



---

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO  
CENTRO UNIVERSITARIO UAEM AMECAMECA  
LICENCIATURA EN MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

GENES CÓMPlices EN LAS CAPAS: HERRAMIENTA PARA LA CRIANZA  
DE CABALLOS

TESINA  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

PRESENTA:  
CONSTANZA ENRIQUEZ TOVAR

DIRECTOR.  
DR. PEDRO ABEL HERNÁNDEZ GARCÍA

CO-DIRECTOR  
DR. JUAN JOSÉ OJEDA CARRASCO

AMECAMECA, ESTADO DE MÉXICO A MAYO DE 2024.



---

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MÉXICO  
CENTRO UNIVERSITARIO UAEM AMECAMECA  
LICENCIATURA EN MEDICINA VETERINARIA Y ZOOTECNIA

GENES CÓMPlices EN LAS CAPAS: HERRAMIENTA PARA LA CRIANZA  
DE CABALLOS

TESINA  
QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
MÉDICO VETERINARIO ZOOTECNISTA

PRESENTA:  
CONSTANZA ENRIQUEZ TOVAR

DIRECTOR.  
DR. PEDRO ABEL HERNÁNDEZ GARCÍA

CO-DIRECTOR  
DR. JUAN JOSÉ OJEDA CARRASCO

REVISORES.  
M en C. LUCINA CECILIA GUTIERREZ CASTILLO

M en DOC. GERORGINA AIDEÉ ARIAS RAMÍREZ

AMECAMECA, ESTADO DE MÉXICO A MAYO DE 2024

## ÍNDICE

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	IX
<b>2. JUSTIFICACIÓN</b> .....	3
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	5
<b>4. METODOLOGÍA</b> .....	6
<b>5. ANTECEDENTES</b> .....	7
5.1. La domesticación de los caballos .....	7
5.2. El caballo en México .....	7
5.3. El caballo en el deporte .....	8
5.4. Los criadores en el deporte ecuestre y mundo equino. ....	9
5.5. El color en el mundo ecuestre .....	10
5.6. Como influye el color en la selección del caballo .....	11
5.7. Capas de los caballos.....	12
5.8. Capas básicas .....	14
5.9. Capas diluidas .....	21
5.10. Capas modificadas.....	56
5.11. Capas con patrones blancos .....	65
5.11.1. Gen Tobiano “TO” .....	66
5.11.2. Gen Frame Overo “O” .....	68
5.11.3. Gen Leopard Complex “LP” y Appaloosa Pattern-1 “PATN-1” .....	70
5.11.4. Gen Dominant White “W” .....	73
5.11.5. Mutación W5.....	75
5.11.1. Mutación “W10” .....	76
5.11.2. Mutación “W20” .....	77
5.11.3. Mutación “W22” .....	77
5.11.4. Gen Sabino 1.....	79
5.11.5. Gen Splashed White “SW” .....	81
5.12. MITF .....	81
5.12.1. Mutación SW1 .....	82
5.12.2. Mutación SW3.....	82

5.12.3.	Mutación SW5 .....	83
5.12.4.	Mutación SW6 .....	83
5.12.5.	Mutación SW7 .....	83
5.12.6.	Mutación SW8 .....	83
5.12.7.	PAX3- SW2 y SW4 .....	84
5.12.8.	Mutación SW2 .....	84
5.12.9.	Mutación SW4 .....	84
<b>6.</b>	<b>REFLEXIONES</b> .....	<b>85</b>
<b>7.</b>	<b>CONCLUSIÓN</b> .....	<b>86</b>
<b>8.</b>	<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>1</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Características de las capas alazán en equinos .....	17
Figura 2. Características de la capa colarado en equinos .....	19
Figura 3. Características de la capa prieto en equinos .....	21
Figura 4. Características de la capa palomino en equinos .....	25
Figura 5. Características de la capa bayo en equinos. ....	27
Figura 6. Características de la capa negro cenizo en equinos .....	29
Figura 7. Características de la capa Cremello en equinos .....	31
Figura 8. Características de la capa Perlina en equinos.....	33
Figura 9. Características de la capa Smokey Cream en equinos.....	35
Figura 10. Características de la capa Champagne en equinos .....	37
Figura 11. Características de la capa Champagne Ámbar en equinos.....	38
Figura 12. Características de la capa Champagne Ámbar en equinos.....	39
Figura 13. Características de la capa Dun en Alazán en equinos.....	43
Figura 14. Características de la capa Dun en Colorado en equinos .....	45
Figura 15. Características de la capa Dun en Prieto en equinos.....	47
Figura 16. Características de la capa Pearl en Alazán en equinos .....	49
Figura 17. Características de la capa Pearl en Colorado en equinos .....	50
Figura 18. Características de la capa Pearl en Prieto en equinos.....	51
Figura 19. Características de la capa Silver en Alazán en equinos .....	53
Figura 20. Características de la capa Silver en Colorado en equinos .....	54
Figura 21. Características de la capa Silver en Prieto en equinos .....	55
Figura 22. Características de la capa Alazana y gen Grey (EEAAGG), desde el nacimiento a los 2 años .....	58
Figura 23. Características de la capa Roan en Alazán en equinos.....	61
Figura 24. Características de la capa Roan en Colorado en equinos.....	63
Figura 25. Características de la capa Roan en Prieto en equinos .....	65
Figura 26. Características de la capa Gen Tobiano en equinos .....	68
Figura 27. Características de la capa Frame Overo en equinos .....	70
Figura 28. Características de la capa Appaloosa de base prieta en equinos .....	72
Figura 29. Características de la capa Appaloosa de base colorada en equinos.....	73
Figura 30. Características de la capa con mutación W5 “Puchinguili” en equinos.....	76
Figura 31. Características de la capa con mutación W10 en equinos .....	77

Figura 32. Características de la capa con mutación W20 en equinos .....77

Figura 33. Características de la capa con mutación W22 en equinos .....79

Figura 34. Características de la capa con Gen Sabino 1 en equinos .....81

Figura 35. Características de la capa base prieta con Splash White en equinos.....82

Figura 36. Características de la capa base prieta con Splash White, mutación SW2 en equinos  
.....84

## GLOSARIO

**Agouti:** Gen responsable de la distribución de la eumelanina.

**Alelos:** Un alelo es una de dos o más versiones de una secuencia de ADN en una ubicación genómica determinada. Un individuo hereda dos alelos para cada gen, uno del padre y el otro de la madre.

**Gen:** Unidad de información en un locus de ácido desoxirribonucleico que codifica un producto génico, ya sea proteínas o ARN. Es la unidad molecular de la herencia genética, pues almacena la información genética y permite transmitirla a la descendencia.

**Locus** (singular): En genética, un locus se refiere a la ubicación específica de un gen o marcador en un cromosoma. Es un punto físico en el cromosoma donde se encuentra un gen o una secuencia de ADN.

**Loci** (plural de locus): Simplemente se refiere a múltiples loci, es decir, múltiples ubicaciones genéticas en los cromosomas. Cuando se habla de varios genes o marcadores, se pueden discutir sus loci o loci.

**Capa:** Se define atendiendo a la combinación de los colores del pelaje corto (cuerpo y extremidades), del pelo largo o crines (término que abarca tanto la melena como la cola) y, finalmente, de los ojos.

**Cigosidad:** Grado de similitud de los alelos para un rasgo genético en un organismo.

**Melanina:** Pigmento que se halla en la mayor parte de los seres vivos.

**Melanocito:** Célula de la piel y los ojos que produce y contiene la melanina.

**Microsatélite:** Segmento corto de ADN, habitualmente con una longitud de uno a seis o más pares de bases, que se repite múltiples veces en sucesión en una ubicación genómica particular.

**Melanosoma:** Compartimento donde se fabrica y almacena el pigmento, la melanina, dentro de las células pigmentarias.

**Epistasis:** Interacción entre diferentes genes al expresar un determinado carácter fenotípico, es decir, cuando la expresión de uno o más genes dependen de la expresión de otro gen.

**Extension:** Gen responsable de producir tanto eumelanina como feomelanina.

**Eumelanina:** Son pigmentos de color pardo o negro.

**Feomelanina:** Pigmentos amarillos o rojo-parduscos.

**Heredabilidad:** Proporción de la variación de caracteres biológicos en una población atribuible a la variación genotípica entre individuos.

**Recesivo:** Sección de información genética que tiene bajas probabilidades de manifestarse en el individuo.

**Dominante:** Relación entre alelos de un mismo gen, en el que uno enmascara la expresión fenotípica del otro.

**Líneas de Blaschko:** Son líneas cutáneas invisibles en condiciones normales, causadas por la migración celular durante la etapa embrionaria.



## **RESUMEN**

Este trabajo tiene como objetivo realizar una revisión bibliográfica exhaustiva para comparar la interacción de los genes relacionados en el color del pelaje de los caballos y su efecto en el fenotipo, con el fin de evaluar su utilidad como herramienta para criadores. Esta evaluación se hace con el contexto de la influencia combinada de la selección humana, la genética del color del pelaje y las demandas del mercado ecuestre. La práctica de la cría selectiva ha sido generalmente tradicional, pero en la actualidad, las preferencias de los consumidores y las tendencias del mercado están influyendo de manera creciente en las decisiones de reproducción. Por lo tanto, comprender esta interacción se vuelve crucial para mejorar la eficacia y sostenibilidad de los programas de cría equina. La comprensión de la heredabilidad de las características relacionadas con el color del pelaje y otros rasgos fenotípicos es esencial para que los criadores tomen decisiones informadas y estratégicas. Se espera que esta investigación contribuya al desarrollo de prácticas de cría más efectivas y éticas que puedan adaptarse a las cambiantes necesidades y preferencias del mercado, asegurando así la continuidad y el éxito de la industria equina en un contexto global dinámico.

## **ABSTRACT**

This work aims to conduct a comprehensive literature review to compare the interaction of genes related to horse coat color and their effect on phenotype, in order to assess their usefulness as a tool for breeders. This evaluation is done within the context of the combined influence of human selection, coat color genetics, and the demands of the equestrian market. Selective breeding practices have traditionally been common, but currently, consumer preferences and market trends are increasingly influencing breeding decisions. Therefore, understanding this interaction becomes crucial to improve the effectiveness and sustainability of equine breeding programs. Understanding the heritability of coat color-related traits and other phenotypic characteristics is essential for breeders to make informed and strategic decisions. It is expected that this research will contribute to the development of more effective and ethical breeding practices that can adapt to the changing needs and preferences of the market, thus ensuring the continuity and success of the equine industry in a dynamic global context.

## 1. INTRODUCCIÓN

Desde los albores de la domesticación, los caballos han tenido un importante impacto histórico en la humanidad usado principalmente para la guerra, bien como caballo de silla o como fuerza motriz de los carros, más adelante como herramienta en los campos agrícolas para el arado de tierras, hasta llegar a ser el animal de compañía y atleta que hoy en día se le conoce (Deraga, 2007; Klecel & Martyniuk, 2021). Esta estrecha relación histórica humano-animal (trabajo, transporte, compañero, integrante de la familia, amigo), parte se debe por la facilidad y adaptabilidad del equino a las labores, aunado a la fascinación de las personas por los colores y capas del pelaje (Budiansky, 1997; Llamas, 2015), las cuales en ocasiones aportan jerarquía, entre los propietarios (Carmona, 2008; Recht, 2022).

El estudio de la genética detrás de las capas de los caballos se remonta a principios del siglo XX, con la curiosidad de conocer la forma de transmisión hereditaria del color de estos animales (Alía, 1996; García-Martínez, 1998); junto con algunos factores externos que pueden modificar el color de la capa, tales como: la exposición al sol, edad, sexo y el estado nutricional del animal (Singh *et al.*, 2016; Reddy, 2020). Sin embargo, los caballos son capaces de producir sólo dos pigmentos; eumelanina y feomelanina (Wagoner, 1978; Thiruvankadan *et al.*, 2008). Cualquier variación sobre la capa dada por estos dos pigmentos se debe a la interacción de varios otros genes que influyen para recubrir la modificación del color, alterando el color básico por dilución, redistribución o restricción de pigmentos (Neves *et al.*, 2017; Marín-Nava *et al.*, 2022).

La pigmentación de los mamíferos se da por la melanina, teniendo dos variedades en caballos; la eumelanina, que proporciona el color negro, el cual no todos los caballos tienen la capacidad de producir, y la feomelanina, que proporciona el color rojo (Wagoner, 1978; Thiruvankadan *et al.*, 2008). A medida que el pelo crece dentro del folículo, los melanocitos inyectan gránulos de melanina en su interior. Estos dos pigmentos controlados por dos genes (gen E –de “Expresión”- y gen A- de “Agouti”) que al interactuar entre sí son los responsables de todos los colores básicos de la capa de los caballos (Bailey & Brooks, 2013; Brooks *et al.*, 2020b).

El conocer y aplicar el genotipo de los ejemplares, en combinación con otros factores genéticos al seleccionar el pie de cría puede ayudar a disminuir la posibilidad de que herede ciertas enfermedades o su predisposición, otorga control y fácil predicción sobre el genotipo de la progenie y, por ende, la selección de la gran gama de capas o colores que el productor (criadero) pueda ofrecer al mercado (García-Martínez, 1998; Thiruvenkaden *et al*, 2008; Kibler & Thompson, 2020).

El color es uno de los primeros rasgos que se seleccionaron en las nuevas especies domesticadas (Ludwing *et al.*, 2009; McFadden *et al.*, 2024a). Hoy en día, el color puede ser fundamental para el registro y, por tanto, para el valor de los caballos. Por ejemplo, en razas como el Frisón (en donde el único color reconocido es el negro; Steensma, 2023) y el Haflinger (que solo permite alazanes; Avila *et al.*, 2022) el color es más que una preferencia estética, es un requisito de la raza. De hecho, en promedio, la presencia de un patrón pinto duplica el valor de un potro con registro American Paint Horse Association (APHA), ya que el precio promedio de un potro de un año con este registro sin patrón pinto fue de \$1,540 dólares, mientras que el de un potro con patrón tobiano fue de \$2,803 dólares, esto costos fueron en el 2006 (Freeborn, 2009; Walker, 2014).

## 2. JUSTIFICACIÓN

Hasta hoy, los programas de cría animal, sobre todo los dirigidos para consumo humano, se han basado en la recolección cuidadosa de características observables relacionadas con la producción, mejoramiento de esta y de su progenie. Estas características son analizadas mediante sistemas estadísticos y biométricos con el objetivo de identificar los efectos deseables los cuales representan una importancia económica.

Dentro de los aspectos de la cría de animales como industria se debe tener en cuenta que cada día, los productos (los animales) deben de satisfacer las necesidades y demandas de los clientes, como lo es el caso del pelaje. Tomando en cuenta que la capa es de las primeras características que observamos en un caballo y que, para cada cliente, habrá capas más deseables, y más rentables que otras. Es en ese contexto donde el mejoramiento debe ser entendido desde el punto de vista del comprador (cliente), debemos estar seguros de que el animal tiene características definidas y cuantificables, como lo es la capa de pelaje ya que es heredable. Con una creciente demanda en el mercado por capas más llamativas o especiales, la reproducción y crianza de ejemplares con genes modificadores de las capas base se van a ver incrementados, ya que va a pasar a ser una tendencia lo que presenta retos y problemáticas a futuro.

En caso de los equinos, para mejorar su selección y cría, es necesario utilizar nuevos sistemas que complementen los métodos de crianza ya existentes. Los adelantos en genética molecular han desarrollado técnicas útiles en mejoramiento una de estas es la Selección Asistida por Marcadores Genético (MAS, por sus siglas en inglés Marker Assisted Selection) la cual permite evaluar características deseadas directamente sobre el material genético de animales nacidos y por nacer; esta técnica se perfila como la mejor opción para la selección de animales. La utilización de esta técnica aunado a las nuevas tecnologías de reproducción (transferencia de embriones, IA, clonaje, etc.) permite que rápidamente se puedan producir generaciones enteras con características genéticas de producción deseables.

Este escenario llama a una concientización de las pautas y medidas de precaución que se deben de tomar al realizar la reproducción (cruzas) de los caballos, como los estudios genéticos, ya que la expresión genotípica no siempre se refleja fácilmente en la fenotípica, lo que podría resultar en cruzas que generen progenie enferma o incluso, muerta. Por lo mencionado anteriormente es de importancia realizar una investigación documental en donde se mencionen las condiciones y alternativas en donde se tome en cuenta los diferentes genes los cuales puedan diluir, restringir a determinadas partes del cuerpo e incluso bloquear su manifestación. Por otra parte, tiende a ser un factor decisivo en los clientes que muestran favoritismo para ciertas capas, ya que estas sirven como identificación racial y, más importante, marcan tendencia en la demanda del mercado.

### 3. OBJETIVOS

➤ Objetivo general:

Llevar a cabo una amplia revisión bibliográfica para comparar la interacción de genes involucrados con el color de la capa de los caballos y su efecto fenotípicamente, como posible aspecto de la heredabilidad como una herramienta para criadores.

➤ Objetivos específicos:

- Describir los genes que conforman las capas básicas y genes modificadores.
- Comparar la interacción de diferentes genes y como influyen en la expresión externa del color de la capa del caballo.
- Ilustrar mediante imágenes la expresión fenotípica en las diferentes capas de caballos de acuerdo con su genotipo.
- Explicar la heredabilidad de los genes responsables del color en los caballos.

