

La Genética y los colores del Rough Collie

1.- Conceptos básicos de Genética.-

Aunque imagino que para la mayoría esto es conocido, he querido empezar por aquí para que todo el mundo pueda seguir las explicaciones posteriores sobre los distintos colores, cruces, etc.

La mayoría de los caracteres biológicos de un ser vivo son hereditarios, aunque también hay algunos que simplemente son debidos al ambiente y otros en los que influyen ambos tipos de factores.

Y en general hay una correspondencia entre carácter hereditario y gen (la unidad básica de la herencia) pero no siempre es así, hay caracteres en cuya determinación intervienen varios genes (un ej. es el color en la especie canina en que intervienen varios genes) y otras veces un único gen puede afectar a varios caracteres a la vez (también veremos un ej. de esto en relación con el color, concretamente es el gen mirlo).

En los organismos con reproducción sexual, cada individuo recibe una copia de cada gen de cada uno de sus padres, y estas copias pueden ser iguales o distintas. Esto es porque para cada gen puede haber variantes, en general dos (para algún gen puede que no haya variantes y toda la especie sería igual para el carácter que determinase y para otros genes puede haber más de dos variantes). A cada una de esas variantes o alternativas que existen para un mismo gen se les denomina alelos. Vamos a suponer el caso más sencillo y también el más frecuente, en el que para un gen hay únicamente 2 alelos distintos.

Cada gen se suele representar por una letra ej. el gen A ó A,a (se da la letra mayúscula para el alelo dominante y la minúscula para el recesivo) y los genotipos para ese gen serían: AA (homocigoto dominante), Aa (heterocigoto) y aa (homocigoto recesivo) de manera que los individuos AA y Aa mostrarán para el carácter en cuestión el mismo fenotipo, el dominante, mientras que los aa mostrarán el fenotipo recesivo. Para el carácter recesivo se dice que los heterocigotos son simplemente portadores.

Lo que acabamos de comentar es lo mas normal, cuando la dominancia es completa, pero no siempre es así. Hay veces en que no hay dominancia entre los 2 alelos y entonces el gen se representa por A ó A₁,A₂ y los genotipos posibles (A₁A₁, A₁A₂, y A₂A₂) darán lugar a 3 fenotipos distintos. Y hay casos en que hay dominancia pero no es completa.

Antes de seguir, poniendo un ejemplo de dominancia incompleta en relación con el collie, creo que debemos distinguir entre los dos conceptos que ya he mencionado: Genotipo, que se refiere a los genes para un carácter que posee un individuo concreto, y Fenotipo, que se refiere a la manifestación externa del genotipo, lo que vemos, ej un determinado color, la manifestación de una enfermedad hereditaria, etc.

Bueno, vamos a ver el ejemplo de dominancia incompleta en el collie:

Podría haber puesto algún ejemplo en relación con el color, pero esto lo vamos a tratar más adelante por lo que he preferido ponerlo en relación con otro gen, con el gen *mdr1*, cuya mutación es responsable de la sensibilidad del Rough Collie y otras razas afines a determinados medicamentos, que pueden resultar tóxicos para los perros hasta el punto de poder ocasionar su muerte. Los genotipos para este gen se representan así (es otra forma en que puede representarse el genotipo en vez de con letras, + indica no mutación y - indica mutación): +/+ (son los homocigotos normales no sensibles a esos medicamentos), +/- (son los heterocigotos, hay quien los considera simplemente

portadores, en el sentido de que pueden transmitir la mutación a sus descendientes) y –/– (son los homocigotos para la mutación y son extremadamente sensibles a ciertos medicamentos); en este caso se considera al alelo + como dominante y al alelo – como recesivo; sin embargo la dominancia es incompleta y los heterocigotos +/- también son sensibles a los medicamentos, no tanto como los homocigotos –/– pero la ivermectina, o la loperamida por ej. pueden matar tanto a unos como a otros cuando se administran a las dosis normales.

Otra cuestión que me gustaría comentar es que hay caracteres (los caracteres de grado, donde no hay dos o mas alternativas concretas sino una gradación en cuanto a los fenotipos que aparecen) ej. caracteres de tamaño, de abundancia, algunos caracteres relativos a forma... cuya herencia no es tan sencilla, ya que no están determinados por un solo gen (una única pareja de alelos) sino por varios cuyos efectos se suman. En estos casos los genes también se representan por letras pero en este caso las mayúsculas indican una aportación mayor al carácter que las minúsculas.

Vamos a ver un ej.: Cruzamos dos perros de tamaño similar, en este caso con genotipos distintos para el carácter (supongamos que el carácter está controlado por 4 genes):

El cruzamiento podría ser el siguiente: AaBbCCdd x aaBbCcDD

Los dos parentales tendrían un tamaño parecido, intermedio entre los dos valores extremos, (ya que ambos tienen 4 alelos con mayúscula y 4 con minúscula), supongamos que este tamaño es el óptimo y como cruzamos esos dos perros similares esperamos obtener una camada uniforme en cuanto al tamaño (puedo referirme a la altura a la cruz, a la longitud o a cualquier otra característica de tamaño).

Cuando realizamos este cruce podemos encontrarnos desde perros con genotipo AaBBCCDd (el que da el mayor tamaño posible, bastante mas grande que ambos padres) a otros con genotipo aabbCcDd (el que da el menor tamaño, bastante mas pequeño que cualquiera de los padres), por supuesto también pueden aparecer los tipos intermedios: desde los que tengan 6 M y 2m hasta otros con 2M y 6m (M= mayúsculas y m= minúsculas). Por supuesto pueden aparecer también individuos con el mismo fenotipo de los padres (4M y 4m) aunque sus genotipos sean diferentes ej. AaBbCcDd, aaBbCCDd.....

Y si se cruzaran 2 parentales de genotipo AaBbCcDd la descendencia sería aún más variable, pudiendo aparecer fenotipos aún más extremos (desde el fenotipo con los 8 alelos M hasta el que porta los 8 m)

Lo que quiero resaltar es que muchas veces el resultado para este tipo de caracteres no es el que uno esperaría. Y para complicar más las cosas este tipo de caracteres son los que están más influenciados por el ambiente. Imaginad que el carácter se refiere al tamaño en general del perro y que del cruce de este último ejemplo nace un cachorro con genotipo AaBBCCDD que va a parar a una casa donde es sobrealimentado, entonces la diferencia con el resto de hermanos puede ser aún mayor y resultar un perrazo enorme.

