres no era Castaño, si no Bayo oscuro.

En el segundo caso, puede ser un caballo Negro claro que, fenotípicamente, se haya confundido con variedades oscuras de la capa Castaña; o bien alguno de los padres no era Negro, si no Castaño oscuro.

En los 3 últimos casos, la confusión puede deberse a la aparición tardía de la capa torda (a partir del primer año de vida), dando una identificación errónea de la capa en la reseña. Se identifican como capas sólidas, siendo capas tordas.

CONCLUSIÓN: Del cruce de capas determinadas por *genes homocigotos*, **nunca** podremos obtener una capa determinada por un alelo diferente al que compone ese homocigoto.

BIBLIOGRAFÍA

- Alía. MJ. 1996. Herencia de las capas del caballo. Ciencias veterinarias. Equino: Aspecto de cría y clínica. Vol. XVIII. Consejo General Colegios Veterinarios España. Ed. Publex Studio S.L. Madrid (España).
- Barsh, G. S., 1996: The genetics of pigmentation: from fancy genes to complex traits. *Trends Genet.* 12: 299–305.
- Bowling. AT. Ruvinsky. A. 2000. The genetics of the horse. Ed. Cab International. ISBN: 0-85199-429. Oxon (Reino Unido).
- Brunberg E, Andersson L, Cothran G, Sandberg K, Mikko S and Lindgren G. 2006. A missense mutation in PMEL17 is associated with the Silver coat color in the horse. *BMC Genetics* 7:46.
- Buxadé Carbó. MC. 1994. Zootecnia. Bases de producción animal. Tomo I. Estructura, Etnología, Anatomía y Fisiología. Edit. Mundi-Prensa. ISBN: 84-7114-535-9. Madrid (España).
- Du J. and Fisher D.E., 2002. Identification of Aim-1 as the underwhite mouse mutant and its transcriptional regulation by MITF, *J. Biol. Chem.* 277, 402-406.
- García-Martínez. A. 1998. Estudio de la herencia y distribución del color de la capa en la población equina del Pura Raza Español. Tesis de Licenciatura. Departamento de Genética. Universidad de Córdoba (España).
- Griffiths AJF, Miller JH, Suzuki DT, Lewontin RC, Gelbart WM. 2000. Genética. Ed. McGraw-Hill Interamericana de España, SAU. ISBN: 84-486-0368-0. Madrid. España. Pp: 105-140.
- Haase B, Brooks SA, Schlumbaum A, Azor PJ, Bailey E, Alaeddine, F, Meike Mevissen M, Burger D, Poncet, PA, Rieder S, Leeb T. 2007. Allelic Heterogeneity at the Equine KIT Locus in Dominant White (W) Horses. *PLoS Genet* 3 (11) 2101-2108
- Locke, M. M.; Ruth, L. S.; Millon, L. V.; Penedo, M. C. T.; Murray, J. D.; Bowling, A. T., 2001. The cream dilution gene, responsible for the palomino and buckskin coat colours, maps to horse chromosome 21. *Anim. Genet.* 32: 340–343.
- Lu D.; Willard, D.; Patel, I.R. Kadwell, S. Overton L.; Kost T, Luther M, Chen W.; Woychik R.P.; Wilkison W.O. 1994. Agouti protein is an antagonist of the melanocyte-stimulating- hormone receptor. *Nature*, 371: 799-802.
- Mariat D., Taourit S., Guérin G., 2003. A mutation in the MATP gene is associated to the cream coat colour in the horse. *Genet. Sel. Evol.*, 35: 119-133.
- Marklund, L., M. Johansson Moller, K. Sandberg and L. Anders- son, 1996. A missense mutation in the gene for melanocyte-stimulating hormone receptor (MC1R) is associated with the chestnut coat color in horses. *Mamm. Genome* 7: 895–899.

- Newton J.M., Cohen-Barak O., Hagiwara N., Gardner J.M., Davisson M.T., King R.A., Brilliant M.H., (2001) Mutations in the human orthologue of the mouse underwhite gene (*uw*) underlie a new form of oculocutaneous albinism, OCA4, *Am. J. Hum. Genet.* 69 981-988.
- Pulos WL and Hutt FB. 1969. Lethal Dominant White in Horses. *Jour Hered* 60:59-63.
- Rieder S., Taourit S., Mariat D., Langlois B., Guérin G., 2001. Mutations in the Agouti (ASIP), the Extension (MC1R) and the Brown (TYRP1) Loci and their Association to Coat Colour Phenotypes in Horses (*Equus caballus*). *Mamm. Genome*, 12, 450-455.
- Royo, L.; Fernández, J.; Azor, P.J.; Álvarez, I.; Pérez-Pardal, L.; Goyache, F. 2008. Technical note: A novel method for routine genotyping of horse coat color gene polymorphisms. *J Anim Sci.* Publicado on line el 29 de Febrero de 2008.
- Searle A.G. 1968. Comparative Genetics of Coat Colour in Mammals. Logos Press, London.
- Seltenhammer M.H., Simhofer H., Scherzer S., Zechner R., Curik I., Solkner J., Brandt S.M., Jansen B., Pehamberger H. & Eisenmenger E. 2003. Equine melanoma in a population of 296 grey Lipizzaner horses. *Equine Veterinary Journal* 35, 153–7.
- Sponenberg. D.P. 1996. Equine color genetics. Iowa State University Press. ISBN: 0-8138-2905-4. 156 pp.
- Swinburne J.E., Hopkins A., Binns M.M. 2002 Assignment of the horse grey coat colour gene to ECA25 using whole genome scanning. *Animal Genetics* 33, 338–342.
- Thiruvenkadan A.K., Kandasamy N., Panneerselvam S. 2008. Coat colour inheritance in horses. *Livest. Sci.*, doi: 10.1016/j.livsci.2008.05.008.
- Valentine B.A. (1995) Equine melanocytic tumors: a retrospective study of 53 horses (1988 to 1991). *Journal of Veterinary Internal Medicine* 9, 291–7.
- Wagoner.M. 1978. Equine genetics and selection procedures. Equine Research Publications. ISBN: 0-935842-05-5. Pp. 240-244. 542 pp.
- Wikipedia. Última actualización Abril-2008.
http://es.wikipedia.org/wiki/Sitio_de_Ostende#Notas_y_referencias
- Wu X., Bowers B., Rao K., Wei Q., Hammer III J.A. 1998. Visualization of melanosome dynamics within wild-type and dilute melanocytes suggests a paradigm for myosin V function In vivo. *J. Cell Biol.* 143: 1899-1918.