#### 4. METODOLOGÍA

Se realizó una investigación documental, la cual consistió en la revisión bibliográfica de artículos de carácter técnico y científico, como son los documentos publicados en journals científicos y algunas revistas de divulgación con reconocimiento por su calidad; se emplearon principalmente revistas científicas, bases de datos, libros, capítulos de libro, tesis y memorias entre otros, con la finalidad de obtener información pertinente, adecuada, precisa y amplia para la elaboración de este documento

Como parte de la búsqueda de las revistas o journals de carácter científico que se emplearon en la escritura de este documento se pueden incluir:

- Journal of Animal Breeding and Genetics
- Journal of Heredity
- Journal of Equine Veterinary Science
- International Journal of Equine Science
- Equine Veterinary Journal
- Journal of Animal and Veterinary Advances
- *Genes*
- Journal of Animal Breeding and Biotechnology
- Equine Veterinary Education
- Theriogenology

Una vez obtenida la información de los artículos se elaboró una base de datos, en la cual se procedió a ordenar y sistematizar la información recabada y así estructurar el texto que dará como resultado a este documento, en donde se pretende resaltar los genes involucrados en el pelaje y capas de equinos, utilizados en los caballos de crianza en México.

Todos los documentos consultados para la elaboración de este documento fueron reportados en la parte de literatura citada. El diseño y escritura de esta tesina tendrá la única finalidad de proporcionar al lector, la información documental mínima para poder conocer el pelaje y capas de los caballos que se encuentren de tendencia en México.



## 5. ANTECEDENTES

### 5.1. La domesticación de los caballos

Se calcula que el caballo fue domesticado y montado hace cinco o seis milenios, al lado norte del Mar Negro. Los datos señalan que pronto el hombre encontró los grandes beneficios resultantes de su uso como transporte, y su gran valor en situaciones de guerra y cacería (Budiansky, 1997; Niskanen 2023). Estos caballos tempranos fueron de estatura baja y, según los dibujos y artefactos encontrados, su apariencia era igual a la del caballo salvaje actual de Mongolia. Sobre los primeros intentos de montar a caballo en la estepa, una propuesta factible es que lo hayan hecho jóvenes pastores, para mover su ganado lechero, que incluía yeguas de baja estatura, de espalda ancha y de carácter dócil; las yeguas, igual que las vacas, eran ordeñadas. Es posible imaginar que fue fácil subir a una de ellas, sin la necesidad de un freno o una silla, porque la yegua, por sí sola, debía seguir a la manada. Así los pastores evitaban una larga caminata a pie sobre terrenos difíciles (Chenevix-Trench, 1970; Li *et al.*, 2023). Todo indica que estas personas de la estepa fueron los primeros en domesticar, montar y usar el caballo para tirar carretas y carros. Pero para 2000 a. C., el uso del carro tirado por caballos en las guerras, se extendió a lugares como China, India, Mesopotamia, Persia, Egipto, Grecia y el norte y oeste de Europa (Budiansky, 1997; Taylor *et al.*, 2023).

### 5.2. El caballo en México

Hernán Cortés trajo consigo diecinueve de estos animales, los cuales pisaron tierra mexicana el 21 de abril de 1519. Los caballos que Cortés trajo han sido considerados erróneamente como los fundadores de la ganadería equina en México, a pesar de haber sido los primeros animales llegados a estas tierras, más fueron usados en la guerra que en la reproducción, además, casi todos murieron en la refriega (Hinz, *et al.* 2021). Por lo tanto, esos caballos no pudieron ser los generadores de la caballada mexicana, unos porque no eran garañones y otros porque sucumbieron en la lucha.

La proliferación de caballos y otro tipo de ganado tuvo tal auge que en 1529 fue necesario que cada propietario tuviera su hierro o marca registrada (Prescott, 2023). Los hierros debían ser diferentes unos de otros, lo que nos revela el rápido y fabuloso crecimiento de la ganadería caballar y vacuna en la Nueva España. Cuando el primer Virrey de la Nueva España, Antonio de Mendoza, hizo entrega del virreinato a Luis de Velasco, ya no eran suficientes los pastos en el valle de México, por lo que hubo que buscar nuevas pasturas en el Valle de Toluca (Márquez, 2010).

Entre los conquistadores hubo experimentados caballistas que conocían y practicaban el juego de cañas, las carreras de cintas y otros ejercicios que a su vez habían heredado de los árabes. A los naturales les era imposible imitarlos porque les estaba prohibido montar a caballo. Más tarde se fueron eliminando tan severas restricciones, otorgándoles permisos especiales para que algunos nativos pudieran cabalgar. Así, en el siglo XVI, Luis de Velasco, segundo Virrey de la Nueva España, concedió permiso a los caciques montar a caballo con la condición de que usaran sillas mexicanas y en 1619 se autorizó cabalgar a algunos indígenas (Carmona, 2008).

### 5.3. El caballo en el deporte

Los juegos hípicos, o deportes ecuestres de ahora, de carreras y cacerías reales, comenzaron desde tiempos muy tempranos en la historia del caballo domesticado. En la *Ilíada* hay referencia a los juegos de carreras de carros jalados por caballos en la época de la guerra de Troya en el siglo XIII a.C. Otro ejemplo es la introducción de carreras de carros con cuatro caballos, cuadrigas, en la 23 Olimpiada, en el año 684 a. C. Los bellísimos relieves que se encuentran en el Museo Británico señalan escenas de la cacería real de leones, en carros jalados por caballos en Asiria durante el siglo IX a. C. Fueron notables las representaciones ostentosas de los monarcas participando en las cacerías reales, en el Cercano Oriente, Grecia y China (Budiansky, 1997; Bell, 2021).

Pero el cambio hacia el uso generalizado del caballo con fines deportivos como principal actividad, vino en los tiempos modernos. Con las innovaciones tecnológicas, el caballo poco a poco fue menos necesario para el transporte, carga y tiro, principalmente

en los países desarrollados, por la introducción del automóvil, camión de carga y el tractor para trabajar la tierra. Pero, entre personas con una herencia cultural fuertemente ligada al caballo, no se acabó su función, siguió dentro del mundo del deporte. Incluso, muchas de las disciplinas hípicas consideradas como deportes ahora, son modificaciones y transformaciones de las tareas comunes del trabajo empeñado anteriormente (Turkmen & Ziyagil, 2023).

Ejemplos notorios de esas actividades son el rodeo en Estados Unidos y la charreada y jaripeo en México, deportes que ahora representan el trabajo con ganado equino y bovino en los ranchos. La monta española con los caballos Andaluces, o lo que hoy en día es registrado como caballo PRE (Pura Raza Español), señala la habilidad para el manejo de ganado bovino y en especial, ganado bravo (Ripollés *et al.*, 2022). El deporte con esta raza de caballos ahora es básicamente competir en eventos donde muestran sus aptitudes; pasos especiales y propios de la raza, su conformación y su aspecto estético. Su monta implica métodos básicos de una disciplina de máxima dominación del caballo, la Doma Española. Las ganaderías o yeguas como dicen son de mucha importancia con esta raza, y parte de la actividad es demostrar la calidad de los sementales, yeguas y crías (Bartolomé *et al.*, 2022).

#### 5.4. Los criadores en el deporte ecuestre y mundo equino.

El deporte ecuestre hoy en día depende, en gran parte, de los criadores de caballos, de las asociaciones de razas específicas y de la compraventa a través de agentes oficiales o particulares. Su mercado es importante y el valor de un caballo está sujeto a la oferta y demanda, según la disciplina y el nivel dentro de ella (Deraga, 2007; Gems *et al.*, 2022).

En el momento en que el caballo comenzó a tener más importancia en el mundo del deporte y menos en el trabajo, su valor cambió junto con la exigencia de mejorar y obtener equinos de más capacidades dentro de su área deportiva (Chenevix-Trench 1970; Palmer & Chavatte-Palmer, 2020). El deporte relacionado al caballo va en aumento y, consecuentemente, la demanda de criadores especializados en razas específicas. El mercado del caballo es fuerte y es un importante ingreso económico tanto para el granjero

de producción familiar como para los grandes criaderos tipo empresas (Koveshikov *et al*, 2020). Junto con este aumento, crecen también las necesidades del jinete y el entrenador de servicios de personas que forman el equipo, veterinarios, caballerangos, técnicos en nutrición, talabarteros, herreros, todos necesarios para que la actividad de competencia funcione respecto al caballo. Entre los criadores, agentes de compraventa, entrenadores, asociaciones, clubes y establecimientos de venta de productos dedicados al deporte equino, existe un mercado competitivo y fuerte en el mundo occidental. El deporte y el caballo se han convertido en un factor económico considerable (Lambert, 2022).

#### 5.5. El color en el mundo ecuestre

Estudios genéticos han demostrado que la variación del color del pelaje surgió rápidamente durante la domesticación, como resultado de la selección humana (Fang *et al*, 2009). Recientemente, Ludwig *et al*. (2009) publicaron un estudio sobre la aparición y la frecuencia de los alelos del color del pelaje ADN de caballos desde el Pleistoceno hasta la época romana. Hallaron una menor variación del color en poblaciones antiguas de caballos salvajes que en las poblaciones de caballos domesticados.

Aunque algún color de pelaje específico puede ser esencial para la supervivencia en la naturaleza (por ejemplo, camuflaje, comportamiento de apareamiento, tolerancia a patógenos y adaptación ambiental) (Gilbert, 2006), las preferencias y la demanda humana ha favorecido ciertos alelos poco comunes que han dado lugar a fenotipos antes desconocidos debido a la cría selectiva (Klungland & Vage, 2000). Como los colores del pelaje parecen seguir modos de herencia mendeliana relativamente sencillos la mayor parte del tiempo, fueron uno de los primeros rasgos que se analizaron sistemáticamente a nivel molecular (Guimaraes *et al*, 2020). Además, proporcionan modelos únicos para estudiar la función y regulación de los genes, es decir, modelos para investigar las relaciones entre variación fenotípica, genotipos particulares y procesos fisiológicos (Rieder, 2009).

Los genes que controlan el color del pelaje se conocen desde hace mucho tiempo; sin embargo, tan sólo recientemente se identificaron los alelos funcionales o alelos

marcadores a nivel del ADN (Junqueira *et al*, 2021). Hoy en día, los fenotipos del color del pelaje (especialmente las marcas de color) tienen una importancia práctica en la identificación de caballos individuales. Los colores del pelaje dan a primera vista, una pista sobre si los alelos entre los padres y los hijos se han segregado correctamente o no (p. ej., la regla del gris: un caballo gris tiene al menos un padre gris; regla del alazán: la cruce entre alazanes siempre da como resultado un alazán) (Bowling, 2000).

#### 5.6. Como influye el color en la selección del caballo

El precio de un caballo puede variar considerablemente en función de varios factores, como su raza, edad, entrenamiento, pedigrí, conformación y, en cierta medida, el color de su pelaje. He aquí algunas razones por las que ciertos colores de caballo pueden ser más caros que otros:

1. Rareza: Los colores de pelaje que son relativamente raros dentro de una raza en particular pueden alcanzar precios más altos porque tienen mayor demanda entre los aficionados a los caballos y los criadores que buscan diversificar las líneas de sangre (Kibler & Thompson, 2020). Por ejemplo, ciertos colores diluidos como el champán o incluso ciertos tonos de pelaje pueden ser menos comunes en algunas razas, lo que hace que los caballos con estos colores sean más valiosos.

2. Estándares de raza: Algunas razas de caballos tienen estrictos estándares de raza que dictan colores o patrones de pelaje específicos. Los caballos que se ajustan perfectamente a estos estándares, incluido el color de su pelaje, pueden ser más valiosos porque se consideran representantes "ideales" de la raza (Taylor *et al.*, 2006).

3. Récords de rendimiento: Los caballos con colores de pelaje específicos que han destacado en disciplinas de rendimiento (por ejemplo, carreras, salto de obstáculos, doma, eventos de rodeo) pueden alcanzar precios más altos porque demuestran sus habilidades además de su coloración única (Stachurska *et al*, 2007).

4. Pedigrí y líneas de sangre: Los caballos con colores de capa deseables que también proceden de líneas de sangre conocidas y de éxito pueden ser más caros porque se

consideran más valiosos para la cría (Ashburn *et al.*, 2021). Los compradores suelen estar dispuestos a pagar una prima por caballos con pedigrí probado que además produzcan colores poco frecuentes y llamativos.

5. Conformación y salud: El color del pelaje de un caballo es sólo un aspecto de su apariencia general. Los caballos con buena conformación (estructura corporal correcta) y excelente salud suelen ser más valiosos, independientemente de su color de capa (Lange *et al.*, 2010).

6. Tendencias del mercado: Las tendencias del mercado y las modas pueden influir en el atractivo y el precio de determinados colores de pelaje. Por ejemplo, ciertos colores pueden ponerse de moda en las exposiciones, lo que puede hacer subir la demanda y los precios (Allen, 2013).

7. Preferencias personales: Algunos compradores simplemente tienen preferencias personales por colores de pelaje específicos, y pueden estar dispuestos a pagar más por un caballo que coincida con su elección de color ideal (Górecka-Bruzda *et al.*, 2011).

Es importante señalar que, aunque el color del pelaje puede influir en el precio de un caballo, es sólo uno de los muchos factores que contribuyen a su valor global. El temperamento, el entrenamiento, el historial clínico y la capacidad de rendimiento de un caballo suelen ser consideraciones más importantes para los compradores. Además, los precios de mercado pueden variar según la región y temporada, por lo que lo que se considera un color de caballo caro en una zona o época puede diferir de otro. En última instancia, el valor de un caballo está determinado por una combinación de factores, y el color del pelaje es sólo una pieza del rompecabezas.

#### 5.7. Capas de los caballos

Se le denomina capa al color del caballo, en el que influyen el pelo y la piel. Aunque capa es su nombre correcto, es frecuente oír hablar a los aficionados del “pelo” de los caballos. El pelo del caballo –excepto cola y crines– cambia dos veces al año (Llamas, 2015). Hay unos apéndices pilosos permanentes en cola, crines, párpados y hocico (Gunderman,

2023). Los innumerables pelos que cubren el cuerpo del caballo son estacionales, cambiando en primavera y otoño, en previsión del verano e invierno próximos. El pelo reacciona de forma automática a la temperatura, ya que con el frío se levanta, envolviendo a la piel en una cámara de aire que hace de cubierta aislante. El pelo del caballo no “se pone de pie” con el frío, y nunca por los estados emocionales de supervivencia o de ira, como pueden producirse en el perro, el gato u otros animales (Sobrino *et al*, 2016). Cuando empiezan a subir las temperaturas, el caballo se despoja de su “abrigo”, pierde los pelos largos, y se muestra en pocos días con un pelo corto y sentado, en cuyo brillo colaboran ahora con más vistosidad las glándulas sebáceas (Deraga, 2017).

La piel de un animal no tiene el mismo grosor en todas las partes de su cuerpo (Gunderman, 2023; el espesor depende unas veces de su conexión con estructuras internas del cuerpo, y otras de la necesidad de protección para ciertas regiones más expuestas a recibir golpes o contusiones, o que precisan defenderse en mayor medida de los elementos atmosféricos. La piel delgada se sitúa preferentemente en el hocico, los flancos, las ingles, axilas y codillos, regiones que cubren partes muy móviles del caballo, y cuya piel necesita tener una gran elasticidad (Rieder *et al*, 2001).

La nomenclatura de color de la capa varía según los países y las asociaciones de razas; además, muchos factores pueden modificar el color de la capa, como la exposición al sol, la edad, el sexo y el estado nutricional del animal. Sin embargo, los caballos son capaces de producir sólo dos pigmentos; la eumelanina, que proporciona el color negro, el cual no todos los caballos tienen la capacidad de producir, y la feomelanina, que proporciona el color rojo (Thiruvankaden *et al*, 2008).

La coloración en los mamíferos, y más concretamente en los équidos, depende básicamente de la producción del pigmento conocido como “melanina” ubicada dentro de los melanosomas, los cuales así mismo se encuentran 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 marrón y negro.

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; Li *et al*, 2021). 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 las de la matriz germinativa del pelo, produciéndose la coloración (Alía, 1996; Hashimoto *et al*, 2021).

Los melanosomas se pueden distribuir homogéneamente a lo largo del pelo o no, de modo que al encontrarse en mayor o menor grado proporcionarán todos los matices posibles de coloración, influenciada ésta por la reflexión de las ondas luminosas (Pares *et al.*, 1994; McFadden *et al.*, 2024a). Por tanto, el aspecto final de la capa dependerá no solo del tipo de pigmento, sino también de la cantidad, localización y forma de los gránulos.

La capa en los caballos supone un importante factor a considerar ya sea para su identificación o como preferencia para su selección. Está constituida por el conjunto de pigmentación de la piel y el pelo. Realmente, la nomenclatura de las capas genera una confusión notoria en su descripción por lo que desde antiguo es un tema profusamente tratado en los manuales de veterinaria. Muchas son las clasificaciones de capas que se han realizado por diferentes autores.

La capa, en definitiva, engloba particularidades totales y regionales que han de ser tenidas en cuenta como un carácter distintivo; motivo por el cual lo trataremos del siguiente modo; capas básicas, capas diluidas y capas modificadas.