Bien, con esto, creo que he expuesto las cosas que se me han ido ocurriendo sobre cuestiones genéticas en general y ahora voy a centrarme en la herencia del color en el Rough collie.

2.- Herencia del color del manto en el Rough Collie.-

Hay varios genes que afectan al color del manto en la especie canina, al menos 10 genes que no actúan de forma aislada sino en conjunto, además de otros que pueden influir en el nivel de expresión de algunos de estos; pero no todos influyen en las variaciones de color que observamos en cada raza canina. En cada raza solo influirán en el color los genes para los cuales haya distintas alternativas (distintos alelos) pero no otros para los que todos los individuos de la raza tengan el mismo genotipo homocigoto (dominante o recesivo), estos no van a influir pues todos los perros de la raza llevarán los mismos alelos. Es por esto que en unas razas de perros se dan unos colores y en otras razas otros, pero toda la especie canina posee los mismos genes para el color (por eso a lo largo de la evolución de una raza han podido surgir de repente colores nuevos, debido a mutación, o a cruces con perros de otras razas afines). Esos colores nuevos a veces han sido aceptados e incluidos en el standard y otras veces no.



En cuanto al Rough Collie, en Europa (donde solo están admitidos 3 colores: arena, tricolor y azul mirlo ya que en el standard actual el color blanco no está admitido) solo nos están influyendo en el color dos genes: El gen A y el gen M.

Uno de los principales genes para el color es el A, para el que existen varios alelos diferentes en el conjunto de la especie canina, pero en el collie solo tenemos 2, voy a denominarles A y a (para simplificar la explicación): el alelo dominante A producirá el color arena y el alelo recesivo a (en homocigosis lógicamente) determinará el tricolor.

Los 3 genotipos posibles son AA, Aa y aa; los genotipos AA y Aa darán fenotipo arena y el genotipo aa dará el fenotipo tricolor, sin embargo la dominancia es incompleta y eso hace que los 2 tipos de collies arena puedan diferenciarse: los AA serán arena puros y los Aa arena carbonados (o arena con factor tricolor)

En cuanto al gen M, el alelo dominante (el denominado gen mirlo) cuando está en heterocigosis produce una dilución del pigmento negro transformando este color en un gris azulado (azul mirlo), aunque no afecta o solo de forma muy poco apreciable al pigmento amarillo, pero que cuando está en homocigosis (da lo mismo si el gen A determina arena o tricolor) el efecto de dilución es mayor y da ejemplares de color

blanco o casi blanco (blanco mirlo); el alelo recesivo para este gen no produce ningún efecto de dilución.

El problema es que el gen mirlo (el alelo M) no solo afecta al color sino que es uno de esos genes que afectan a varios caracteres; el gen mirlo tiene un efecto fenotípico dominante (dominancia incompleta) sobre el color pero tiene también distintos efectos deletéreos (perjudiciales) recesivos. Cuando el gen mirlo está en homocigosis (genotipo MM) aparte del color blanco los perros son defectuosos, suelen nacer ciegos (a veces sin ojos), sordos, y a veces también con otros problemas internos.

Posibles genotipos (para estos 2 genes) y sus fenotipos correspondientes:

Genotipo **AA mm** que dará el fenotipo arena puro (sin factor mirlo):



Como se puede observar el genotipo para el color arena puro no tiene que ver con que el color arena sea más claro o más oscuro (puede ser desde arena clarito, dorado intenso, hasta tener un tono rojizo, pero sin zonas con pelo negro)

Genotipo **Aa mm** que dará el fenotipo arena carbonado (sin factor mirlo):



También aquí el color arena puede ser más o menos intenso y la diferencia con el arena puro es que en el manto aparecen zonas con pelo negro (desde algo apenas aparente a algo bastante llamativo), a veces este genotipo no se pone claramente en evidencia hasta que el perro en cuestión tiene un descendiente tricolor.

Genotipo **aa mm** que dará el fenotipo tricolor:



El manto tricolor es en su mayor parte de color negro, más o menos intenso (a veces tirando a marrón o rojizo, lo que puede ser genético o ambiental, por ej. debido al sol) pero con color fuego (arena rojizo) en la cara y las patas, y el otro color, el blanco, está presente en el collie tricolor lo mismo que en los de los otros colores (collar, pechera, patas y pies....), y ya explicaré más tarde a que es debido.

Genotipo **aa Mm** que dará el fenotipo azul mirlo:



La diferencia con el tricolor es debida al efecto de dilución del alelo M en heterocigosis que antes mencionamos, las zonas del manto que en el tricolor son de color negro aquí son gris azuladas con manchas negras mas o menos grandes ya que el efecto de la dilución no es uniforme. El color gris azulado puede ser más claro o más oscuro.

Hasta aquí hemos visto los colores admitidos por el standard británico (por tratarse de una raza originaria del Reino Unido) que es el que se acepta en Europa.

Pero ya hemos visto que dentro de cada color hay diferencias entre unos ejemplares y otros; estas diferencias no son debidas a los genes principales que determinan el color (el gen A o el gen M) sino al fondo genético de cada individuo (muchos otros genes diferentes de estos pero que pueden influir en su expresión pudiendo actuar como activadores o represores de la expresión, según el caso, e incluso secuencias de ADN, en este caso ni siquiera son genes, que pueden actuar como estimuladoras o silenciadoras de la expresión de los genes que quedan bajo su acción) y también pueden influir factores ambientales que pueden afectar a la expresión de los genes durante el crecimiento y desarrollo del individuo.

Sin embargo también pueden aparecer algunos colores no admitidos por el standard europeo cuando se llevan a cabo determinados cruces:

Uno es el color arena mirlo correspondiente a los genotipos **AA Mm** ó **Aa Mm**: Este color en la mayoría de las ocasiones no se distingue del arena puro o el arena carbonado normales, aunque algunas veces por el fenotipo se puede pensar que un perro puede ser portador del gen mirlo (alelo M en heterozigosis); sobre todo se puede sospechar si se sabe que viene de un cruce de arena por azul mirlo, y cuando mejor se suele detectar es cuando el perro es cachorro (hasta los 2 o 3 meses) porque su pelo tiene un tinte grisáceo.