## 5.8. Capas básicas



Los caballos tienen tres colores básicos de la capa: rojo (alazán), colorado y negro (prieto), todos los cuales están controlados por la interacción de dos genes (Locke *et al*, 2001). El gen de locus Extension (E) controla la producción del pigmento negro (eumelanina) y del pigmento rojo (feomelanina). El gen del locus Agouti (A) locus controla la ubicación del pigmento negro en la capa del caballo y expresa el pigmento rojo o amarillo (feomelanina) (Bricker *et al*, 2003). Sin contar marcas blancas, los caballos alazanes se caracterizan por el pigmento eumelanina (negro/marrón) en la piel y pigmento feomelanina (pigmento rojo/amarillo) en el pelo (crines y cola incluidas). En cambio, los caballos negros tienen la piel y el pelo pigmentados de negro de forma uniforme. Los colorados presentan feomelanina (cuerpo) y eumelanina (crin, cola y parte inferior de las patas) (Bowling, 2000).

El receptor de melanocortina-1 (MC1R), codificado por el locus Extension (E), y su antagonista peptídico, la proteína de señalización Agouti (ASIP), codificada por el locus Agouti (A), controlan las cantidades relativas de pigmentos de melanina en los mamíferos. ASIP actúa como antagonista indirecto del MC1R al anular la acción de la hormona estimulante de melanocitos. La mutación por pérdida de función del MC1R produce pigmento rojo/amarillo (feomelanina), mientras que la mutación de ganancia de función del MC1R o la de función de ASIP da lugar a la producción de pigmento negro, es decir, eumelanina (Rieder *et al*, 2001).

En el caballo, los colores básicos antes ya mencionados (alazán, colorado y negro), están determinados hasta ahora por cuatro alelos, dos de ellos codificados por el locus Extension (E) (EE y Ee) y dos codificados por el locus Agouti (A) (AA y Aa). El alazán y el negro siguen un modo de herencia recesivo (Ee/Ee y Aa/Aa), siendo el alazán epistático sobre el negro (Rieder *et al*, 2000). Por tanto, el negro sólo se expresa cuando el genotipo en el locus Extension difiere de Ee/Ee. El colorado es el resultado de combinaciones alélicas distintas de Ee/Ee en el locus Extension y Aa/Aa en el locus Agouti.

Se entiende así que, los genes dominantes son capaces de hacer aparecer un determinado carácter hereditario cualquiera sea el gen que constituye su par. Los genes recesivos manifiestan su efecto sólo en ausencia de su alelo dominante, o sea, su efecto

se produce sólo si aparece en doble dosis en las células del organismo (Castle, 1948; Bailey & Brooks, 2020a). Cuando los miembros de un par de alelos son iguales en un individuo, se dice que es homocigoto para el rasgo hereditario en cuestión, por ejemplo; homocigoto para gen Extension = EE, donde se escribe en mayúscula para denotar la presencia del gen. Cuando los miembros del par alelo son distintos, el individuo es heterocigoto para el rasgo, por ejemplo; heterocigoto para gen Extension = Ee, donde se escribe en minúscula para denotar la ausencia del gen en uno o dos alelos, anotando primero el gen presente (dominante) según la nomenclatura mendeliana.

A continuación, ilustraremos diferentes fenotipos de las capas básicas con sus respectivos genotipos.

#### 5.8.1. Rojo (Alazán)

“Alazán” etimológicamente proviene del árabe, del término “al’-arcar” que significa rubio, rojizo. Los caballos alazanes, o "rojos", varían en tonalidades desde el dorado casi miel, pasando por el rojo anaranjado, hasta el cobrizo, chocolate y casi negro. El color se debe a diversas formas y densidades del pigmento rojo feomelanina (Wagoner, 1978). El gen que hace que los caballos alazanes sean alazanes se denomina locus Extension o E. Se conocen dos alelos (formas) de este gen, denominados “E y e” (Almeida, 2012). “E” es el alelo dominante y el pelaje de los caballos con este alelo contiene pigmento negro. El alelo “e” difiere ligeramente en su composición molecular, pero tiene el mismo efecto sobre el color del caballo, ya que provoca un cambio de la producción de pigmento de eumelanina negra a pigmento de feomelanina roja. Los caballos alazanes son homocigotos para el alelo recesivo, o de genotipo “e”.

Desde el punto de vista genético, cualquier caballo homocigótico para alelos recesivos en el locus de Extension debería clasificarse como alazán, incluidos los más oscuros. No obstante, el color de los caballos alazanes puede variar según la época del año y las condiciones ambientales (especialmente la alimentación) (Singh *et al.*, 2016).



Caballo alazán, representación más común de este color.

Genotipo: eeaa, recesivo en ambos alelos de Extension, permitiendo que la feomelanina se distribuya homogéneamente en todo el cuerpo.



Yegua alazana, fenotipo más oscuro, aun así, mantiene el área de la corona clara y distintivamente roja, al igual que las orejas que carecen del borde negro que los colorados tienen. Genotipo: eeAa, recesiva homocigoto para extension, por lo que siempre pasara una copia recesiva (e) a su progenie.

Figura 1. Características de las capas alazán en equinos

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics

### 5.8.2. Colorado

El termino colorado significa "marrón rojizo", generalmente usado para caballos, se originó a mediados del siglo XIV, del latín badius "castaño", de la raíz PIE \*badyo- "amarillo, marrón" (Castellano & Márisco,1995). El color colorado se define por un pelaje marrón rojizo a marrón amarillento con pigmento negro, en las crines, la punta de las

orejas, la cola y la parte inferior de las patas, a estas áreas también se le conocen como cabos (Khanshour *et al*, 2019). La coloración de los caballos colorados puede variar de clara a oscura, y algunos pueden parecer casi negros. Para ser clasificado oficialmente como un caballo colorado, este debe tener una combinación específica de genes, incluidos el alelo E y el alelo Agouti; estos genes dependen unos de otros para producir un caballo colorado.

Los caballos colorados tienen al menos un gen alelo E, lo que se traduce a E/E o E/e. Todos tienen como mínimo un gen que provoca la producción de pigmento negro; otro gen que desempeña un papel importante es el gen Agouti. El gen Agouti dirige la distribución del pigmento negro; el Agouti dominante ("A") da lugar al color base negro "E" restringido a los puntos del caballo; los puntos o cabos son las patas, las crines, la cola y las puntas de las orejas del caballo (Dell *et al.*, 2021).



Yegua colorada con un fenotipo muy oscuro, confundible con prieto, pero se identifica como colorado por los tonos rojizos en el área del vientre y ollares.

Genotipo: EE $Aa$ , homocigoto dominante para Extension por lo que nunca tendrá progenie de base alazán.



Caballo colorado con fenotipo oscuro. A este tono también se le conoce como “retinto”, sin embargo, este es un término solo refiriéndose a la tonalidad del caballo. Este caballo se identifica como colorado por el color marrón de los ollares y vientre.

Genotipo: EEAA, homocigoto dominante para Extension y Agouti por lo que su progenie siempre será de base colorada.



Yegua colorada, fenotipo más común para este color, color marrón rojizo del cuerpo y la clara distinción del color negro en las patas, crin, cola y bordes de las orejas.

Genotipo: EEAA, homocigoto dominante para Extension y Agouti.

Figura 2. características de la capa colorado en equinos

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics

### 5.8.3. Prieto

El término “prieto” hace referencia a un color muy oscuro y que casi no se distingue del negro (RAE, 2022). Se usa para describir caballos con pelaje negro, en su totalidad, tronco, miembros, crin, cola y piel. Genéticamente los caballos negros tienen por lo menos un alelo dominante en el locus de Extension y ambos alelos recesivos para Agouti, lo que se traduce a Eeaa o EEaa. El alelo dominante en Extension provoca la producción de pigmento negro (eumelanina) mientras que el locus Agouti controla la distribución de ese pigmento, determinando si el caballo será completamente negro o si tendrá marcas en otras partes del cuerpo (Castle & Singleton, 1960; Cosso *et al.*, 2022). El alelo recesivo



en el locus Agouti no afecta la producción de eumelanina, por lo que los caballos con este genotipo son completamente negros.

El pelaje de algunos caballos negros se decolora -o más bien enrojece- con el sol. Sin embargo, el fenómeno es bien conocido y no se limita a los caballos, sino que se da en personas y gatos, y probablemente también en otros animales (Mossman, 1931; Hemming, 2023), es un fenómeno conocido pero cuya base genética aún se desconoce, más bien se atribuye a factores externos como el ambiente, alimentación, entre otros.

Criar caballos negros puede ser más complicado que criar caballos alazanes, ya que si cruzas alazanes con alazán, el potrillo siempre será alazán, cruzar dos caballos negros puede resultar en un potrillo negro o alazán, dependiendo del genotipo de los padres. Para los criadores interesados en producir caballos negros, la prueba del factor rojo (Gen Agouti) es útil para distinguir entre diferentes alelos.



Caballo prieto, es fácil de observar el tono oscuro uniforme en todo el cuerpo.

Genotipo:  $EEaa$ , homocigoto dominante para Extension, por lo que siempre pasara una copia a su progeie.



Caballo prieto con los tonos marrones/rojizos característicos de un pelaje decolorado por factores ambientales, aun así, este es un caballo prieto.

Genotipo:  $EEaa$ , idéntico al caballo anterior, prueba que el tono no es totalmente genético, más bien ambiental.



Yegua prieta, color uniforme e intenso. No por ser heterocigoto, disminuye el tono de su color.

Genotipo: E<sub>e</sub>a<sub>a</sub>, heterocigoto para Extension, podrá tener progenie de cualquiera de las tres bases.



Caballo prieto, caso extremo de decoloración, probablemente debido a desbalance mineral. Aun así, se nota el color uniforme, el tono amarillento quemado descarta colorado.

Genotipo: E<sub>e</sub>a<sub>a</sub>, heterocigoto para Extension, homocigoto recesivo para Agouti como todos los caballos prietos.

Figura 3. Características de la capa prieto en equinos

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics

### 5.9. Capas diluidas

Las capas diluidas ocurren cuando las proteínas codificadas por genes específicos alteran la cantidad de pigmento o la deposición de pigmento en las estructuras receptoras (Neves *et al.*, 2017). Estos genes actúan sobre la capa base, es decir, diluyen el color ya existente, generando uno nuevo sin eliminar la interacción de los genes Extension y Agouti. Algunos de estos genes de dilución afectan sólo a un tipo de pigmento (rojo o negro), mientras que otros afectan a ambos (rojo y negro). Algunos diluyen tanto el tronco

como los cabos (crin, cola, parte inferior de las patas, bordes de las orejas), mientras que otros diluyen principalmente los cabos, y otros no afectan a los cabos y sólo diluyen el pelaje. Se han identificado seis genes de dilución diferentes en caballos, los cuales son; Cream (Crema), Champagne, Dun, Pearl (Perla) y Silver (Sponenberg *et al.*, 2017).

#### 5.9.1. Gen Cream “Cr”

Una dilución muy común; resulta de una mutación dominante en el gen de la proteína transportadora asociada a la membrana (MATP) y se cree que interrumpe el tráfico de moléculas de pigmento a los melanocitos en desarrollo (Mariat *et al.*, 2003); esta mutación apareció hace unos 2,600 a 2,800 años (Ludwig *et al.*, 2009). Anteriormente, el gen MATP estaba representado por la letra C; esto viene de una época en la que se pensaba que un gen "C" (con "C" que significa "color") era responsable del color sobre el cuerpo, de modo que los caballos doble diluidos, o homocigotos en crema, carecían del "gen del color" y eran considerados como albinos (Neves *et al.*, 2017). Dicha dilución en crema aún no se había postulado en aquella época; actualmente, se escribe “Cr”.

El efecto sobre el color del pelaje depende de la cigosidad alélica, lo que se denomina dominancia incompleta (Mercer *et al.*, 1991; Brancalion *et al.*, 2022). Esto significa que la homocigosidad o heterocigosidad del alelo dominante afecta de forma diferente al fenotipo; en el caso de la dilución crema, ocurre que la homocigosidad del alelo dominante afecta al fenotipo de forma más agresiva que la heterocigosidad.

El gen Crema (Cr) actúa diferente sobre el pigmento, dependiendo del tipo de pigmento (eumelanina o feomelanina) y de la cigosidad del gen. Existen diferentes efectos de la dilución de crema sobre los caballos feomelánicos (pigmento rojo) y eumelánicos (pigmento negro). El gen diluye el pigmento rojo (feomelanina) en pigmento amarillo en su forma heterocigota, generando palominos, bayos y smokey black, mientras que en su forma homocigota diluye cualquier pigmento a crema pálido, incluyendo la piel que se torna rosa y los ojos los cuales son azul brillante. A estos caballos se les conoce como cremellos, perlinos y smokey cream (Locke *et al.*, 2001; Holl *et al.*, 2019; Gower, 2021).



### 5.9.2. Palomino

Es un caballo con base roja (alazán) y un alelo del gen crema, lo que se traduce al genotipo eeAaCrcr, eeAACrcr o eeaaCrcr. Fenotípicamente el pelaje rojo se diluye a un tono amarillo sobre todo su cuerpo; pueden ser tan oscuros como caramelo o parecer casi blancos; por lo general tienen crin y cola blanca, crema o plateada. Se producen melenas y colas del mismo color del pelaje, pero esto es raro. Sus ojos y piel suelen ser oscuros, pero algunos palominos nunca alcanzan la pigmentación completa, pueden nacer con ojos azules que nunca se oscurecen completamente, y piel rosada que desarrolla lunares o pecas; se confunden muy fácilmente con el fenotipo de champán de oro (Castle & Singleton, 1960; Marín-Navas *et al.*, 2022).

De potros, los palominos nacen con piel clara con tonalidades salmón, la cual se oscurece en el lapso de los primeros días. La tonalidad del potro recién nacido puede variar inmensamente, desde un tono muy claro que se puede confundir con un doble diluido. En esos casos, es de gran ayuda fijarse en el color de los cascos, ya que estos serán oscuros, al contrario de los potros que realmente son doble diluidos que tendrán cascos claros. Cabe mencionar que esto solo es referencia cuando los potros no tienen albos, ya que al tener marcas blancas la piel y por consiguiente los cascos perderán su pigmento y aparecerá rosa.

Por otro lado, los potros pueden nacer de un tono rojo intenso que se podría confundir con un potro alazán, pero siempre tendrá un subtono dorado/amarillo. En estos casos para poder diferenciarlos, se debe observar las pestañas del potro, si es palomino tendrán un tono claro entre crema y dorado, y si es alazán serán rojas. También se debe considerar que en estos casos el pelaje se irá aclarando con el paso de los días, y la crin y cola brotará de color claro. En ambos casos se debe considerar el linaje del potro ya que solo es posible que sea palomino (o cualquier color diluido crema) si por lo menos un progenitor tiene uno o dos alelos del gen "Crema".



Caballo palomino, expresión fenotípica común de este color. Nótese el color amarillo parejo en el cuerpo, crin y cola color crema blanquecina y piel oscura. Genotipo: eeAaCrCr, como todos los palominos y caballos de base alazán en homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y un alelo de Crema.



Caballo palomino, expresión más clara del fenotipo, aun así, se nota el color crema parejo en su tronco y el tono más claro de la crin y cola. Genotipo: eeAACrCr, homocigoto dominante para Agouti por lo que siempre pasara una copia dominante a su progenie, heterocigoto para Crema.



Potro con días de nacido, fenotipo claro al nacimiento. Se identifica como palomino por la piel oscura en su hocico, ojos oscuros y el tono beige de su pelaje. Genotipo: eeAaCrCr, heterocigoto para Agouti y Crema.



Potranca con 8 horas de nacida, fenotipo oscuro al nacimiento. Se identifica como palomino por el tono salmón de la piel, el tono dorado del pelo en el tronco y claro en las extremidades y vientre, además de las pestañas, crin y cola demostrando raíces claras.  
Genotipo: eeAaCrCr, heterocigoto para Agouti y Crema.

Figura 4. Características de la capa palomino en equinos

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics

### 5.9.3. Bayo

Es un caballo con base colorada y un alelo del gen Crema, por lo que su genotipo sería EeAaCrCr, EEaAcrCr, EEAAcrCr, EeAAcrCr. Fenotípicamente genera un color de pelaje de los caballos caracterizado por un cuerpo de color amarillo o marrón claro con puntos negros, que incluyen la crin, cola, parte inferior de las patas y, a menudo, la punta de las orejas (Sponenber, 2017).

Esta coloración es el resultado de la combinación específica de los genes ya antes mencionados que influyen en la distribución de pigmentos en el pelaje del caballo, donde el gen crema en su forma heterocigota solo diluye la feomelanina (pigmento rojo) y no tiene efecto sobre la eumelanina (pigmento negro) dando así el contraste entre cuerpo y cabos (Gower, 2021); el tono puede variar desde un crema muy claro a un bronceado más oscuro y profundo. Los potros bayos no suelen nacer con los puntos negros característicos de los adultos; en cambio, suelen nacer con un pelaje de color más claro, que puede parecer un tono tostado, crema o incluso grisáceo. Los puntos negros, incluida la crin, cola, parte inferior de las patas y a veces, las puntas de las orejas se desarrollan gradualmente a medida que el potro crece y madura. La aparición de los puntos negros

suele ser más prominente a medida que el potro se despoja de su pelaje de recién nacido y aparece el pelaje de adulto. Esta transformación puede durar varios meses o incluso varios años, dependiendo de cada caballo. A medida que el color del pelaje del potro madura, los puntos negros se hacen más pronunciados, dando lugar a la clásica coloración del caballo bayo (Bowling, 2000).

Es importante tener en cuenta que la velocidad de transición del color y tono final puede variar de un caballo a otro, y algunos individuos pueden tener puntos negros más oscuros o claros que otros. Además, factores como la genética y las condiciones ambientales pueden influir en el desarrollo y la intensidad de los puntos negros. En general, los caballos bayos son apreciados por su aspecto llamativo y el color único de su pelaje; se pueden encontrar en diversas actividades ecuestres y son apreciados por su versatilidad y llamativa belleza (Locke *et al.*, 2001).



Caballo bayo, fenotipo común de este color. Se nota el color amarillo en el tronco y los puntos negros bien definidos.

Genotipo: EeAACrcr, heterocigoto para Extension y crema, homocigoto dominante para Agouti.



Yegua baya, ejemplo de un fenotipo muy oscuro y confundible con prieto. Algunas pistas de su color verdadero son el tono amarillento en el hocico e ijares, pero solo se puede descartar otro color con una prueba genético.

Genotipo: EEAAcrcr, homocigoto dominante para Extension, heterocigoto para Agouti y Crema.





Caballo bayo, fenotipo muy claro para este color. Se distingue visualmente como bayo por el tono crema de su pelaje y los distintivos cabos negros. Genotipo: EeAACrcr, heterocigoto para Extension y Crema, homocigoto dominante para Agouti.



”  
Potro bayo con 3 días de nacido, nótese la falta de prominentes puntos negros, sobre todo en las patas. Se identifica como bayo por el característico color amarillento, la piel negra y las raíces de la crin y cola negras.  
Genotipo: EEAAcrcr, homocigoto dominante para Extension, heterocigoto para Agouti y Crema.

Figura 5. Características de la capa bayo en equinos.

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics

#### 5.9.4. Negro cenizo

Es un caballo de base negra con un alelo del gen crema, genótipicamente hablando se traduce a EeaaCrcr o EeaaCrcr (Mariat *et al.*, 2003; Gower, 2021). En cuanto a su fenotipo no demuestra diferencias a un caballo negro sin el gen crema, ya que el gen crema no afecta a la eumelanina en su forma heterocigota. Por tanto, se muestra un caballo con piel y pelaje negro, incluyendo crin y cola, al igual que ojos oscuros. Por este motivo, la

única forma de asegurar que un caballo negro tiene un alelo del gen crema es mediante una prueba genética (Rieder, 2009).

Se puede creer que los caballos negros cenizo pueden parecer visualmente diferentes con el color negro sólido, sosteniendo que los equinos negro cenizo tienen un pelaje oscuro que parece casi negro, pero que puede tener un sutil tono ahumado o grisáceo, de ahí el nombre. Pero esta teoría ha sido descartada ya que el gen Crema no afecta la eumelanina en su forma heterocigota, como se demuestra con los caballos bayos (Thiruvankadan *et al.*, 2008).

Los caballos negro cenizo pueden tener variación en el tono de pelaje, esto es por factores externos y ambientales, como la alimentación, exposición al sol, balance mineral, hormonas, entre otros, factores que también afectan a los caballos negros sin gen crema (Sponenberg *et al.*, 2017).

También es importante recordar que los caballos negro cenizo son totalmente capaces de producir potros diluidos del gen crema, y muchos criadores se han sorprendido cuando un palomino, bayo o potro doble diluido es producido por un caballo prieto.



Caballo negro cenizo con pigmentación profunda y uniforme. Genotipo: EEaaCrcr, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Crema.



Caballo negro cenizo con un pelaje negro uniforme y profundo. Visualmente no se distingue de un caballo negro sin gen Crema.

Genotipo:  $EEaaCrCr$ , homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Crema.



Yegua negro cenizo con un pelaje uniforme y claramente negro.

Genotipo:  $EEaaCrCr$ , homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Crema.

Figura 6. Características de la capa negro cenizo en equinos

Imágenes Tomada de Horse Color Genetics

#### 5.9.5. Doble diluidos en Crema

Un caballo doble diluido es aquel que lleva dos copias del gen crema, o sea con el genotipo  $CrCr$ , sobre un color de capa base que se ve afectado por el gen de dilución (Neves *et al.*, 2017). La presencia de dos genes de dilución provoca, este efecto aún más pronunciado del color del pelaje del caballo en comparación de los diluidos simples (capas con un solo gen crema). Los caballos con doble dilución pueden tener colores de pelaje distintos y visualmente llamativos; los colores de pelaje específicos asociados con la doble dilución del gen de la crema incluyen Cremello, Perlino y Smokey Cream.

Diferenciar entre caballos de doble dilución puede ser un reto debido a que sus colores de pelaje son muy similares y extremadamente claros, con la piel rosada y ojos azules. Las distinciones visuales suelen ser sutiles y pueden producirse variaciones

individuales (Sevane *et al.*, 2019). Hay que tener en cuenta la capa base es la clave saber qué tipo de doble diluido tenemos y en la mayoría de los casos, especialmente en determinadas condiciones de iluminación, puede ser difícil diferenciar a simple vista entre estos fenotipos. Para una certeza absoluta, las pruebas genéticas pueden proporcionar una respuesta clara sobre las combinaciones genéticas específicas que determinan el color del pelaje.

#### 5.9.6. Cremello

Un caballo Cremello es una variación del color del pelaje que resulta de la presencia de dos copias del gen crema en combinación con una capa base alazana, lo que corresponde al genotipo eeAaCrCr, eeAACrCr o eeaaCrCr. Fenotípicamente tienen un pelaje muy claro, casi blanco o crema pálido. Este color se crea por el gen crema, que diluye el pigmento rojo de la capa base alazán hasta un grado extremo en su forma homocigota (Locke *et al.*, 2001; Gower, 2021).

Los caballos cremello tienen la piel clara o rosa, un rasgo característico de los caballos con dos genes crema; también tiene los ojos azules, cuya tonalidad puede variar del azul claro al azul oscuro. La crin y la cola de los caballos Cremello también son muy claras, a menudo a juego con el color del cuerpo; en algunos individuos, la crin y la cola pueden parecer ligeramente más oscuras que el cuerpo, pero siguen siendo mucho más claras que las de un caballo alazán típico (Gultom *et al.*, 2017).

Los cremellos son relativamente raros y son conocidos por su aspecto llamativo, debido a su falta de pigmento en la piel, los caballos son más susceptibles a las quemaduras solares y requieren protección contra el sol, como sombra y protector solar (Federici *et al.*, 2015).





Caballo cremello con un fenotipo conforme al estereotipo de un cremello, casi blanco en su totalidad con la crin y cola del mismo tono.

Genotipo: eeAaCrCr, homocigoto recesivo para Extension, Heterocigoto para Agouti y homocigoto dominante para Crema. El genotipo confirma una base alazán con doble dilución en crema, por ende, se denomina Cremello.



Yegua cremello con un fenotipo confundible con perlino debido a su crin y cola con tonalidad más oscuro.

Genotipo: eeAaCrCr, homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y homocigota dominante para Crema.



Caballo cremello, fenotipo más oscuro y confundible con un caballo smokey cream debido a la tonalidad más oscura del pelaje en su tronco.

Genotipo: eeAACrCr, homocigoto recesivo para Extension, homocigoto dominante para Agouti y Crema.

Figura 7. Características de la capa Cremello en equinos

Imágenes Tomada de Horse Color Genetics

### 5.9.7. Perlino

Un caballo Perlino es una variación del color del pelaje que resulta de la presencia de dos copias del gen crema sobre una base colorada, por lo que su genotipo sería

EaAaCrCr, EEaAaCrCr,EEAACrCr o EeAACrCr. Fenotípicamente tienen un pelaje muy claro, de color crema pálido, la piel rosa o clara, un rasgo característico de los caballos con dos genes de color crema, también suelen tener los ojos azules, cuya tonalidad puede variar del azul claro al azul oscuro (Bowling, 2000; Oyebanjo *et al.*,2022).

La crin y cola de los caballos Perlino suelen parecer ligeramente más oscuras que el cuerpo, pero siguen siendo de un color diluido, también pueden estar muy claras y coincidir con el color del cuerpo. Esto debido al gen Crema que en su forma homocigota diluye tanto el pigmento rojo como el negro (Marín-Navas *et al.*, 2022).

Los caballos Perlino son relativamente raros y son conocidos por su aspecto único y llamativo debido a la doble dilución del gen crema. Debido a su piel rosada y a su pigmentación clara, los caballos Perlino son más susceptibles a las quemaduras solares y requieren protección contra el sol, como sombra y protector solar (Federici *et al.*, 2015).



Caballo perlino, fenotipo conforme al estereotipo con el cuerpo color crema pálido, ojos azules, piel rosa y la crin y cola unos tonos más oscuros.

Genotipo: EaAACrCr, heterocigoto para Extension, homocigoto dominante para Agouti y Crema. El genotipo confirma la base colorada con doble dilución en crema por ende se denomina perlino.



Caballo perlino con un fenotipo más oscuro, tanto en el tronco como en la crin y la cola. Genotipo: EeAaCrCr, heterocigoto para Extension y Agouti, homocigoto dominante para Crema.



Yegua perlina con un fenotipo muy claro, confundible con el estereotipo de un cremello. Genotipo: EeAaCrCr, heterocigoto para Extension y Agouti, homocigoto para Crema. El genotipo confirma una base colorada con doble dilución en crema por lo que se le denomina Perlino.

Figura 8. Características de la capa Perlina en equinos

Imágenes Tomada de Horse Color Genetics

#### 5.9.8. Smokey Cream

Un caballo Smokey Cream es una variación del color del pelaje que resulta de la presencia de dos copias del gen crema en combinación con una capa base negra, lo que se traduce al genotipo EeaaCrCr, EEaaCrCr (Penedo, 2017). Fenotípicamente tienen la piel clara o rosa, los ojos claros, generalmente azules, y el pelaje de un tono blanco a beige, esto gracias al gen crema que en su forma homocigota diluye el pigmento negro (eumelanina) (Mariat *et al.*, 2003).



La crin y cola de los caballos Smokey Cream también son muy claras y suelen coincidir con el color del cuerpo, aunque pueden parecer ligeramente más oscuras que el cuerpo, pero siguen siendo mucho más claras que las de un caballo negro típico. Los caballos Smokey Cream son relativamente raros y son conocidos por su aspecto único y llamativo debido a la doble dilución del gen crema.



Caballo smokey cream con un fenotipo de acuerdo con el estereotipo, con un tronco crema oscuro y la crin y cola del mismo tono.

Genotipo: EeaaCrCr, heterocigoto para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y homocigoto dominante para Crema.



Caballo smokey cream con un fenotipo confundible con el estereotipo de un perlino por el tono oscuro de la crin y cola.

Genotipo: EEaaCrCr, homocigoto dominante para Extension y Crema, homocigoto recesivo para Agouti.



Caballo smokey cream con un fenotipo confundible con el estereotipo de un cremello por el tono claro del pelaje, crin y cola.

Genotipo: EEaaCrCr, homocigoto dominante para Extension y Crema y homocigoto recesivo para Agouti. El genotipo confirma una base negra con doble dilución en crema por lo que se le denomina Smokey Cream.

Figura 9. Características de la capa Smokey Cream en equinos

Imágenes Tomada de Horse Color Genetics

Los pelajes de color crema son muy apreciados por algunas asociaciones de razas, por ejemplo, la American Cream Draft Horse, además de ser altamente valorados y deseados por aficionados de todas las razas, por lo que las pruebas para la dilución crema permiten a los criadores identificar animales homocigóticos (animales con dos copias de la variante) que siempre producirán descendencia diluida de crema (Schwengber *et al.*, 2017).

#### 5.9.9. Gen Champagne "Ch"

El fenotipo producido por este gen es valorado por muchos criadores de caballos, y resulta de una mutación en el exón 2 del gen Solute Carrier 36 family A1 (SLC36A1) (c.188C>G) que causa la dilución del champán (Cook *et al.*, 2008). En el genotipo de un caballo, la presencia del gen champán puede representarse con la letra "Ch". El genotipo de un caballo con una copia del gen (un individuo heterocigoto) se escribiría como "Chch", mientras que para un caballo con dos copias del gen (un individuo homocigótico), el genotipo se escribiría como "ChCh".

El gen champagne es un modificador del color del pelaje de los caballos que impacta ambos tipos de melanina, diluyendo el pigmento negro (eumelanina) a marrón y el

pigmento rojo (feomelanina) a dorado (Sponenberg & Bowling, 1996). Es un gen dominante simple lo que significa que la presencia de una sola copia es suficiente para expresar la dilución, que varía en función del color del pelaje base del caballo (Thiruvankadan *et al.*, 2008).

La interacción entre champagne y los genes del color del pelaje base (Extension y Agouti) da lugar a diferentes colores con nombres específicos; es decir, un caballo de base negra con champagne ya sea en forma heterocigota u homocigota se denomina Champagne Clásico, un caballo con base colorada más champagne se le conoce como Champagne Ámbar y un caballo de base alazán con champagne se le denomina Champagne Dorado. La apariencia específica puede variar entre caballos, pero todos se caracterizan por su dilución del color base del pelaje, piel de tono rosáceo/lavanda que se vuelve moteada con la edad; el moteado es particularmente notable alrededor del ojo, el hocico, debajo de la cola, la ubre y la vaina, el color de los ojos es azul verdoso al nacer y se oscurece a ámbar a medida que el caballo envejece (Sponenberg & Bowling, 1996; Cook, 2014; Horvat, 2021). A continuación, se elaborará más sobre cada fenotipo y se ilustraran algunos ejemplos.

#### 5.9.10. Champagne Clásico

Es un caballo portador tanto del gen champán (Ch) como de un color de capa base negro, lo que se traduce a un genotipo EeaaChch, EeaaChCh, EEaaChch, EEaaChCh. Fenotípicamente aclara la capa negra, dándole un tono distintivo que puede ir desde un gris ahumado a un negro parduzco intenso, a menudo hace que el pelaje parezca tener una cualidad metálica o iridiscente (Sponenberg & Bellone, 2017). Todos los caballos champagne, tienen la piel moteada por pequeñas manchas pigmentadas irregulares en su piel. Con un tono en el pelaje olor lavanda y los ojos son de color ámbar claro a ámbar oscuro; la crin y cola pueden ser más oscuras que el color del cuerpo, pero pueden variar desde casi igualar el color del cuerpo hasta unos tonos más claros (Rieder, 2009). Los caballos champagne clásico son conocidos por su aspecto llamativo y único, caracterizado por su dilución del color negro del pelaje y la presencia de ojos azules. La combinación del gen champán y la capa base negra puede crear un caballo visualmente impresionante y llamativo con un color de capa distintivo.



Yegua champagne clásico, nótese el tono marrón del cuerpo, la crin y cola unos tonos más oscuros. Se percibe la piel en tono grisáceo/lavanda y los ojos color ámbar.  
Genotipo: EEaaChch, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Champagne.

Figura 10. Características de la capa Champagne en equinos

Imágenes Tomada de Horse Color Genetics

#### 5.9.11. Champagne Ámbar

Es una variación del color del pelaje que resulta cuando un caballo tiene una base colorada y el gen Champagne, ya sea en su forma homocigota o heterocigota, lo que se traduce al genotipo; EeAaChch, EeAaChCh, EEaAChch, EEaAChCh, EEAAChch, EEAAChCh, EeAAChch o EeAAChCh. Fenotípicamente el gen diluye el pigmento rojo que se encuentra en el tronco de un caballo colorado a un pigmento dorado y el pigmento negro que se encuentra en patas, crin y cola a un pigmento marrón (Cook *et al.*, 2008; Zandi *et al.*, 2022).

El color resultante se puede llegar a confundir con un caballo bayo por el parecido en la tonalidad, sin embargo, se pueden diferenciar principalmente por el tono de piel; mientras que un caballo bayo tendría la piel negra, un caballo Champagne Ámbar tendrá la piel de un tono rosado/lavanda moteada. Otro punto para diferenciarlos serán los ojos, ya que un caballo bayo tendrá ojos cafés oscuro y un Champagne tendrá los ojos distintivamente ámbar (Rieder, 2009).



Yegua Champagne Ámbar, nótese el tono beige/dorado del cuerpo y como la crin, cola y miembros tienen un tono marrón oscuro.  
Genotipo:  $EEAaChch$ , homocigoto dominante para Extension, heterocigoto para Agouti y Champagne.

Figura 11. Características de la capa Champagne Ámbar en equinos

Imagen tomada de "Cedar Ridge Quarter Horses"

#### 5.9.12. Champagne Dorado

Es un caballo con base alazán y uno o dos alelos del gen Champagne, lo que se traduce al genotipo de  $eeAaChch$ ,  $eeAaChCh$ ,  $eeAAChch$ ,  $eeAAChCh$ ,  $eeaaChch$ ,  $eeaaChCh$ . Fenotípicamente el gen diluye el pigmento rojo que se encuentra uniforme en el tronco, crin y cola del caballo a un tono dorado amarillento que puede variar en intensidad desde un crema ligero a un amarillo paja (Cook, 2014). La crin y cola generalmente son del mismo color que el cuerpo, pero pueden llegar a ser unos tonos más claros.