Este ejemplar americano provenía de un cruce arena por azul mirlo y está descrito como arena mirlo, en las 3 primeras fotos, con 8, 10 y 13 semanas, muestra un ligero tono gris en el pelaje, en la 4ª foto a los 8 meses se ve de color arena normal.



En adultos, el efecto del gen mirlo también se puede apreciar a veces por el fenotipo en los ejemplares arena carbonados, **Aa Mm**. Pero en general, en la mayoría de los casos, los ejemplares arena mirlo son difíciles de identificar, al menos con seguridad, a no ser que su descendencia ponga en evidencia estos genotipos.

El otro es el color blanco mirlo correspondiente a los genotipos **AA MM**, **Aa MM**, ó **aa MM**. Como los ejemplares blanco mirlo suelen tener muchos problemas, la mayoría de las veces estos perros no llegan a adultos (muchas veces son sacrificados al poco de nacer, pero si no es así tampoco suelen vivir muchos años).



Aquí vemos a dos collies descritos como blanco mirlo, el 1º resultado del cruce de 2 ejemplares azul mirlo y el 2º resultado del cruce de 2 ejemplares arena mirlo.

En América, el standard admite también el color blanco:

En muchos países americanos (Estados Unidos, Argentina, Brasil,...) además de todos los colores ya comentados, incluyendo el arena mirlo y el blanco mirlo, que allí están permitidos, también existe un color blanco no debido al gen mirlo que produce dilución de los pigmentos sino a otro gen que impide la formación de los mismos; aquí, además de los 2 genes mencionados antes, el gen A y el gen M, hay que tener en cuenta un tercer gen que influye en el color produciendo este otro tipo de collies blancos.

Se trata del gen S del que hay al menos 4 alelos distintos pero como en el collie solo suelen influir dos, vamos a considerar solo un alelo dominante S y un recesivo s, tal que los homocigotos SS son del color determinado por los otros dos genes, los homocigotos ss son de color blanco (a excepción de la cara que muestra el color correspondiente a los otros dos genes), y, como en este caso también la dominancia es incompleta, los heterocigotos Ss aunque son del color determinado por los otros 2 genes son algo diferentes, con algo más de blanco en ciertos lugares (alguna mancha blanca en los flancos y son blancas las patas traseras) y se dice que estos collies son del color que sean pero con factor blanco.



En las fotos 3 collies blancos con genotipos: **aa Mm ss**, **A- mm ss** y **aa mm ss**.
(A- en el genotipo del collie de la foto central indica que no sabemos si sería AA o Aa)



Y estos collies probablemente sean heterocigotos Ss (de color arena o tricolor pero con factor blanco)

Los collies de color blanco de cría americana no presentan ningún problema de salud, ¿entonces por qué no están admitidos en Europa? Yo no lo sé, me imagino que el color blanco aparecería después que la raza hubiese quedado establecida como tal y que el standard oficial hubiese sido aprobado y lo más probable es que surgiese en América (aunque en Europa también habrían podido originarse debido a la misma mutación recesiva, pero como el blanco no estaba admitido...), pero otra razón que se me ocurre es que son muy parecidos a los blanco mirlo (salvo por los defectos de estos) y puede que no hayan sido admitidos por eso, para que no puedan confundirse con los blanco mirlo que están prohibidos, lo que podría llevar a registrarlos oficialmente y dar el pedigree a un ejemplar prohibido por el standard y con defectos (en América no hay problema puesto que todos los colores, incluso los acompañados por defectos, están permitidos).

Sin embargo, cerca del 99% de los collies blancos que se ven en los países americanos son debidos a este genotipo homocigoto ss; los ejemplares blanco mirlo aunque están permitidos son raros, probablemente a causa de sus problemas de salud, y en lo que se refiere al color arena mirlo, también permitido, en los criaderos tratan siempre de identificar y distinguir los ejemplares de este color para no cruzarlos entre ellos (lo mismo que también suelen evitar los cruces azul mirlo x azul mirlo)

Antes comentaba que para este gen S hay al menos 4 alelos, y en todos los casos hay dominancia incompleta lo que hace que en otras razas de perros los fenotipos posibles vayan desde el de color sin o casi sin nada de blanco hasta el blanco con alguna mancha de color o incluso sin ella (es el fenotipo que acabamos de ver en el collie, el blanco americano); sin embargo los demás collies de color arena, tricolor o azul mirlo tienen también partes blancas, el típico collar y la pechera blancos, los pies y la punta de la cola, a veces una o ambas patas delanteras y también a veces algunas manchas en la cara. Esto es porque realmente el alelo dominante sobre el s (que tampoco es el s sino el s^w, ya que se cree que debe haber otro más recesivo aún que los 4 que se conocen) que presenta el collie de color (ya sea arena, tricolor o azul mirlo) no es el S sino otro alelo recesivo frente a este, el sⁱ.



Aquí vemos la diferencia entre un ejemplar que tuviese un genotipo **aa mm SS** y el collie tricolor normal que realmente sería **aa mm sⁱsⁱ**.

También al hablar del gen A comenté que tiene varios alelos, también con dominancia incompleta; en este caso el gen A original es el que da el color agutí, el gris del lobo (presente aún en algunas razas de perros) y por mutación han surgido otros, a veces la mutación es dominante sobre este alelo A silvestre como en el caso del A^y (el alelo responsable del color amarillo, el arena del collie) y el A^s (otro alelo aún más dominante que el A^s y que es el responsable del color negro puro en otras razas de perros) y otras veces son recesivos frente al A como en el caso del a^t que da el tricolor del collie (en general este alelo da negro con manchas color fuego, ya que el blanco del collie es debido al alelo sⁱ como comentaba antes).

Pero he tratado de hacer la explicación lo mas fácil y didáctica posible, y aunque para estos genes haya más alelos, como para los collies solo hay 2 alternativas diferentes, una dominante sobre la otra, es por esto que he usado simplemente las letras A y a (en vez de A^y y a^t en el caso de diferenciar entre arena y tricolor) ó S y s (en vez de sⁱ y s^w cuando se trata de la determinación de color, el que sea, o color blanco). Y en lo que se refiere al gen M, aunque también hay otro alelo (el responsable del color arlequín en otras razas) aquí sí que los alelos presentes en el collie son el M y el m.