El color resultante se puede llegar a confundir fácilmente con un palomino debido a sus similitudes, sin embargo, se pueden diferenciar visualmente estos dos colores basándose en el color de la piel y los ojos (Horvat, 2021). Se recomienda Recordemos que mientras que los caballos diluidos en Crema, palomino en este caso, tendrán piel negra y ojos oscuros, los caballos diluidos en Champagne tienen piel color lavanda que está moteada y ojos color ámbar; otro punto por considerar es que es necesario que mínimo uno de los progenitores tenga por lo menos un alelo del gen para crear progenie con el gen Champagne (Sponenberg & Bellone, 2017).





Caballo Champagne Dorado, nótese el tono dorado en el cuerpo, crin y cola. Se aprecia tanto el tono lavanda como las pecas en la piel que lo caracterizan como un caballo con dilución Champagne.

Genotipo: eeAaChch, homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y Champagne.

Figura 12. Características de la capa Champagne Ámbar en equinos

Imagen tomada de Horse Color Genetics

Los caballos champagne son muy apreciados por sus colores de pelaje únicos y llamativos, y se encuentran a menudo en varias disciplinas ecuestres. Los registros de razas, como la American Quarter Horse Association (AQHA), cuentan con procesos de reconocimiento y registro específicos para los caballos de color champán. Las pruebas para esta variante de dilución pueden ayudar a los propietarios y criadores a identificar a los individuos homocigóticos (ChCh), si se desea el fenotipo de champán. Los caballos homocigotos siempre transmitirán el alelo de champán a sus crías y por lo tanto producirán constantemente crías con el fenotipo (Cook *et al.*, 2008).

#### 5.9.13. Gen Dun “D”

La dilución Dun es la más antigua hasta ahora, es el resultado de la deposición radialmente asimétrica de pigmento en el cabello en crecimiento controlado por la expresión localizada del gen TBX3 en los folículos pilosos (Schubert *et al.*, 2014). Se presume que el color del pelaje Dun es de tipo salvaje, ya que el caballo de Przewalski, pariente cercano del antepasado de los caballos domésticos exhibe el color Dun, al igual que otros équidos salvajes: Kiang, Onagro y el asno salvaje africano, así como el Quagga, subespecie ya extinguida de cebra de llanura. La distribución filogenética del

fenotipo Dun e intensidad reducida del pigmento de los caballos con este gen sugieren que la coloración Dun desempeña una importante función de camuflaje en los équidos (Immsland *et al.*, 2016).

Es un gen dominante simple, lo que significa que la presencia de una sola copia es suficiente para expresar la dilución, que varía en función del color del pelaje base del caballo. En el genotipo de un caballo, la presencia del gen Dun se representa con la letra “D”, por lo que en un caballo con una sola copia del gen (individuo heterocigoto) se escribiría como “Dd”, mientras que para un caballo con dos copias del gen (individuo homocigoto) se escribiría “DD” (Wilson, 1910; Belousova *et al.*, 2020).

Dun es un rasgo dominante de los equinos caracterizados por diluir el color del cuerpo, con excepción de las marcas primitivas por las que este gen se caracteriza (Thiruvankadan *et al.*, 2008). Se le conoce como marcas primitivas a patrones específicos e inconfundibles en el pelaje, de los cuales un ejemplar Dun puede presentar todos, o solo algunos. A continuación, se enlistarán las marcas primitivas de más común a menos común.

1. La raya dorsal, o como coloquialmente se le conoce, “raya de mula” es una franja oscura que recorre el centro de la espalda, desde la crin hasta el maslo de la cola, mostrando una diferencia notable en la intensidad del pigmento en contraste con el resto del pelaje.

2. A menudo, los caballos Dun presentan rayas horizontales en las patas, sobre todo en la parte inferior. Estas rayas pueden parecerse a las rayas de cebra y por ende se les denominan cebraduras. Al igual que la franja dorsal, estas cebraduras son de un color más intenso que el resto del caballo.

3. Frecuentemente se observan lo que se conoce como “barras auriculares”, son líneas anchas, con mayor intensidad del pigmento que atraviesan horizontalmente la cara dorsal de las orejas.

4. Por lo general los caballos con el gen Dun presentan una máscara rostral, refiriéndose a un sombreado uniforme más oscuro en el área circundante a los ojos,

cachetes, chaflan y ollares. Algunos ejemplares pueden tener, además del sombreado, rayas o “telarañas” oscuras que recorren la cara desde la frente hasta el hocico.

5. Las barras en los hombros son rayas o marcas horizontales en los hombros de los caballos que corre transversalmente desde la cruz hacia abajo bilateralmente, perpendicular a la línea dorsal. De igual manera que la raya dorsal y cebraduras, estas barras de los hombros tienden a ser de un color más intenso al del pelaje, sin embargo, pueden ser ligeramente más tenues.

Es importante señalar que no todas las marcas primitivas están presentes en todos los caballos Dun, el número y la intensidad de estas marcas puede variar entre individuos, ya que dependen de factores como la genética específica del caballo, el color de su capa base y la expresión del gen Dun (Stefaniuk-Szmukier *et al.*, 2017).

Mientras las marcas primitivas son de las características más destacadas, este gen, es, ante todo, un gen de dilución (Cieslak *et al.*, 2021). El gen Dun modifica el color base del pelaje diluyendo ambos tipos de melanina, generando unos tonos más apagados en general; por ejemplo, la eumelanina (pigmento negro) toma un tono grisáceo como el de las grullas o ratones, mientras que la feomelanina (pigmento rojo) toma un tono pastel, parecido al de un durazno. El grado de dilución varía de un caballo a otro y puede dar lugar a una gama muy amplia de tonalidades (Gower, 2021). A continuación, se elaborará más sobre los fenotipos de Dun en cada una de las tres capas base (negro, alazán y colorado).

#### 5.9.14. Dun en Alazán

Es un caballo de base alazán con uno o dos alelos del gen Dun, lo que se traduce al genotipo *eeaaDd*, *eeaaDD*, *eeAaDd*, *eeAaDD*, *eeAADD* o *eeAADD* (Belousova *et al.*, 2020). Fenotípicamente el gen diluye la feomelanina, tornando el pigmento rojo vivo típico de un alazán, a unos tonos más apagados, resultando en tonos que van desde el durazno hasta un ámbar apagado (Hemming, 2023). Este color será uniforme a lo largo del cuerpo del caballo, con la crin y cola uno o dos tonos más oscuros.

En general, los potros Dun nacen de un color beige uniforme, contrastando bastante con las marcas primitivas que resaltan en un color intenso referente a la capa base del ejemplar (Gower, 2021). En el caso de los potros alazanes con Dun, presentan un color uniforme beige con un subtono naranja cálido bastante fácil de distinguir. Las marcas primitivas resaltan en contraste con el pelaje al ser de un color rojo intenso (como el color típico de un alazán) en especial la raya dorsal se distingue como una línea continua desde la crin, pasando por todo el lomo del animal y sumergiéndose en el maslo de la cola (Oyebanjo *et al.*, 2022). Estos potros son fáciles de identificar por su aspecto tan único, aun así, es importante recordar que al igual que cualquier gen, mínimo uno de los progenitores debe tener por lo menos un alelo dominante para poder heredarlo al potro (Sponenberg & Bellone, 2017).



Yegua Dun en Alazán con un fenotipo claro, nótese el tono crema ligero del cuerpo y como resaltan las marcas primitivas (raya dorsal, barras auriculares, cebraduras, mascara rostral y barra en el hombro) al ser del tono típico de un alazan. Genotipo: eeAaDd, homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y Dun.



Caballo Dun en Alazán con un fenotipo más común para este color; aunque la dilución no es tan prominente, se distingue claramente las marcas primitivas (raya dorsal, cebraduras, mascara rostral, barra del hombro).

Genotipo: eeAaDd, homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y Dun.



Potro Dun en Alazán, fenotipo característico, nótese el color crema anaranjado y el contraste de las marcas primitivas (raya dorsal y barras auriculares).

Genotipo: eeAaDd, homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y Dun.

Figura 13. Características de la capa Dun en Alazán en equinos

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics; Silver Spurs Equine; Horse Racing Sense.

#### 5.9.15. Dun en Colorado

Es un caballo de base colorada con un mínimo de un alelo dominante para el gen Dun, lo que se traduce al genotipo; EeAaDd, EeAaDD, EeAADD, EeAADD, EEAaDd, EEAaDD, EEAADD, EEAADD (Belousova *et al.*, 2020). Fenotípicamente, el gen diluye la feomelanina en el tronco del caballo, tornando el color café rojizo de un colorado a café amarillento, pasando por tonos miel hasta paja. La eumelanina se mantiene sin diluir, solamente se redistribuye para formar las marcas primitivas de color negro (Hemming, 2023). El color de estos caballos se puede confundir con los bayos, ya que por lo general

el color del cuerpo es de tonos amarillentos; sin embargo, lo que los diferencia son las marcas primitivas, denotando al caballo como portador del gen Dun (Silva *et al.*, 2020).

Para identificar un potro Dun basta con fijarnos en el color de su pelaje al nacimiento; un potro color colorado con Dun presentará un color uniforme beige a lo largo de su cuerpo, la crin y cola, siendo las únicas partes que presentan color negro (Gower, 2021). La piel del potro será oscura al nacimiento; las marcas primitivas serán prominentes, de un color café o negro, contrastando con el resto del pelaje, principalmente se observa la raya dorsal como una línea continúa atravesando el lomo del potro, sumergiéndose en el maslo de la cola y las rayas horizontales en las patas que se conocen como cebraduras (Cieslak *et al.*, 2021).



Caballo Dun en Colorado con un fenotipo común, nótese el tono diluido del cuerpo y como contrastan las marcas primitivas (raya dorsal, cebraduras y barras auriculares) en negro. Genotipo: EEAaDD, homocigoto para Extension y Dun, heterocigoto para Agouti.





Caballo Dun en Colorado con un fenotipo más oscuro. Aunque la dilución no es tan prominente, se sigue notando un tono amarillento en lugar del típico rojizo del colorado, además lo que visualmente lo identifica como Dun son las marcas primitivas que se logran distinguir (raya dorsal, barras auriculares, cebraduras, máscara rostral que incluye telaraña en la frente). Genotipo:  $EEAaDd$ , homocigoto para Extension, heterocigoto para Agouti y Dun.



Potro Dun en Colorado, nótese el color amarillento del cuerpo y las tenues marcas primitivas (cebraduras, barra del hombro y raya dorsal) que lo denotan como un potro Dun. Genotipo:  $EeAaDd$ , heterocigoto para Extension, Agouti y Dun.

Figura 14. Características de la capa Dun en Colorado en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics.

#### 5.9.16. Dun en Prieto

Es un caballo de base prieta con uno o dos alelos del gen Dun, lo que se traduce al genotipo:  $EeaaDd$ ,  $EeaaDD$ ,  $EEaaDd$ ,  $EEaaDD$  (Oyebanjo *et al.*, 2022). Fenotípicamente, el gen Dun diluye la eumelanina del tronco del caballo, tornando el pigmento negro a un

color grisáceo, pudiendo ser desde tonalidades parduscas hasta plateadas (Gower, 2021). La crin, cola y extremidades del caballo presentarán el pigmento negro sin diluir, solamente redistribuido para formar las marcas primitivas. Los tonos de estos caballos son bastante inconfundibles, además de ser una de las variedades de Dun más comunes y solicitadas (Cieslak *et al.*, 2021).

Como en todos los potros Dun, el color del pelaje al nacimiento es característico, siendo de un tono beige uniforme en el cuerpo, con solo las marcas primitivas del color de la capa base. Para los potros Dun en Prieto, este pelaje beige tendrá un subtono más grisáceo y frío, parecido al de la ceniza, al contrario de los subtonos más cálidos de los potros Dun en Alazán o Colorado (Hemming, 2023). La piel del potro será oscura al nacimiento; las marcas primitivas resaltaran al ser de un color negro concentrado, principalmente se observa la raya dorsal como una línea, continua atravesando el lomo del potro y sumergiéndose en el maslo de la cola, también se logran observar el resto de las marcas primitivas, ligeramente más tenues (Thiruvankadan *et al.*, 2008).



Caballo Dun en Prieto con un fenotipo claro, nótese el color pardo del cuerpo y las prominentes marcas primitivas (raya dorsal, barras auriculares, cebraduras, barra del hombro, este caballo presenta además pigmento sobre las líneas de Blaschko).  
Genotipo: EEaaDd, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Dun.





Caballo Dun en Prieto con un fenotipo más oscuro, aun así, se nota el tono pardusco en el tronco y las marcas primitivas (raya dorsal, mascara rostral, barras auriculares) resaltan en un color más concentrado.

Genotipo: E<sub>ee</sub>AaDd, heterocigoto para Extension y Dun, homocigoto recesivo para Agouti.



Potro Dun en Prieto, nótese el color beige cenizo del tronco y las marcas primitivas (raya dorsal, mascara rostral y cebraduras) que se empiezan a notar.

Genotipo: E<sub>ee</sub>AaDd, heterocigoto para Extension y Dun, homocigoto recesivo para Agouti.

Figura 15. Características de la capa Dun en Prieto en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics.

Desde el punto de vista del criador, realizar pruebas en caballos Dun para detectar la presencia del gen puede ofrecer varias ventajas. En primer lugar, proporciona una valiosa información genética que ayuda a tomar decisiones de cría con conocimiento de causa. Saber si un caballo es portador, permite a los criadores crear parejas de forma selectiva para obtener el color de pelaje deseado. Además, las pruebas para el gen Dun ayudan a mantener los estándares de la raza y a garantizar la exactitud de los registros. Al incorporar las pruebas genéticas a las prácticas de cría, los criadores pueden mejorar la precisión de sus programas de cría, optimizar los rasgos deseados y contribuir a la conservación y mejora de colores de pelaje específicos dentro de la raza equina elegida.

#### 5.9.17. Gen Pearl “PrI”

La dilución Pearl (prl) es un alelo del gen MATP (también conocido como SLC45A2) en el cromosoma 21 del caballo, en el mismo gen que contiene la mutación Cream (Holl *et al.*, 2019). Este gen se ha descubierto recientemente, pero se cree que la mutación es bastante antigua, la presencia del gen Pearl se ha confirmado en razas de origen Ibérico, como el caballo Lusitano y el Pura Raza Española, y se cree que está presente en el Mustang Español, aunque también se ha identificado en líneas específicas de caballos Cuarto de Milla y American Paint Horse.

Pearl es un gen de dilución incompleto recesivo, lo que significa que en su forma heterocigota no afectará el color del caballo (Sevane *et al.*, 2019). En la nomenclatura de su genotipo, la presencia del gen se denomina “PrI”, por lo que un caballo con un solo alelo se escribiría como “PrIprl”, mientras que un caballo con dos alelos se escribiría “PrIPrI”. En cuanto al fenotipo, en su forma homocigota, el gen Pearl diluye ambos tipos de melanina, tornando la feomelanina de un color rojizo a dorado, pasando por tonos desde ocre hasta ámbar y la eumelanina del negro a marrón (Bellone, 2022).

La apariencia específica puede variar entre caballos, pero todos se caracterizan por su dilución del color base del pelaje, piel oscura y el color de los ojos es azul verdoso al nacer que se oscurece a ámbar a medida que el caballo envejece (Sponenberg & Bowling, 1996; Cook, 2014; Horvat, 2021). A continuación, se elaborará más sobre cada fenotipo y se ilustrarán algunos ejemplos.

### 5.9.18. Pearl en Alazán

Es un caballo con base alazán y uno o dos alelos del gen Pearl, lo que se traduce al genotipo de  $eeAaPrIprl$ ,  $eeAaPrIPrI$ ,  $eeAAPrIprl$ ,  $eeAAPrIPrI$ ,  $eeaaPrIprl$ ,  $eeaaPrIPrI$ . En su forma homocigota, el gen diluye el pigmento rojo que se encuentra uniforme en el tronco, crin y cola del caballo para darle un fenotipo con tono dorado amarillento y puede variar en intensidad desde un color miel hasta dorado (Sponenberg & Bixby, 2007; Avila *et al.*, 2022). La crin y cola generalmente son del mismo color que el cuerpo, pero pueden llegar a ser unos tonos más oscuros, el color resultante se puede llegar a confundir fácilmente con Champagne ámbar debido a sus similitudes, sin embargo, se pueden diferenciar entre estos dos fenotipos principalmente mediante el tono de la piel, ya que, mientras los caballos con dilución Champagne suelen tener piel clara y pecas, los caballos Pearl tienen piel oscura y sin pecas (Holl *et al.*, 2019).



Yegua de base alazán con un solo alelo del gen Pearl, nótese el color rojizo sin diluir.  
Genotipo:  $eeAaPrIprl$ , homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y Pearl.



Caballo con base alazán y dos alelos del gen Pearl. Nótese el tono paja del tronco, la crin y cola de unos tonos más oscuros, pero aun visiblemente diluidos.  
Genotipo:  $eeAaPrIPrI$ , homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti, homocigoto dominante para Pearl.