Y otra cosa que también quiero señalar es que en la cría del collie podrían aparecer tipos que se aparten del standard, como color marrón o chocolate en vez del negro del tricolor, por mutación en el gen B (que también produciría trufa marrón o hígado en vez de negra, incluso en ejemplares arena), color blanco en la cría europea sin relación con las líneas americanas, ya sea por mutación del gen S o del C, o cualquier otro cambio en relación a los colores normales, y estos cambios se considerarían defectos más o menos graves. Las mutaciones que he descrito son recesivas por lo que no se manifestarían en los individuos en que hubiesen surgido por primera vez sino en sus descendientes.

De los distintos cruces que pueden llevarse a cabo entre individuos con distintos genotipos y los resultados que se esperarían obtener (genotipos y proporciones teóricas en que aparecerían) hay ya suficiente información disponible, por lo que no entraré en este tema; sin embargo sí creo que es interesante comentar los posibles problemas cuando se cruza azul x azul ó arena x azul para discutir si merece la pena correr los riesgos, y también la forma de comprobar realmente si un perro arena es portador o no del gen mirlo (sólo puede saberse con seguridad a través de su descendencia).

3.- Problemas que pueden surgir con algunos tipos de cruces.-

Cruce azul mirlo x azul mirlo: El genotipo de ambos parentales será aa Mm y la descendencia esperada: $\frac{1}{4}$ aa mm (tricolor), $\frac{1}{2}$ aa Mm (azul mirlo) y $\frac{1}{4}$ aa MM (blanco mirlo, con los problemas de salud que esto conlleva).

Casualmente he encontrado en Facebook esta foto de un anuncio del 19 de abril de este año para ver si alguien quería adoptar al cachorro:



El cachorro de collie de color blanco tenía 4 semanas y nació sin ojos, parece que lo llevaron a una clínica para sacrificarlo y allí se negaban a hacerlo y buscaban quien quisiera adoptarlo. Se trata de un cachorro blanco mirlo sin ninguna duda, podría venir del cruce de 2 azules, de un azul por un arena mirlo, o de 2 arena mirlos, en cualquier cruce de estos la probabilidad teórica de que aparezca un cachorro así es de $\frac{1}{4}$.

El color blanco mirlo no está aceptado por el standard en Europa, por lo que los ejemplares de este color, como este cachorro, no pueden ser inscritos en el LOE (o el RRC) aunque los padres tuviesen pedigree.

Cruce azul mirlo x arena: El genotipo del parental azul siempre es aa Mm, pero el del parental arena puede ser AA mm (arena puro) o Aa mm (arena carbonado).

En el primer caso la descendencia teórica sería: $\frac{1}{2}$ Aa mm, $\frac{1}{2}$ Aa Mm (o sea mitad y mitad arena carbonado y arena carbonado mirlo).

En el 2º caso la descendencia esperada sería: $\frac{1}{4}$ Aa mm, $\frac{1}{4}$ aa mm, $\frac{1}{4}$ Aa Mm, $\frac{1}{4}$ aa Mm (o sea $\frac{1}{4}$ de cada arena carbonado, tricolor, arena carbonado mirlo y azul mirlo).

En cualquiera de los dos casos, todos los ejemplares serían perfectamente sanos pues ninguno lleva el alelo M en homocigosis. Si esto es así ¿dónde está el problema?

Los ejemplares de color arena mirlo en principio tampoco están aceptados por el standard en Europa, lo que se inscriben como de color arena (en el color arena no se hacen distinciones y se inscriben como de color arena tanto los arena puros como los arena carbonados (o con factor tricolor) como los arena con factor mirlo (entre otras cosas porque muchas veces es muy difícil distinguirlos simplemente por el color).

Y el problema está en que como el gen mirlo en un fondo arena no es evidente, muchas veces no se puede saber por el fenotipo (o no es fácil verlo) si los perros son portadores de dicho gen o no, por lo que más adelante, al cruzar estos perros arena mirlo con otros (sobre todo si se cruzan con otros de color arena, porque si se cruzan por tricolor puede aparecer algún azul que ponga en evidencia el gen mirlo) nos van a seguir apareciendo en sus descendencias perros arena (tanto puros como carbonados) con el factor mirlo.

Y esto así generación tras generación. Y puede que después de muchas generaciones, a veces tantas que puede que no tengamos ni idea de la posibilidad de este tipo de genotipo aunque conozcamos el pedigree, no ya de 3, sino de 4, 5, o más generaciones de un perro arena, y no tengamos constancia de que se haya realizado ningún cruce de este tipo (arena por azul) entre sus ancestros, estemos ante un perro arena mirlo.

¿Y que puede pasar entonces? Pues que puede que sean cruzados 2 perros arena con el factor mirlo (da igual que sean arena puros o carbonados), la cuestión es que en estos casos $\frac{1}{4}$ de su descendencia va a ser blanco mirlo, es decir que nacerán cachorros de color blanco mirlo (un color no aceptado por el standard) y con los problemas de salud que estos ejemplares tienen.

Voy a poner 2 fotos de un perro que yo conocí y que venía de un cruce de este tipo:



Conocí a este collie en mayo de 1997 (1ª foto), había nacido de padres de color arena (ambos con pedigree); por supuesto este cachorro no fue incluido al hacer la notificación de la camada, y se quedó con él un estudiante de los últimos cursos de veterinaria porque le dio pena y pensó que él podría ayudarlo. Nació sin ojos, en realidad no es que no tuviese ojos sino que parecía que no los tenía porque estaban cubiertos por una especie de 2º párpado cerrado, que los tapaba por completo.

En este momento, cuando yo le conocí llevaba ya 2 operaciones para solventar el problema de los ojos y parecía estar bien, aunque nunca fue un cachorro muy saludable. Volví a verle justo al año siguiente, en mayo de 1998 (2ª foto) y entonces el problema había vuelto a aparecer y estaban para operarle de nuevo, ya que además las pestañas de ese párpado extra le crecían hacia dentro del ojo, ocasionándole heridas e infecciones. Al poco tiempo supe que ya no vivía, no sé si porque no pudo superar la nueva operación o porque en ese momento ya habían surgido otras complicaciones.

En resumen, lo que he querido resaltar es que los cruces inapropiados, tanto el azul por azul, como el arena por azul, si están desaconsejados (quizá incluso prohibidos, no lo sé con seguridad) debe ser por algo.

El cruce de azul por azul tiene el riesgo de producir cachorros blanco mirlo en la descendencia, pero el problema no pasa a las siguientes generaciones.

Pero el cruce de arena por azul, si bien no produce descendientes enfermos y con defectos en la 1ª generación, sí puede ser la causa de que aparezcan estos descendientes en generaciones posteriores. Tanto es así, que puede haber propietarios que no tengan ni idea de que su cachorro arena puede tener este gen mirlo, y si tienen suerte se quedarán sin saberlo aunque a lo mejor pasándole el problema a otra persona.

Por lo que yo he podido ver en las fichas de <http://www.elcollie.es/> hay ejemplares, que aunque parece que sólo descienden de collies arena (a veces hay algún tricolor o azul pero en cruces adecuados) yo tengo dudas sobre si algunos de ellos llevan el gen mirlo. Y de cómo se puede comprobar, haciendo los cruces más adecuados para saberlo, es de lo que trataré a continuación.

¿Cómo podremos detectar si nuestro collie de color arena es portador del gen mirlo?

Como ya hemos comentado, hay 2 tipos de collie de color arena: el arena puro (de genotipo AA) y el arena carbonado (de genotipo Aa), lo normal es que no llevasen el gen mirlo (serían mm) pero si en algún momento se ha hecho un cruce arena x azul mirlo, descendientes de color arena de ese cruce inicial, incluso muchas generaciones después, pueden llevar el gen mirlo (alelo M) sin que se les note.

1) Si tenemos un collie arena carbonado con factor mirlo, la cosa es más fácil, en primer lugar se puede sospechar de la presencia del gen mirlo en el genotipo por el fenotipo que presenta en las zonas mas oscuras del pelaje. Y si uno de los padres también resulta sospechoso, entonces con más razón se debe sospechar de la presencia del gen mirlo en ambos individuos.

Además si se cruza con tricolor, ese cruce puede ser muy resolutivo: Aa ?m x aa mm (el signo ? de interrogación indica que se trata del gen problema ¿M o m?).

Bien, sin tener en cuenta el gen M,m, (el parental arena sería mm) la descendencia de dicho cruce sería ½ arena carbonado, ½ tricolor; pero si el parental arena fuese Mm, entonces la mitad de los arena carbonados llevarían el factor mirlo y los otros descendientes serían mitad azul mirlo, mitad tricolor. O sea que si nos aparece aunque sólo sea un único ejemplar azul mirlo, ya sabemos con seguridad que el parental problema tenía que ser Aa Mm. Pero si nos salen varios descendientes tricolores y ninguno azul, aunque no tendremos una seguridad absoluta, podemos pensar que lo mas probable sería un genotipo Aa mm.

El cruce del parental arena carbonado problema con otro arena carbonado no es tan resolutivo porque ahí la probabilidad del tricolor si no hay alelo M es ¼ en vez de ½, por lo que la probabilidad de un descendiente azul si existe el alelo M es menor (la mitad que en el caso anterior) y puede que no obtengamos ninguno; por eso que aquí aparezca algún ejemplar tricolor pero ninguno azul mirlo no nos dice mucho. Y este cruce tiene también la desventaja de que nos pueden salir individuos arena puros que pueden llevar el gen mirlo si el parental problema lo llevase. Para colmo, si el otro parental arena carbonado también fuese portador del factor mirlo, nos podrían salir collies blanco mirlo (con probabilidad de ¼).

Por supuesto un cruce del arena carbonado problema con un arena puro no nos dice nada, ya que toda la descendencia será arena, a no ser que el arena puro llevase el gen mirlo y nos saliese algún descendiente blanco mirlo.

2) Si por el contrario el individuo problema fuese arena puro, las cosas ya son más complicadas, en primer lugar porque el factor mirlo en el fondo arena puro es prácticamente indetectable; y aunque uno de los padres (arena carbonado) nos parezca sospechoso, el hijo no nos lo parecerá aunque lleve realmente el alelo M.

Y tampoco sus cruces serán resolutivos, ya que tanto si lo cruzamos con tricolor o con arena del tipo que sea, toda su descendencia será de color arena. La detección tendrá que ser en la 2ª generación, si algún hijo suyo tiene aspecto de arena carbonado y de llevar el gen mirlo y lo cruzamos con tricolor; si en la descendencia de este cruce nos sale algún descendiente azul mirlo podemos asumir que ambos, el padre arena puro (el individuo problema en este caso, abuelo del azul mirlo que nos ha salido, que podría ser problema porque sea hijo de un collie arena que sepamos o sospechemos que es portador del factor mirlo, o porque sea descendiente, después de varias generaciones, de un cruce arena x azul) y su hijo arena carbonado (el padre del azul mirlo) llevaban el gen mirlo.

Y ya para terminar con este tema, comentar que por lo que he oído es posible que se esté preparando alguna legislación a nivel europeo para prohibir en la cría de las distintas razas caninas cualquier gen que, ya sea en heterocigosis (si es dominante) o en homocigosis (si es recesivo), pueda afectar a la vida media y/o la calidad de vida de los perros afectados. Y ahí entra nuestro gen mirlo, gen que no debería dar ningún problema, ni en el caso del collie, ni en otras razas en las que también está presente, si la cría se hiciese de una forma más responsable, de manera que sólo pudiese estar presente en heterocigosis sobre un fondo tricolor, dando nuestro hermoso color azul mirlo.

Pero no hace falta más que ver las fichas de <http://www.elcollie.es/> para ver que al menos en España se han hecho cruces azul x azul en estos últimos años (también alguno arena x azul) y por lo que a mi me consta también en otros países se han hecho (por ejemplo en el Reino Unido, cuna del collie, se que se han realizado en los últimos años tanto cruces azul x azul como arena x azul).

Si de aquí a unos pocos años se prohibiese el color azul mirlo (esto a pesar del standard, por una ley gubernamental) ¿a quien habría que culpar?