Figura 16. Características de la capa Pearl en Alazán en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics.

### 5.9.19. Pearl en Colorado

Es un caballo con base Colorada y uno o dos alelos del gen Pearl, lo que se traduce a un genotipo EeAaPrIprI, EeAaPrIPrI, EeAAPrIprI, EeAAPrIPrI EEAaPrIprI, EEAaPrIPrI, EEAAPrIprI, EEAAPrIPrI (Avila *et al.*, 2022). En su forma homocigota diluye tanto la feomelanina como la eumelanina para dar como resultado un fenotipo de color ámbar en el tronco que puede variar de ámbar a dorado. La crin, cola y patas pueden ser más oscuros que el tronco, mostrando tonos desde ocre a marrón (Cook, 2014). Estos caballos se pueden confundir con el fenotipo de un Champagne ámbar, pero se pueden diferenciar principalmente mediante el tono de piel, ya que, mientras los caballos Champagne suelen tener piel clara y pecas, los caballos Pearl tienen piel oscura y sin pecas. Aun así, para catalogar a un caballo como Pearl, es necesario la prueba genética (Sponenberg & Bixby, 2007; Holl *et al.*, 2019).



Caballo con base Colorada y un solo alelo del gen Pearl, nótese el tono natural del pelaje, sin dilución.

Genotipo: EEAaPrIprI, homocigoto dominante para Extension, heterocigoto para Agouti y Pearl.



Caballo con base Colorada con dos alelos del gen Pearl, nótese el tono dorado en el tronco, con la crin, cola y extremidades en de unos tonos más oscuros, ojos y piel oscura.

Genotipo: EEAaPrIPrI, homocigoto para Extension y Pearl, heterocigoto para Agouti.

Figura 17. Características de la capa Pearl en Colorado en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics; Haras du Venced'Or



### 5.9.20. Pearl en Prieto

Se refiere a un ejemplar de pase prieta con uno o dos alelos del gen Pearl, lo que se refleja en su genotipo, que se escribe EeaaPrIprl, EeaaPrIPrl, EEaaPrIprl, EEaaPrIPrl (Sponenberg & Bixby, 2007). En cuanto el fenotipo, el gen Pearl en su forma homocigota diluye la eumelanina que se encuentra en el cuerpo del caballo de su tono negro natural a un tono diluido, que puede variar desde marrón a ocre. La crin y cola suele ser del mismo color que el resto del caballo, pero es posible que sean de uno o dos tonos más oscuro (Avila *et al.*, 2022; Holl *et al.*, 2019). Estos caballos se pueden llegar a confundir con un ejemplar de dilución Champagne Clásico, por lo que es importante realizar las pruebas genéticas para un correcto registro e identificación.



Caballo de base Prieta con un solo alelo del gen Pearl, nótese el pelaje intenso sin ninguna dilución, Genotipo: EeaaPrIprl, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti, heterocigoto para Pearl.



Caballo de base Prieta con dos alelos del gen Pearl, nótese el tono uniforme en el tronco y extremidades con solo la crin y la cola más oscuros, piel y ojos oscuros. Genotipo: EEaaPrIPrl, homocigoto dominante para Extension y Pearl, homocigoto recesivo para Agouti.

Figura 18. Características de la capa Pearl en Prieto en equinos

Imágenes tomadas Equine Color Genetics; PRE Dekhengsten.

Los caballos con el gen Pearl, ofrecen una dimensión fascinante y única en el mundo de los colores de pelaje equino. Las pruebas genéticas son cruciales para identificar la presencia del gen perla y determinar su patrón de herencia. Los criadores pueden utilizar esta información estratégicamente para alcanzar objetivos específicos de color del pelaje, sin perder de vista salud general, conformación y temperamento. A medida que avanza la investigación, la comprensión de la influencia del gen perla sigue evolucionando, proporcionando a los aficionados y criadores una apreciación más profunda de las complejidades genéticas que dan forma al cautivador mundo de los colores del pelaje de los caballos.

#### 5.9.21. Gen Silver “Z”

La dilución Silver es causada por una mutación en el gen PMEL17, es de carácter dominante simple, lo que implica que una sola copia o alelo de este gen es suficiente para que se exprese fenotípicamente (Brunberg *et al.*, 2006). Este color es popular en muchas razas de paso, la más conocida siendo el caballo de las Montañas Rocosas, cuyo color característico es Silver en prieto. La dilución también está presente en varias razas de ponis, de tiro y en algunos caballos de sangre caliente; más comúnmente en razas de ascendencia europea (Momke *et al.*, 2013).

Este gen diluye el pigmento negro (eumelanina), pero no tiene ningún efecto sobre el pigmento rojo (eumelanina), por ende, el gen solo es observable en caballos de base prieta o colorada; los caballos de base alazán pueden ser portadores de este gen, pero la única forma de identificarlos será mediante una prueba genética (Thiruvankadan *et al.*, 2008). En la nomenclatura de su genotipo, la presencia del gen se indica con la letra “Z”, por lo que en un caballo heterocigoto se escribiría “Zz” y en un caballo homocigoto se escribiría “ZZ”.

Silver se asocia con el síndrome de anomalías oculares congénitas múltiples (MCOA por sus siglas en inglés), que se caracteriza por varios defectos oculares diferentes que ocurren en el segmento anterior y posterior del ojo (Andersson *et al.*, 2011). La gravedad del síndrome está directamente relacionada con la cigosidad del gen, los caballos heterocigotos tienen signos menos graves, normalmente en forma de quistes (o vesículas

llenas de líquido), mientras que los caballos homocigotos tienen quistes y anomalías adicionales como agrandamiento de la córnea, iris o retina anormalmente formada, entre otros (Komáromy *et al.*, 2011; Johansson *et al.*, 2017).

#### 5.9.22. Silver en Alazán

Se refiere a un caballo de base alazán con uno o dos alelos del gen Silver, lo que se traduce a un genotipo  $eeaaZz$ ,  $eeaaZZ$ ,  $eeAaZz$ ,  $eeAaZZ$ ,  $eeAAZz$ ,  $eeAAZZ$  (Brunberg *et al.*, 2006). En cuanto al fenotipo el gen no tiene un efecto visible en el pelaje de los caballos de base alazán, a diferencia de su impacto sobre el pigmento negro en los caballos colorados o prietos, el gen permanece inactivo, dejando inalterado el color base (Bellone, 2022). Estos caballos mostrarán los típicos tonos rojos intensos y profundos de un alazán, con sus crines, cola y puntas mantendrán la intensidad natural del color sin dilución, esta falta de expresión en los caballos alazanes es un punto esencial por considerar para los criadores, ya que pone de relieve la naturaleza selectiva de la genética en el color del pelaje y las interacciones únicas entre los genes que contribuyen a la diversa paleta de tonalidades equinas (Thiruvankadan *et al.*, 2008).



Caballo de base Alazán portador del gen Silver. Nótese que el pigmento rojo no se ve influenciado por el gen, manteniendo sus tonos uniformes e intensos.

Genotipo:  $eeAaZz$ , homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y Silver.

Figura 19. Características de la capa Silver en Alazán en equinos

Imagen tomada de Equine Color Genetics.

#### 5.9.23. Silver en Colorado

Es un caballo de base colorada con uno o dos alelos del gen Silver, lo que se refleja en el genotipo EeAaZz, EeAaZZ, EEaAZz, EEaAZZ, EeAAZz, EeAAZZ, EEAAZz, EEAAZZ (Bellone, 2022). Fenotípicamente, el gen diluye la eumelanina que se encuentra en la crin, cola y extremidades del caballo de un pigmento negro a amarillo, el grado de dilución puede variar de ejemplar a ejemplar, pasado por tonos desde chocolate a plateado; por lo general estos tonos pueden variar con la edad del caballo (Johansson *et al.*, 2017). La eumelanina presente en el tronco y cabeza se mantiene sin diluir, por lo que se genera un contraste visual entre los tonos. El pelaje en sí puede mostrar un sutil brillo metálico, realzando el atractivo visual general del caballo (Reissman *et al.*, 2007). La combinación única de la capa colorada y los efectos de dilución del gen Silver dan como resultado un caballo que destaca por su elegancia e individualidad dentro del espectro de colores del pelaje equino.



Caballo de base Colorada con dilución Silver. Nótese como el pigmento negro presente en la crin, cola y plumas se ve diluido a rubio plateado, así mismo el pigmento negro en las patas se ve menos intenso y definido al estar diluido a un tono marrón.

Genotipo: EEaAZz, homocigoto dominante para Extension, homocigoto para Agouti y Silver.



Caballo de base colorada con dilución Silver. Nótese como el pigmento rojo del tronco del caballo se ve totalmente inafectado por el gen, mientras que el pigmento negro presente en crin, cola y plumas está completamente diluido a plateado. Se alcanza a notar un poco del pigmento negro diluido a marrón en el área de las patas, principalmente en el área de los carpos y corvejón.

Genotipo: EEaAZz, homocigoto dominante para Extension, heterocigoto para Agouti y Silver.

Figura 20. Características de la capa Silver en Colorado en equinos

Imagen tomada de Equine Color Genetics.



#### 5.9.24. Silver en Prieto

Se trata de un caballo de base prieta con presencia de uno o dos alelos del gen Silver, lo que se interpreta como un genotipo  $EeaaZz$ ,  $EeaaZZ$ ,  $EEaaZz$ ,  $EEaaZZ$  (Thiruvankadan *et al.*, 2008). Fenotípicamente el gen Silver actúa como un factor de dilución del pigmento negro, lo que da lugar a un pelaje que oscila entre un negro ahumado o peltre y un tono más claro. Los efectos más notables se observan en la crin, cola y parte inferior de las patas, donde el color negro se diluye en diversos grados (Komáromy *et al.*, 2011). El pelaje puede tener un brillo sutil, lo que confiere al caballo una presencia elegante y distintiva. Aunque no son tan comunes como los caballos Colorado con Silver, los ejemplares Prietos con Silver son reconocidos por su color de pelaje cautivador e individualista dentro de las razas portadoras del gen plateado (Sponenberg & Bixby, 2007; Bellone, 2022).



Caballo con base prieta y dilución Silver. Nótese como el tronco se mantiene de un color prieto con presencia de rodetes, mientras que las plumas y la cola ya se presentan diluidas a un rubio grisáceo y la crin apenas empieza a diluir en las puntas.

Genotipo:  $EeaaZz$ , heterocigoto para Extension y Silver, homocigoto recesivo para Agouti.



Caballo con base prieta y dilución Silver. Este caballo está rasurado, por lo que se puede apreciar el patrón que causa en la piel, al igual que el nivel de dilución que puede llegar a causar este gen.

Genotipo:  $EEaaZz$ , homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti, heterocigoto para Silver.

Figura 21. Características de la capa Silver en Prieto en equinos

Imágenes tomada de Equine Color Genetics.

## 5.10. Capas modificadas

Se refiere a cualquier capa en donde el color del caballo se ve alterado, sin ser diluido; es decir, ocurren cuando genes específicos alteran la distribución del pigmento, creando fenotipos en donde la capa base se ve interrumpida por pelos blancos entremezclados con el resto del pelaje (Thiruvankadan *et al.*, 2008). Estos genes actúan sobre cualquier capa base o en combinación con cualquier gen de dilución (Sobrino *et al.*, 2016).

Existen varios genes responsables por estas capas y cada gen tiene una expresión específica, sin embargo, todos estos afectan ambos tipos de melanina (feomelanina y eumelanina). Estos genes también pueden interactuar entre sí para dar lugar a fenotipos más complejos, ya que cada gen tiene su propio alelo (Bailey & Brooks, 2020b); estos alelos siguen las reglas de heredabilidad simples dominantes, por lo que un solo alelo es suficiente para que el gen se vea expresado de manera fenotípica; hasta el momento se han identificado dos genes que se comportan de esta forma; Grey y Roan (Sponenberg & Bixby, 2007).

### 5.10.1. Gen Grey “G”

El alelo Grey es una mutación de un gen del cromosoma 25 del caballo, identificado por un equipo de investigación de la Universidad de Uppsala (Suecia) (Rosengren-Pielberg *et al.*, 2008). Descubrieron que todos los caballos tordos (y sólo los tordos) tenían una duplicación (es decir, una repetición) de 4.600 pares de bases en una región no codificante (un intrón) de un gen concreto. La mutación se puede encontrar en 14 razas distintas, incluidos árabes, pura sangre y varias razas de ponis, lo que indica la existencia de un gen ancestral común, posiblemente procedente de un caballo fundador árabe (Swinburne *et al.*, 2002). La duplicación provoca una sobreproducción de proteínas de dos genes cercanos, esta mutación estimula el crecimiento de las células pigmentarias (melanocitos), lo que provoca una pérdida prematura de las células madre necesarias para la pigmentación del pelo, resultando en una atrofia de estas hasta que dejan de producir melanina (Henner *et al.*, 2002).

El gen Grey muestra una herencia autosómica dominante, por lo que, en el genotipo del caballo, la presencia del gen se denomina con la letra "G". Un caballo heterocigoto se escribiría "Gg" y un caballo homocigoto se escribiría "GG" (Stachurska & Brodacki, 2008). Al ser autosómico dominante, una sola copia del alelo Grey hará que un caballo se vuelva gris, mejor conocido como la capa torda, tordo, tordillo y a veces, aunque mal denominado blanco, si un caballo tiene dos copias del alelo, todos los descendientes de este caballo serán tordos (Bellone, 2010).

El color tordo no puede considerarse un color base o una dilución, sino, es un gen que elimina lentamente el pigmento del pelaje. Se considera que es el "más fuerte" de todos los modificadores del pelaje y actúa sobre cualquier color base, independientemente del fenotipo del caballo portador (Sánchez-Guerrero *et al.*, 2019). El proceso de decoloración en sí puede durar años, pero una vez que el pelo se ha despigmentado, la coloración original del caballo nunca volverá. Sin embargo, el fenotipo final del portador variará de un caballo a otro; algunos caballos tordos pierden totalmente la pigmentación (casi blanco puro), mientras que otros pueden ser "mosqueados" (Marín, 2021).

Todos los caballos con este gen nacen de un color, ya sea una capa base o con cualquier dilución o patrón y acaban pareciendo casi blancos. El gen provoca un cambio más o menos gradual del color subyacente del pelaje, sin embargo, desde el momento en el que nace el potro, se nota una hiperpigmentación, lo que visualmente se observa en forma de colores muy intensos (Rieder *et al.*, 2000). De igual manera, es común encontrar áreas con pelos blancos entre mezclado, principalmente en la cara, alrededor de los ojos, ollares y a veces, en los flancos y ancas. A veces, este color se describe, por ejemplo, como tordo chancaco, tordo acero o tordo rodado. Aunque estas descripciones pueden ser exactas en su momento, estos caballos se encuentran en una fase concreta del proceso de encanecimiento y cambiarán con el tiempo (Thiruvankadan *et al.*, 2008).

Las pruebas para esta variante gris pueden ayudar a los propietarios a identificar caballos homocigóticos (animales con dos copias de la variante) que siempre producirán descendencia gris, y pueden ayudar a determinar el color de la capa de un potro, ya que el gris es un patrón de pigmentación progresivo.



Figura 22. Características de la capa Alazana y gen Grey (EEAAGG), desde el nacimiento a los 2 años

Imagen tomada de Equine Color Genetics.

### 5.10.2. Gen Roan "Rn"

La mutación específica para el gen Roan aún no ha sido identificada, sin embargo, se cree que se encuentra en la región del gen Kit, en el cromosoma 3 del caballo. El Laboratorio de Genética Veterinaria en la Universidad de California ha identificado marcadores de ADN en caballos Cuarto de Milla y Pintos que están asociados con Roan que se pueden utilizar para determinar si un caballo tiene la mutación y cuántas copias (Marklund *et al.*, 1999; Vo *et al.*, 2022). El gen Roan se puede encontrar en una variedad

de razas como el Cuarto de Milla, Pintos, Paso Peruano, Paso Fino, Pony de Welsh, Pony Miniatura y algunos caballos de tiro (Grilz-Seeger *et al.*, 2020).

A los caballos con el gen Roan también se les denomina “ruanos”, en ambos casos, hace referencia al patrón de color del pelaje de un caballo, caracterizado por una mezcla de pelos blancos y de color (capa base) en el cuerpo, mientras que la cabeza y los “cabos” (parte inferior de las patas, crin y cola) son en su mayoría de color sólido, lo que causa un color plateado en el cuerpo (Vob *et al.*, 2022). En algunos casos, un caballo ruano tendrá algunos pelos blancos concentrados en el área de los saleros, haciendo parecer que el caballo tiene cejas. En estos casos, cuando los pelos blancos llegan a mezclarse en la cara, se le conoce como “máxima” expresión de ruano. Por otra parte, algunos individuos pueden presentar el entrecanado exclusivamente en el área del anca, grupa y flancos; a este fenotipo se le conoce como “mínima” expresión (Reiter, 2022).

En su mayoría, los potros con este gen nacen de un color sólido y no es hasta unos meses de edad, cuando mudan de pelaje, que se aprecia el tono plateado que causan los pelos entremezclados (Luz-Correa *et al.*, 2015). El pelaje puede aclararse u oscurecerse de invierno a verano, pero a diferencia de los tordos, un caballo ruano no se aclara progresivamente a medida que envejece. Otro punto por considerar en cuanto a tordillo versus ruano es que, en un ruano, el pelo que rebrota de una cicatriz será del color de la capa base, en lugar del color plata causado por los pelos entremezclados (Oyebanjo *et al.*, 2022).