Últimos comentarios y aclaraciones sobre la Genética del color en el Rough Collie:

Cuando me decidí a escribir sobre este tema, lo hice porque me dio la impresión de que había bastante desconocimiento por parte de la gente amante del collie en general sobre algunos aspectos de la herencia del color en la raza.

Una de las cuestiones era que no veían porqué eran inadecuados los cruces arena x azul si la descendencia era toda sana y podía ser muy variada en cuanto a color (si el arena era con factor tricolor podían salir los 3 colores en la misma camada y eso lo veían como algo muy positivo), bueno esto ya lo he aclarado en este mismo tercer apartado por lo que solo me queda repetir que el problema no se da en la primera camada sino que puede surgir mas adelante, en posteriores generaciones.

Otra cuestión surgió por los comentarios de algunas personas sobre los dos tipos de collies de color arena, el arena puro (homocigoto para el alelo que determina amarillo dominante, o sea que solo permite la expresión del tipo de melanina que dará un color del amarillo al rojo) y el que yo he llamado arena carbonado (heterocigoto portando el alelo anterior y el recesivo que determina el color tricolor). A estos collies de color arena pero heterocigotos se les nombra de distintas formas en los artículos sobre este tema, a veces arena carbonados o arena sombreados (son los términos que mas me gustan, sobre todo el primero, porque da idea del fenotipo que presentan estos collies), otras veces arena con factor tricolor (término correcto pero que en sí mismo no indica que fenotípicamente se diferencien de los arena puros, simplemente indica que portan el alelo para tricolor), pero en otros trabajos se habla de color arena o color sable (esto es equívoco pues en francés sable significa arena, por lo que el término sable se usa para ambos colores, en Francia hablan de sable puros o sable carbonados; en cambio en inglés en heráldica se usa el término sable para referirse al color negro, y por otro lado sable traducido al español es la marta cibelina, de color arena con pelo negro por la parte superior, lo que sería similar al color arena carbonado en el collie) pero yo creo que lo correcto es usar palabras de nuestro idioma, más en un caso en que el término puede entenderse de formas distintas según la persona que lo use.

Pero a veces, ya sea usando el término arena o sable, se habla por ejemplo de arena claro para referirse al arena puro y arena oscuro para referirse al carbonado, y esto sí que lleva a error a mucha gente que entiende que el color arena clarito es el puro y el arena tirando a rojo es el carbonado, y esto no es verdad; según el nivel de expresión del alelo que determina esta coloración (que depende de otros genes, del fondo genético, de

cada individuo) el color puede ir del arena mas claro al arena mas rojizo, esto independientemente de que el genotipo sea homocigoto o heterocigoto para el alelo que determina el color arena; eso sí, el heterocigoto suele tener algo de pelo negro en algunas zonas, esto porque no hay dominancia completa para el gen A y se expresa algo del pigmento negro debido al alelo que determina tricolor.

Si nos fijamos en los collies de color arena actuales comparándolos con los de hace algunos años, parece que ahora son de color más claro (también tienen un menor efecto carbonado, de hecho a algunos apenas se les nota) pero esto no es debido al genotipo para el gen A sino para esos otros genes desconocidos que influyen en la expresión; si el color se ha ido aclarando con el tiempo será porque cuanto más clarito gustaba más, y en el transcurso de la evolución de la raza se habrá practicado la selección para dicho color más claro: si en un momento dado se usan los ejemplares más claros como padres y de sus descendientes se siguen eligiendo como padres de la siguiente generación los más claros y así durante varias generaciones, al final se consigue que el color sea más claro (si hubiese gustado más el otro, el tirando más a rojizo, casi caoba, y se hubiese practicado la selección en ese sentido, ahora nuestros collies serían de color arena más rojizo)

Por último, hay otra cuestión, en este caso sobre el color azul mirlo, que me gustaría comentar. Y es que oyes a algunos criadores (tanto españoles como extranjeros, yo he leído varias opiniones de criadores ingleses) que piensan que un color azul más clarito, por lo visto también es este el más buscado, el más deseado, puede lograrse en los cruces azul x azul. Y esto no es verdad, y no tiene absolutamente ninguna base científica. Aquí pasa lo mismo que he comentado respecto al color arena, el color azul más claro o más oscuro depende de esos otros genes que constituyen el fondo genético del individuo, no del gen M, porque es que todos los collies azules, sea la tonalidad del color azul la que sea, llevan un solo alelo M (y todos los alelos M son iguales).

Puede que alguien haya obtenido alguna vez un azul más clarito en un cruce de azul x azul, pero habrá sido por casualidad, por la combinación de genes menores que recibió de sus padres) pero lo mismo podría haberse obtenido ese color mas clarito en el cruce normal y adecuado: azul x tricolor (y de hecho los resultados generales apoyan esto, no siempre se obtienen azules mas claros cruzando azul x azul, ni siquiera repitiendo el mismo cruce que los produjo alguna vez, y sí pueden obtenerse en cruces azul x tricolor, aunque por supuesto no siempre).

¿Que habría que hacer si se quiere con el tiempo aclarar el color azul? pues lo mismo que en el caso del color arena: practicar la selección. Claro que aquí nos encontramos con un inconveniente, no debemos seleccionar azules claritos para cruzar entre ellos (lo mismo que no debemos cruzar azules entre ellos en general, y menos por esta cuestión del color), entonces ¿como podemos hacerlo? Bueno pues seleccionando machos o hembras azules claritos, no para cruzarlos entre ellos sino para cruzarlos con tricolores; yo pienso que una buena estrategia, aunque no siempre de resultado, sería por ejemplo usar tricolores que sean hermanos de un azul clarito del tono deseado (no para cruzarle con el hermano sino con otro azul clarito del mismo tipo pero no muy emparentado) ; otra opción sería ver si somos capaces de reconocer el tipo de tricolor que se haya visto que puede dar ese tono de azul y buscar ese tipo de tricolor para cruzar con el azul claro. Queda claro que no será fácil, que la selección lleva mucho tiempo porque hay que practicarla generación tras generación, muchas veces, para obtener el resultado buscado. El hecho de repetir un cruce que de algunos ejemplares de un bonito color azul estará bien para tener algunos bonitos ejemplares azules, pero ¡ojo! no es conveniente cruzar individuos muy emparentados por lo que a la larga esto no va a redundar en beneficio de la raza en general.