Esta mutación es dominante simple, lo que infiere que con que el ejemplar tenga un alelo, el gen se expresará fenotípicamente. En cuanto al genotipo del caballo, la presencia de la mutación se escribe con las letras “Rn”, por lo que un ejemplar que sea heterocigoto se denominaría “Rnrn” mientras que un ejemplar homocigoto se denominaría “RnRn”.

### 5.10.3. Roan en Alazán

Se refiere a un individuo de capa alazán con uno o dos alelos del gen Roan, lo que se refleja en un genotipo eeAaRnrn, eeAaRnRn, eeAARnrn, eeAARnRn (Bellone, 2022). En cuanto al fenotipo, está mutación actúa sobre cualquier capa base o dilución. En el caso



de los caballos alazanes, se observan los pelos blancos entremezclados con los rojos en el tronco, dejando crin, cola, cara y patas de color rojo (Reiter, 2022). En las patas se observa una “v” invertida a la altura de los carpos y corvejones que delimita la transición de pelaje entre canado y el pelaje base (Reissman *et al.*, 2007).

Estos potros nacen de color alazán, aunque al momento de revisar el pelaje a contrapelo en el área de la grupa y flancos, es posible encontrar pelos blancos en crecimiento. A los pocos meses de edad, cuando los potros empiezan a cambiar de pelaje, se hace notar el pelaje ruano ya que los pelos blancos resaltan sobre el pelaje base (Vob *et al.*, 2022). A lo largo de la vida del ejemplar, este encanecimiento no aumentará, sin embargo, es posible que en la temporada de invierno pareciera “desaparecer”, esto se debe a que los pelos de la capa base crecen más largos que los ruanos, cubriéndolos por completo (McFadden *et al.*, 2024a).



Potranca alazana con Roan de días de nacida. Nótese como el color es uniforme e intenso sin observarse pelos entremezclados.  
Genotipo: eeaaRnn, homocigoto recesivo para Extension y Agouti, heterocigoto para Roan



Misma potranca que la foto anterior ya con meses de vida. Nótese como es evidente la muda de pelo y a su vez, la transición en el pelaje, donde ya se observa con facilidad los pelos ruanos en el tronco. Genotipo:  $eeaaRnrn$ , homocigoto recesivo para Extension y Agouti, heterocigoto para Roan.



Caballo de base alazán con Roan. Nótese los pelos ruanos entremezclados con los rojos en el tronco del caballo creando la apariencia metálica, mientras que crin, cola, cabeza y parte distal de las patas se mantiene sólidos. En esta toma, se distingue el pico de la “v” invertida a la altura de los carpos. Genotipo:  $eeAaRnrn$ , homocigoto recesivo para Extension, heterocigoto para Agouti y Roan.

Figura 23. Características de la capa Roan en Alazán en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics

#### 5.10.4. Roan en Colorado

Se refiere a un ejemplar de base colorada y uno o dos alelos del gen Roan, lo que se traduce a un genotipo  $EeAaRnrn$ ,  $EeAaRnRn$ ,  $EEAaRnrn$ ,  $EEAaRnRn$ ,  $EeAARnrn$ ,  $EeAARnrn$ ,  $EEAARnrn$ ,  $EEAARnrn$  (Oyebanjo *et al.*, 2022). En cuanto al fenotipo esta mutación actúa sobre cualquier capa base y/o dilución. En el caso de los colorados, se observa los pelos blancos entremezclados con rojos y negros en el tronco del caballo, dejando la cara, crin, cola y patas del color correspondiente a su base. En las patas se observa una “v” invertida a la altura de los carpos y el corvejón en miembros anteriores y posteriores respectivamente. Esta “v” marca la transición entre los pelos ruanos y los de la capa base (Grilz-Seger *et al.*, 2020).



Los potros colorados con ruano, al igual que todos los ruanos, nacen con su pelaje del color base o, en caso de presentar alguna dilución, con la dilución presente de forma ininterrumpida, es decir, sin la obvia presencia de los pelos blancos entremezclados, aunque, en algunas ocasiones, se pueden detectar estos pelos si se revisa el pelaje a contrapelo, sobre todo en el área de la grupa y los flancos (Vob *et al.*, 2022). Conforme el potro va creciendo y pasa por la primera muda, los pelos ruanos se hacen evidentes. A lo largo de la vida del ejemplar, este encanecimiento no aumentará, sin embargo, es posible que en la temporada de otoño-invierno, cuando el pelaje crece, pareciera “desaparecer”, esto se debe a que los pelos de la capa base crecen más largos que los ruanos, cubriéndolos por completo (Marklund *et al.*, 1999).



Potro colorado con Roan de días de nacido. Nótese como el pelaje presenta una coloración intensa y uniforme.  
Genotipo: EEAaRnn, homocigoto dominante para Extension, heterocigoto para Agouti y Roan.



Caballo colorado con Roan, mismo ejemplar que la foto anterior ya de adulto. Nótese los pelos blancos causados por Roan entremezclados con rojos y negros a lo largo del tronco, mientras que crin, cola, cabeza y parte distal de las patas se mantienen uniformes.

Figura 24. Características de la capa Roan en Colorado en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics

#### 5.10.5. Roan en Prieto

Se refiere a un caballo con base prieta y uno o dos alelos de la mutación Roan, lo que se traduce a un genotipo  $EeaaRn$ ,  $EeaaRnRn$ ,  $EEaaRnrn$ ,  $EEaaRnRn$  (Bellone, 2022). En cuanto al fenotipo, el gen causa los característicos pelos blancos que se entremezclan con los pelos negros de la capa base, dando una apariencia metálica o gris, dejando la parte inferior de las patas, cabeza, crin y cola sin alteraciones (Marklund *et al.*, 1999). En las patas se observa una “v” invertida a la altura de los carpos y el corvejón en miembros anteriores y posteriores respectivamente. Esta “v” marca la transición entre los pelos ruanos y los de la capa base (Thiruvenkadan *et al.*, 2008).

Estos potros nacen de color prieto, aunque al momento de revisar el pelaje a contrapelo es posible encontrar pelos blancos en crecimiento sobre todo el área de la grupa y flancos. A pasar el tiempo y conforme va cambiando de pelaje, pasando por su primera muda, empiezan a salir los pelos ruanos, siendo lo suficientemente notorios para crear ese color metálico característico de esta mutación (Oyebanjo *et al.*, 2022). A lo largo de la vida del ejemplar, este encanecimiento no aumentará, sin embargo, es posible que, en la temporada de invierno, pareciera “desaparecer”, esto se debe a que los pelos de la capa base crecen más largos que los ruanos, cubriéndolos por completo (Grilz-Seger *et al.*, 2020).



Potro de base prieta con Roan de días de nacido. Nótese como el color negro es intenso y uniforme, sin pelos ruanos entremezclados.  
Genotipo: E<sub>ee</sub>aR<sub>nr</sub>n, heterocigoto para Extension y Roan, homocigoto recesivo para Agouti.



Potro de base prieta con Roan, mismo potro que la foto anterior ya con meses de edad. Nótese como con la muda ya pierde el color negro uniforme en el tronco y se observan los pelos ruanos fácilmente. En esta toma se observa perfectamente las "v" invertidas a la altura de carpos y corvejones en las patas. De igual forma, se observa la cara, crin, cola y parte distal de las patas de color negro uniforme.  
Genotipo: E<sub>ee</sub>aR<sub>nr</sub>n, heterocigoto para Extension y Roan, homocigoto recesivo para Agouti.



Caballo de base prieta con Roan. Nótese los pelos ruanos entremezclados con los negros a lo largo del tronco, dejando el rostro, crin, cola y parte distal de las patas de color uniforme.

Genotipo:  $EEaaRnRn$ , homocigoto dominante para Extension y Roan, homocigoto recesivo para Agouti.

Figura 25. Características de la capa Roan en Prieto en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics

### 5.11. Capas con patrones blancos

Durante el desarrollo fetal, los melanoblastos derivados de la cresta neural migran por toda la superficie corporal y se diferencian en melanocitos, las células productoras de pigmento. Estos patrones se generan cuando hay alguna alteración en este proceso, derivada de la presencia de algún alelo de los genes responsables por estos patrones (Hauswirth *et al*, 2012). Esto se entiende que son un rasgo complejo con una gran variabilidad fenotípica que va desde marcas blancas mínimas hasta caballos completamente blancos.

La expresión fenotípica indudablemente varía de ejemplar a ejemplar, ya que, estos patrones se expresan en caballos de cualquier color, con cualquier combinación de diluciones, modificadores y otros patrones blancos, todos estos interactuando entre sí (Patterson *et al*, 2021). Así mismo, existen factores intrínsecos aún desconocidos que

actúan durante el desarrollo fetal, impactando en la distribución, Extension y forma de las manchas blancas, por lo que el resultado es único, incluso en caballos que comparten el mismo genotipo (Haase *et al*, 2013). Pueden variar desde unos pocos pelos blancos en el cuerpo hasta cubrir casi por completo el color determinado por el color base, los modificadores y las diluciones. La piel bajo las zonas blancas suele ser rosada, los bordes de los patrones pueden ser redondeados, definidos o irregulares, dependiendo del gen que lo cause (Rieder, 2009). Existen muchos genes y alelos diferentes que pueden causar patrones blancos, cada uno con sus propias características. Hasta el momento, han identificado siete mutaciones que generan patrones blancos; Tobiano, Frame Overo, Leopard Complex, Appaloosa Pattern-1, Dominant White, Sabino y Splashed White (Haase *et al.*, 2009; McFadden *et al.*, 2024b).

#### 5.11.1. Gen Tobiano “TO”

Está causado por un reordenamiento cromosómico único en el cromosoma ECA3, no por una mutación nucleotídica en el gen KIT (Brooks *et al.*, 2007). Una sección del ECA3 se "invirtió" durante un evento de recombinación, causando el reordenamiento. Esta inversión dio lugar a una región del cromosoma con el orden de los genes invertido en comparación con el de ECA3. Se cree que la inversión, que abarca aproximadamente un tercio del cromosoma, causa manchas al aislar el gen KIT de regiones reguladoras clave (Pasternak *et al.*, 2020).

La señalización de KIT, que controla la migración de melanocitos a través del embrión, puede verse alterada si ciertas zonas reguladoras pierden el control, lo que resulta en áreas donde los melanocitos no producen pigmento y se observan como manchas blancas en el pelaje, con la piel subyacente de color rosa (Haase *et al.*, 2008). Al ser una mutación que restringe el pigmento, y no una que lo modifica directamente, este gen puede actuar sobre cualquier capa base, dilución o modificador, eliminando el efecto de estos genes en las áreas blancas (Brooks *et.al*, 2002).

El blanco del cuerpo está dispuesto en un patrón vertical, con el blanco extendiéndose sobre la línea superior en algún punto entre las orejas y la cola. Las



manchas suelen ser de contorno regular y definido, con óvalos o patrones redondos que se extienden hacia abajo sobre el cuello y el pecho, el color oscuro suele cubrir los flancos (Bailey & Brooks, 2020a), la cola suele ser bicolor, cuando es blanca en el extremo de la base y coloreada en el otro extremo.

En algunos caballos tobianos puede haber pequeñas manchas de color, comúnmente llamadas manchas de tinta o huellas de gato, en las manchas blancas; suelen ser pequeñas y redondas y pueden aparecer en grupos. Esta marca se puede observar en caballos homocigotos para el gen tobiano, pero no es garantía de que el caballo sea homocigoto (Tadlock, 2012). Los caballos tobianos son menos comunes de lo que algunos piensan, la mayoría de los caballos con aspecto tobiano son una combinación de tobiano y uno de los otros patrones. Esto no es sorprendente, ya que los criadores suelen cruzar estos caballos teniendo más en cuenta el fenotipo que su composición genética. El tobiano puede ocultar las características de los genes de los otros patrones, pero las marcas blancas extensas en la cara pueden delatar una combinación (Gossett *et al.*, 2023).

Esta mutación se considera dominante simple, por lo que un solo alelo es necesario para que el ejemplar muestre este fenotipo. En la nomenclatura del genotipo, la presencia del gen se escribe con las letras “TO”, por lo que un ejemplar heterocigoto se escribiría “TOto”, mientras que en un ejemplar homocigoto se escribiría “TOTO”.



Caballo con base colorada y gen tobiano, demostrando una expresión mínima. Nótese las manchas blancas en las patas, al costado del cuello y en el maslo de la cola, todos son lugares típicos de la mutación Tobiano, además, se observa las “huellas de gato” en la mancha del cuello.

Genotipo: EeAaTOTO, heterocigoto para Extension y Agouti, homocigoto para Tobiano.



Pony de base alazán y gen tobiano. Nótese los bordes bien definidos y redondeados de las manchas blancas y la dirección descendiente de ellas.

Genotipo: eaaaT<sup>O</sup>o, homocigoto recesivo para Extension y Agouti, heterocigoto para Tobiano.

Figura 26. Características de la capa Gen Tobiano en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics

#### 5.11.2. Gen Frame Overo "O"

El gen Frame Overo se encuentra en el cromosoma ECA17 y es generado por una mutación sin sentido en el gen del receptor de endotelina tipo B (EDNRB) que causa tanto los patrones frame overo como el síndrome de Overo Letal. La mutación provoca una alteración dinucleotídica en el código genético del gen EDNRB, que afecta a su función al cambiar un aminoácido de isoleucina a lisina. Dado que los patrones de frame overo pueden parecerse a otros patrones hereditarios, la prueba de la mutación EDNRB es la técnica más fiable para garantizar que el patrón de color observado es Frame Overo (Bailey & Brooks, 2013).

Aunque no está tan extendido como el patrón sabino, esta mutación está presente en razas de todo el mundo. Es común en los caballos Paint americanos, los Mustang americanos y los caballos miniatura americanos. El alelo O también puede encontrarse en los Pura Sangre, aunque es extremadamente inusual (Elkin *et al.*, 2023).

A menudo se hace referencia a los overos utilizando el término descriptivo de "marcos" u overos de marco, por su traducción en inglés del gen Frame. Suelen tener manchas blancas en los costados con un "marco" de color que rodea el blanco. Sin embargo, la Extension del blanco puede variar de mínima a extensa (Vrotsos *et al.*, 2001). Los overos mínimos tienden a tener blanco en la cara, uni o bilateral del cuello y



posiblemente una pequeña mancha o manchas sobre las costillas. Los overos muy mínimos pueden parecer caballos sólidos con marcas blancas normales (Oyebanjo *et al.*, 2022).

La mayoría de los overos tienen un color sólido a lo largo de la espina dorsal, desde la cruz hasta la cola, con blanco en los flancos, algunos ejemplares tienen manchas blancas que se extienden desde el vientre hasta la espalda, con la cola y crin de color sólido, aunque a veces puede haber blanco en la crin donde una mancha blanca cruza sobre el cuello (Bailey & Brooks, 2020a). A menudo hay grandes manchas blancas irregulares en la cara, a veces en toda la cara (caretos), a veces en un lado de la cara, pero no en el otro. Cuando el blanco aparece alrededor de los ojos, éstos pueden ser azules. Los caballos overos son los únicos pintos que suelen tener las cuatro patas sin albos, es decir de color sólido, y la mayoría de ellos tienen al menos una pata totalmente sólida. El patrón es visible al nacer y no se altera mucho a lo largo de la vida del caballo (Rieder, 2009).

El alelo overo es dominante incompleto pero letal cuando es homocigótico, lo que da lugar al Síndrome Overo Blanco Letal (OLWS, por sus siglas en inglés). Los caballos con una copia de O están completamente sanos, pero los potros nacidos con dos copias de O (O/O) tienen un tracto intestinal subdesarrollado, esto conduce a la muerte en un par de días. No existe cura para el síndrome, por lo que los potros nacidos con este síndrome serán sacrificados humanitariamente al nacer (Bowling, 1994; Hempworth-Warren, 2024).



Semental prieto con Frame Overo, con una expresión muy extensa del gen, nótese que las manchas están en los costados, dejando el lomo del color base.

Genotipo: EEaaOo, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti, heterocigoto para Overo.



Yegua prieta con Frame Overo, con una expresión mínima del gen, lo único que nos puede dar un indicio del gen es la mancha irregular que tiene en la frente.

Genotipo: EEaaOo, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti, heterocigoto para Overo.

Figura 27. Características de la capa Frame Overo en equinos

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics; Equine Color Genetics

### 5.11.3. Gen Leopard Complex “LP” y Appaloosa Pattern-1 “PATN-1”

El patrón moteado que presentan los caballos Appaloosa en Estados Unidos, Knabstruppers en Dinamarca, Norikers en Austria y muchas razas de ponis de todo el mundo se conoce como “Complejo de Leopardo” (Druml *et al.*, 2017). Recibe su nombre de uno de los distintos patrones creados por esta mutación, conocido como "leopardo", donde el caballo presenta puntos ovalados de color correspondiente a la capa base, sobre un fondo blanco que cubre la mayor parte del cuerpo del caballo. Sin embargo, el Complejo Leopardo, puede crear una amplia gama de patrones, que pueden variar desde unos pocos pelos blancos en la grupa hasta un pelaje casi totalmente blanco. Los más comunes se denominan, lomo manchado, manta de encaje, manta moteada, manta de nieve, casi leopardo, leopardo, leopardo poco moteado y jaspeado (Bellone *et al.*, 2008; Grilz-Seger *et al.*, 2017).