4.- Otras cuestiones de genética para criadores de perros en general y de collies en particular.-

Comenzaré comentando una frase que he oído muchas veces a muchos criadores (no solo de collies): “Tal perro transmite mucho” para referirse a que sus descendientes salen muy parecidos a él.

Pues la realidad es que todos los perros transmiten a cada uno de sus descendientes la mitad de sus genes (para ser más exactos, les transmiten un alelo de cada gen, y esto totalmente al azar).

Entonces esa frase sólo puede aplicarse a la transmisión de una o muy pocas características que estén “fijadas” en ese perro concreto. Esto significa que el perro debe ser homocigoto para el/los genes implicados, por lo que transmitirá el/los mismo/s alelo/s a toda su descendencia; y además debe tratarse de un/os alelo/s dominante/s para que toda su descendencia, reciba el/los gen/es que reciba del otro parental, muestre el/los carácter/es en cuestión.

Otra cosa que me llama la atención es que por lo general esta frase de que un perro es un gran transmisor se dice aplicándola a algún macho, pero la verdad es que sería igual de aplicable a un macho o a una hembra. Lo que ocurre es que por lo general en un criadero se tiene un nº mas limitado de machos en comparación con un nº bastante más elevado de hembras, por lo que es normal que hayan cruzado a un mismo macho con varias hembras distintas y hayan podido comparar todas las descendencias de él y han notado el parecido entre los descendientes. Pero lo mismo ocurriría si una misma hembra buena transmisora de cierta/s característica/s (porque la/s tenga “fijada/s”) fuese cruzada a lo largo de su vida con varios machos distintos y se comparasen todas sus descendencias, puede resultar tan buena transmisora de algún/os carácter/es como un macho. No tenemos que ser machistas en esto de la cría, los 2 sexos se comportan exactamente igual.

Y los descendientes de un perro (macho o hembra, daría lo mismo) que se considere buen transmisor de cierta/s característica/s, no tienen por qué serlo ellos también a no ser que del otro parental hayan recibido también el/los alelo/s dominante/s para el gen o genes implicados.

¿Cómo se puede “fijar” en homocigosis uno o más caracteres?

Una forma es mediante la selección, como ya he comentado antes; la selección debe repetirse en las sucesivas generaciones pues de lo contrario el carácter fijado se perdería. Y hay que tener cuidado de no fijar también algunas características indeseables junto con las deseadas. Esto será tanto más improbable cuanto más alejados evolutivamente estén los ejemplares que crucemos.

Otra forma es mediante la consanguinidad, pero tiene el inconveniente de que es mucho más probable que fijemos a la vez caracteres indeseables.

Todos hemos oído hablar de la consanguinidad y tenemos una idea de a que se refiere este término, pero ¿sabemos realmente lo que es la consanguinidad?

Para un individuo concreto la consanguinidad nos da la probabilidad de que este individuo haya recibido el “mismo” (no otro igual sino realmente el mismo) gen, el mismo alelo, a través de sus 2 progenitores, que a su vez lo habrían heredado ambos de un antecesor común. Lógicamente esa probabilidad será mayor cuanto mas emparentados estén esos 2 progenitores.

A veces he oído a criadores (no me estoy refiriendo a criadores de collies sino en general) decir que no hay tanto problema en cruzar padre con hija o madre con hijo, que

hermano con hermana, que no se te ocurra hacer esto último en ningún caso; pues no tienen razón, da lo mismo cualquiera de esas opciones ya que en cualquiera de esos casos la consanguinidad es la misma: $\frac{1}{4}$. Esto significa que para cualquier gen concreto la posibilidad de homocigosis por consanguinidad (por haber heredado el “mismo” alelo, no otro igual) es $\frac{1}{4}$, o también que para la cuarta parte de sus genes, ese individuo que viene de un cruce de estos es homocigoto por consanguinidad (puede ser homocigoto para otros genes por azar). Y en los cruces de abuelo con nieta, abuela con nieto o en los cruces entre medios hermanos la consanguinidad es $\frac{1}{8}$. Cuando antes hablaba de cruces entre hermanos me refería a hermanos completos, hijos del mismo padre y la misma madre, procedan de la misma o de diferentes camadas, ahora al hablar de medios hermanos me estoy refiriendo a hermanos sólo por parte de padre o sólo por parte de madre.

Si vemos que un perro tiene una característica interesante (y rara) y otro perro de la misma familia y del sexo contrario también la presenta, y los cruzamos entre sí, entonces la probabilidad de fijar esa característica en algún descendiente es $\frac{1}{4}$. ¿Interesante verdad? pero ¡ojo! estamos hablando de características observables, serían dominantes, pero muchas de las características indeseables, por ejemplo enfermedades genéticas, son recesivas y no las vemos; y la probabilidad de fijarlas en la descendencia si los dos perros que cruzamos llevan el gen correspondiente en heterocigosis (que si son de la misma familia es más probable que sea así) también es $\frac{1}{4}$.

Estas características indeseables a veces son observables enseguida en los descendientes de un cruce consanguíneo, pero otras veces no, puede tratarse de genes que en homocigosis disminuyan la fertilidad, o que predispongan para una enfermedad que podrán llegar a padecer o no, o que la padezcan pero solo a una determinada edad, cuando ya son mayores y ya la han podido transmitir a un montón de descendientes (el gen pasará a todos sus descendientes si el individuo en cuestión lo tenía fijado y, si se sigue practicando la consanguinidad, en las siguientes generaciones aparecerán muchos descendientes afectados) por eso la consanguinidad en términos generales es muy desaconsejable.

Entonces ¿la consanguinidad siempre es mala? ¿hay que evitarla siempre?

La consanguinidad como modelo de cría a seguir sí es desaconsejable pues casi siempre dará problemas (salvo que en una determinada familia no hubiese ningún gen deletéreo, con efectos perjudiciales para la salud, la fertilidad...., pero esto no lo sabemos ya que estos genes normalmente son recesivos y estarán enmascarados por hallarse en heterocigosis). Sin embargo, algunas veces la consanguinidad puede resultar la mejor forma de conseguir fijar algún rasgo interesante.

Por ejemplo en el origen o la recuperación de una raza, cuando se parte de un número pequeño de individuos es prácticamente imposible cruzar siempre individuos no emparentados, más teniendo en cuenta que determinados caracteres deseables estarán sólo presentes en una o muy pocas familias. Y también cuando por ejemplo debido a una mutación aparezca en un individuo concreto un rasgo nuevo e interesante, este carácter únicamente podrá mantenerse gracias a la consanguinidad; o cuando un carácter interesante sea tan raro que sea muy difícil, prácticamente imposible, encontrar individuos no emparentados que lo posean para poder cruzarlos.

En todos estos casos puede ser muy interesante la consanguinidad, pero sabiendo que existe el riesgo de introducir caracteres indeseables y asumiendo ese riesgo y haciendo todo lo posible por minimizarlo; cuando el rasgo deseado y el potencial carácter indeseable no están ligados (situados muy cerca sobre el mismo cromosoma, que en este caso se heredan los dos juntos) podrá haber descendientes que hereden lo bueno y otros

que hereden lo malo (si lo hubiese), y el criador deberá distinguir unos y otros, siguiendo la cría con los primeros y apartando de la misma a los segundos.

Como acabo de comentar, en el origen de todas las razas caninas es inevitable que haya habido bastante consanguinidad. Cuando por mutación surge un rasgo muy deseable, la única forma de mantenerlo es mediante la consanguinidad; luego ese rasgo puede llevar al origen de una nueva raza donde todos los individuos tengan que tener ese rasgo distintivo. Pues aquí es posible que en la raza se introduzca y se “fije” (o casi) aparte del rasgo o rasgos deseables algún defecto, que a lo mejor en ese momento y por las razones que fuese, no es evidente.

En el collie tenemos un ejemplo clarísimo de esto y es la mutación en el gen *mdr1*. Los que hayáis leído sobre el origen del collie, habréis visto que prácticamente todos los collies actuales provienen de dos grandes reproductores que vivieron en la segunda mitad del siglo XIX, uno es Old Cockie, nacido en 1868, que fue el primer ejemplar de color arena con collar blanco, aunque muy diferente al collie actual, su origen sigue siendo un misterio, pero de él tienen que descender todos los collies de color arena actuales (por lo tanto también los de otros colores) y el otro es Trefoil, nacido en 1873, tricolor y que destacó sobre todo por ser un gran reproductor.

Los antecesores de nuestros collies, a partir de los que ha ido evolucionando la raza hasta el momento actual:



1ª foto: Old Cockie, el primer collie de color arena con collar blanco.

2ª foto: Trefoil, tricolor, que no es hijo ni parece estar emparentado con Old Cockie



1ª foto: Ch. Charlemagne, nacido en 1879, hijo de Trefoil y nieto de Old Cockie

2ª foto: Ch. Christopher, nacido en 1887, descendiente de Trefoil que fue exportado a USA y del que descenderán los collies americanos.

Quien tenga tiempo y paciencia puede ir del pedigree de su collie hacia atrás y comprobar que realmente desciende por línea directa de estos dos perros: Old Cockie y Trefoil; yo lo hice hace años y lo comprobé para mi primera collie Dama Negra y para otros collies de algunos amigos.

Hemos hablado de dos ejemplares muy importantes en el origen del collie, se trata de dos machos, luego también tenía que haber hembras, pero estos dos perros se usaron mucho como reproductores durante esos años (finales de los 1860s y 1870s). La mutación en el gen *mdr1* debe ser anterior a este momento ya que también está presente en otras razas relacionadas evolutivamente con el collie, aunque en esas otras razas la frecuencia del gen mutante es más baja. Probablemente es a partir de algunos de estos perros que nuestros collies han heredado dicha mutación, que no se ha puesto de manifiesto hasta hace muy poco tiempo (no me refiero solo a la mutación que ha sido descubierta recientemente, sino a sus efectos, la sensibilidad del collie a la ivermectina y a muchos medicamentos).

Otro defecto podría haberse descubierto antes, incluso podría haber sido eliminado o casi por efecto de la selección natural; pero es que hasta hace relativamente pocos años no se desparasitaba regularmente a los perros, ni tampoco se les medicaba; de más antiguo se conoce que los collies toleran muy mal las anestésicos, luego se vio lo de la ivermectina y ahora, cada vez se sabe de más medicamentos que resultan tóxicos para los collies con la mutación. Pero para que la frecuencia del gen mutante sea tan alta en las poblaciones actuales de collies en todo el mundo (aproximadamente la frecuencia del gen es del 55% y están afectados alrededor del 80% de los ejemplares, esto se refiere al conjunto de Rough y Smooth Collie, más afectado el Rough que el Smooth, en las otras razas de la familia Collie, la frecuencia es menor, sobre todo en el Border collie es muy baja) el gen mutante tenía que estar ya presente en varios de los collies que dieron origen a la raza, sobre todo en los principales reproductores.

Eliminar un carácter tan frecuente en una raza es muy difícil, se puede hacer mediante la selección por ejemplo apartando de la cría a todos los ejemplares $-/-$ pero eso exigiría conocer el genotipo de todos los collies y un fuerte compromiso por parte de todos los criadores de todo el mundo, algo muy difícil de conseguir, y así y todo se tardaría muchísimo tiempo en eliminar el gen mutante (eliminarlo por selección contra recesivos es imposible, pero sí se podría ir disminuyendo su frecuencia); y que quede claro que simplemente por apartar de la cría a los $-/-$ no evitaríamos que pudieran seguir naciendo cachorros con este genotipo, lo que sí es que cada vez serían menos frecuentes. La única forma de eliminar el gen mutante, y además de una forma rápida, sería dejar reproducirse sólo a los individuos $+/+$ pero es que estos representan menos del 20% del total de los collies que hay actualmente, por lo que si nos quedásemos solo con estos para la cría (cosa además muy difícil de conseguir) posiblemente introduciríamos otros problemas debido a la consanguinidad y es muy probable que acabásemos perdiendo esta maravillosa raza.

Fdo: Dra. M^a Isabel Peláez de Lucas
Profesora Titular de Genética de la Universidad de León (desde 1977)
Criadora de Collies con el afijo De la Dama Negra (concedido en 1995)