Generalmente, los patrones están conectados con áreas blancas que están uniformemente dispersas y centradas sobre las caderas, en estas áreas blancas pueden aparecer manchas de pigmento. Además, los caballos con el gen mostrarán un

encanecimiento progresivo, también conocido como barniz, a medida que envejecen, variando el nivel de encanecimiento (Bailey & Brooks, 2020b).

La diversidad de patrones asociados a las razas Appaloosa o leopardo condujo inicialmente a teorías que implicaban múltiples genes para explicar la variación de patrones, hasta que Sponenberg *et al.* (1990) demostraron de forma convincente que un único gen principal, con modificadores de genes menores, era suficiente para explicar los datos de los libros genealógicos y las familias de diversas razas. Aunque el LP es la causa directa del fenotipo del complejo de leopardo, otros genes aún por descubrir pueden estar a cargo de la Extensión del blanco y de la naturaleza del patrón (Sponenberg & Bellone, 2017).

Esto reveló que TRPM1 era el responsable del manchado del complejo de leopardo, a pesar de que la mutación LP estaba situada fuera del dominio de codificación de proteínas del gen, en una región que regula la tasa de expresión génica. Aunque se descubrió que un marcador genético era útil para predecir si los caballos poseían o no el gen LP, el marcador no era la mutación en sí (Bellone *et al.*, 2010; Pruvost *et al.*, 2011).

En la nomenclatura del genotipo, este gen se denomina “LP”, por lo que un ejemplar heterocigoto se escribiría “LP<sup>l</sup>”, mientras que un ejemplar homocigoto se escribiría “LP<sup>LP</sup>”. Este gen es dominante incompleto al igual que el Gen Cream, lo que significa que habrá una diferencia en la expresión fenotípica relacionada a la cigosidad del gen. En todos los caballos con una sola copia del gen se puede observar pocas manchas en el pelaje, un encanecimiento gradual y otros rasgos relacionados con el LP, como lo son: escleras blancas, cascos rayados y piel moteada. Los caballos con dos copias del alelo se distinguen por dos características: tienen pocas o ninguna mancha de pigmento, pero presentan regiones blancas, creando patrones conocidos como "manta de nieve" o "leopardo poco moteado"; y los homocigotos para el alelo LP están afectados de ceguera nocturna estacionaria congénita (CSNB) (Sandmeyer *et al.*, 2012; Rockwell *et al.*, 2020).



Caballo Appaloosa de base prieta. En este ejemplar se notan las características Appaloosa, esclera blanca y cascos rayados. Este ejemplar solo muestra una pequeña mancha blanca en el anca, posiblemente empiece a encanecer con el paso del tiempo.

Genotipo: EEaaLPp, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti, heterocigoto para Leopard Complex.



Caballo Appaloosa de base prieta, con un fenotipo conocido como "manta de nieve"

Genotipo: EEaaLPLP, homocigoto dominante para Extension y Leopard Complex, homocigoto recesivo para Agouti.

Figura 28. Características de la capa Appaloosa de base prieta en equinos

Imágenes tomadas de Horse Color Genetics

Una mutación en el gen RFWD3 está vinculada a una mayor cantidad de blanco en caballos LP conocido como Pattern-1 (PATN1). Cuando se combina con LP esta mutación se comporta de una manera dominante (Holl *et al.*, 2016). Esto significa que un caballo necesita un solo alelo de la mutación PATN1 para observar grandes cantidades de blanco siempre y cuando LP esté presente. Caballos que son portadores de PATN1, pero no de LP no presentarán manchas, pero puede pasar PATN1. Esta mutación está presente en muchas razas, incluyendo la Appaloosa, American Miniature Horse, British Spotted Pony y Knabstrupper, entre otras (Kingsley *et al.*, 2023).





Caballo Appaloosa de base colorada con patrón leopardo. Nótese las manchas ovaladas distribuidas a lo largo de todo el cuerpo y la piel moteada en el área de los ollares y hocico.  
 Genotipo:  $EEAaLPipPATN1PATN1$ , homocigoto para Extension y Pattern1, heterocigoto para Agouti y Leopard Complex.



Caballo Appaloosa de base Alazán con patrón jaspeado. Nótese el encanecimiento además del moteado a lo largo del cuerpo, aun así, la cola se mantiene de color sólido.  
 Genotipo:  $eeAALPipPATN1patn1$ , homocigoto recesivo para Extension, homocigoto dominante para Agouti, heterocigoto para Leopard Complex y Patern-1.

Figura 29. Características de la capa Appaloosa de base colorada en equinos

Imágenes Tomadas de Equine Color Genetics

#### 5.11.4. Gen Dominant White “W”

La mutación W está codificada por el gen KIT, situado en el cromosoma ECA3, las mutaciones causantes de este rasgo pueden surgir en cualquier parte del gen. La mayoría de los alelos W en caballos se han descubierto espontáneamente, es decir, en un solo individuo fundador y sus descendientes (Dûrig *et al.*, 2017). Como resultado, el gen KIT tiene un número considerable de alelos distintos, la mayoría de estas son mutaciones sin sentido, mutaciones de cambio de marco o deleciones de ADN, todas las cuales impedirían la producción de una proteína KIT funcional (Mau *et al.*, 2004).

Como indica el nombre, el gen que causa la coloración blanca es dominante simple, por lo que un solo alelo de la mutación es suficiente para observar una expresión fenotípica. En la nomenclatura del genotipo, esta mutación se denomina “W”, por lo que un ejemplar heterocigoto se escribiría “Ww” mientras que un caballo homocigoto se escribiría “WW”. Las investigaciones moleculares de KIT y la pigmentación blanca dieron como resultado la identificación de W1-W22, un conjunto de mutaciones que codifican el color blanco del pelo de las cuales todas, con la excepción del W20, surgieron recientemente y se limitan a líneas específicas dentro de las razas (Haase *et al.*, 2007, 2009, 2011).

En general, los alelos W son poco comunes en prácticamente todas las razas de caballos; el color se ha visto en Purasangres, Árabes, caballos Cuarto de Milla, Hannoverianos, Islandeses y una variedad de otras razas (Avila *et al.*, 2022). El gen KIT presenta una amplia gama de mutaciones, lo que indica que es susceptible de mutar por lo cual, existe la posibilidad de que se desarrollen nuevos alelos de la mutación W en cualquier raza equina (Esdaile *et al.*, 2021).

Dado que muchos de los alelos W son específicos de una raza o de una familia de caballos, resulta difícil realizar pruebas pronósticas basadas en el ADN sin realizar un cribado de todos los alelos o adivinar qué prueba es la adecuada en función de la raza. Aunque se puede utilizar una prueba de ADN para detectar la presencia de W, la variedad de mutaciones hace que sea poco práctica desde el punto de vista comercial (Haase *et al.*, 2015).

Aunque existe una gran heterogeneidad en el espectro de fenotipos dentro de las mutaciones W, cada alelo es único y responsable de un fenotipo de tipo W. Los patrones causados por esta mutación pueden presentarse desde extensas marcas en la cara y patas con o sin encanecimiento en el vientre o manchas del vientre, a un caballo totalmente blanco, con ojos típicamente de color marrón y piel rosa subyacente al área de las manchas blancas (McFadden *et al.*, 2024b).

En el caso de los ejemplares que son totalmente blancos, la coloración blanca creada por los genes de grey o crema es distinta de la coloración blanca causada por el gen “W” en que los caballos tordos nacen con el pelo de color que se va tornando blanco con la

edad, pero su piel sigue siendo negra, mientras que los caballos blancos por el gen Dominant White nacen con el pelo blanco y la piel rosada (Eken & Mikko, 2009). Los caballos doble diluidos (CRCR) son más fáciles de confundir con un ejemplar con este gen; sin embargo, un factor a considerar es que los ojos de los dobles diluidos suelen ser azules, a diferencia de los ojos marrones de los caballos Dominant White, de igual manera se pueden detectar ligeros cambios en la tonalidad del pelo crema o blanco en las zonas de transición alrededor de la cabeza o en las patas (Brooks *et al.*, 2020). Tal como se muestran las tres mutaciones más famosas, con el fin de ilustrar su herencia y variabilidad de expresión, incluso siendo dentro de la misma línea sanguínea.

#### 5.11.5. Mutación W5

Se encuentra en descendientes del semental Purasangre Puchilingui.



Semental Puchilingui, primer ejemplar que presentó esta mutación



Semental Sato, hijo de Puchilingui. Mientras es evidente que heredo la mutación, la expresión no es idéntica a la de su padre.





Semental Chet D T, hijo de Puchinguli. En este ejemplar, la expresión de la mutación es aún mayor, incluso cuando se infiere que es heterocigoto para la mutación.



Semental Simba Twist, hijo de Sato y nieto de Puchinguli, la mutación todavía se observa de una forma única en cada ejemplar.

Figura 30. Características de la capa con mutación W5 “Puchinguli” en equinos

Imágenes tomadas de Equine Color Genetics; All Breed Pedigree; Blazing Color Farm.

### 5.11.1. Mutación “W10”

Se encuentra en descendientes del semental Cuarto de Milla GQ Santana.



Semental GC Santana, Cuarto de Milla que generó esta mutación.

Figura 31. Características de la capa con mutación W10 en equinos

Imagen tomada de All Breed Pedigree.

### 5.11.2. Mutación “W20”

Esta mutación es mucho más antigua y se encuentra en muchas razas; se cree que esta mutación tiene un efecto menor en la función de la proteína, así como un efecto más sutil en la cantidad de blanco expresado, a menos que se combine con otros alelos blancos dominantes (y quizás con otros genes de patrones blancos). En combinación con otros alelos de patrón blanco, se ha demostrado que W20 aumenta la cantidad de blanco, produciendo un fenotipo totalmente blanco o casi totalmente blanco (Hauswirth *et al.*, 2013).



Semental Gypsy de base prieto, nótese la distribución y cantidad mínima de manchas blancas.  
Genotipo: EEaaW20W20, homocigoto dominante para Extension y Dominant White, homocigoto recesivo para Agouti.

Figura 32. Características de la capa con mutación W20 en equinos

Imagen tomada de Horse Color Genetics

### 5.11.3. Mutación “W22”

Se encuentra en descendientes del semental Purasangre Airdrie Apache.



Semental Airdrie Apache, primer ejemplar en presentar esta mutación.



Yegua Painting Shadows, hija de Airdrie Apache, en este caso la mutación es muy parecida a la de su padre, pero sigue sin ser igual.



Semental Allamystique, hijo de Airdrie Apache, en este ejemplar la mutación es muy extensa.





Semental All Decorated, hijo de Allamystique, nieto de Airdrie Apache. La expresión de la mutación es parecida a la de su abuelo, pero aun así sigue siendo única.

Figura 33. Características de la capa con mutación W22 en equinos

Imágenes tomadas de All Breed Pedigree

#### 5.11.4. Gen Sabino 1

Sabino es una descripción genérica para un grupo de patrones de manchas blancas similares. El patrón de sabino se describe como manchado irregular, generalmente en las patas, vientre y cara, a menudo con un encanecimiento extenso. Se descubrió una mutación que produce un tipo específico de patrón de sabino, el cual se ha denominado Sabino 1, ya que fue el primero en ser descubierto y no explica todos los caballos con patrón sabino, lo que sugiere que hay más por descubrir. Hasta el momento, SB1 se ha identificado en diversas razas de caballos, entre ellas caballos miniatura y ponis Shetland, así como Mustangs y caballos de paso (Brooks & Bailey, 2005).

Esta mutación se encuentra ubicada en el cromosoma ECA3, en el gen KIT, al igual que varias de las mutaciones de patrones blancos como Tobiano y Dominant White. Para Sabino, la regulación del empalme de exones está alterada por un cambio de un solo nucleótido en el intrón 16, lo que da lugar a una fracción de transcritos del gen que carecen del exón 17 y resulta en una pérdida parcial de este exón (Druml *et al.*, 2018). Sabino 1 se hereda como un rasgo autosómico incompleto dominante, lo que significa que un solo alelo es suficiente para que se exprese, sin embargo, la expresión fenotípica será diferente en relación con la cigosidad. En la nomenclatura del genotipo, el gen

Sabino 1 se denomina “SB1”, por lo que un caballo heterocigoto se escribiría “SB1sb1”, mientras que un ejemplar homocigoto se escribiría “SB1SB1” (Rieder, 2009).

En el estado heterocigótico, el patrón Sabino generalmente implica un caballo que tiene dos o más patas blancas, con el color blanco a menudo se abarcando desde las patas del caballo hasta el vientre en parches irregulares o fragmentados. Estos parches blancos irregulares se conocen comúnmente como manchas de barril o manchas del vientre (Hauswirth *et al.*, 2013). En cuanto a la cabeza, es moderadamente blanca y comúnmente tienen como mínimo un cordón que expande la longitud de la cara. Por el contrario, un caballo que ha heredado dos alelos del gen SB1 (homocigótico) será casi blanco puro en apariencia. En ambos casos la piel que se encuentra subyacente a las manchas blancas carece de pigmento, por lo que se observa rosa. A diferencia de Frame Overo, no hay ninguna condición potencialmente mortal unida a este patrón (McFadden *et al.*, 2024b).



Semental de base prieta con Sabino. Nótese la distribución de las manchas, al igual que los pelos entremezclados que dan lugar al encanecimiento. Genotipo: EEaaSB1sb1, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Sabino.



Yegua de base colorada con Sabino, expresión máxima relacionada a la cigosidad. Nótese la piel rosa, pelaje totalmente blanco y ojos marrones. Genotipo: EeAaSB1SB1, heterocigoto para Extension y Agouti, homocigoto para Sabino.

Figura 34. Características de la capa con Gen Sabino 1 en equinos

Imágenes tomadas de Starfire Gypsy Horses y Painted Feather Farm

#### 5.11.5. Gen Splashed White “SW”

Splashed White se refiere a un fenotipo de manchado en donde el caballo pareciera que la parte inferior del cuerpo ha sido salpicada con pintura blanca, de ahí su nombre. El patrón se caracteriza por manchas blancas en las extremidades, generalmente en las cuatro patas, abdomen y cara (Klemola, 1933; Sponenberg & Bellone, 2017). Las marcas comunes en la cara son una amplia mancha o careto, así como ojos azules o parcialmente coloreados, estas marcas blancas suelen estar restringidas por bordes nítidos, con las partes restantes coloreadas sin moteado ni encanecimiento, a diferencia de los genes SB1 y W (Hauswirth *et al.*, 2012).

Hasta el momento se han identificado ocho mutaciones que causan este fenotipo y se han denominado en el orden en que fueron descubiertas: SW1, SW2, SW3, SW4, SW5, SW6, SW7 y SW8. Todas estas mutaciones causan un fenotipo similar en los caballos, aunque la cantidad de blanco es variable y se cree que está controlada por otros genes, de los cuales, algunos son conocidos, pero la mayoría aún no han sido identificados (Magdesian *et al.*, 2020). Esta mutación se hereda como un rasgo dominante con expresión variable, lo que significa que una copia de una mutación del SW es suficiente para producir un fenotipo de Splashed White con una cantidad variable de blanco. Sin embargo, las observaciones de ejemplares que presentaban fenotipos de esta mutación llevaron al hallazgo de dos genes (MITF y PAX3) distintos responsables por los fenotipos de Splashed White (Hauswirth *et al.*, 2012).

#### 5.12. MITF

El MITF (factor de transcripción asociado a la microftalmia) es una proteína importante para el funcionamiento normal de las células pigmentarias, es un factor de transcripción que activa otros genes del proceso pigmentario, incluidos los que se sabe que regulan la proliferación y migración de los melanocitos. SW1, SW3, SW5, SW6, SW7 y SW8 son variantes en el gen MITF (Hauswirth *et al.*, 2013).



### 5.12.1. Mutación SW1

Se encuentra en muchas razas Caballos: Cuarto de Milla, Appaloosa, Pintos Americanos, Morgan, Trakehner, Caballo Miniatura, Pony de Shetland, Warmblood Holandés, Gypsy, Pony de Welsh, Knabstrupper, y Caballo Islandés, aunque es posible que exista en otras razas. Esta variante es una inserción de 10 pb en el promotor MITF, el promotor es la región del gen que regula su expresión. Se cree que SW1 interrumpe la producción normal del gen, afectando así a la división de las células pigmentarias, lo que causa las manchas blancas, han identificado caballos homocigotos para SW1 (SW1/SW1), lo que demuestra que esta mutación no es homocigota letal (Avila *et al.*, 2022).



Semental de base prieta con Splash White. Nótese la distribución de las manchas blancas, los ejes definidos e irregulares.

Genotipo: EEaaCrcrSW1SW1, homocigoto dominante para Extension y Splash White 1, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Cream.

Figura 35. Características de la capa base prieta con Splash White en equinos

Imagen tomada de Shining C Grulla Horses

### 5.12.2. Mutación SW3

Se da exclusivamente en ciertas líneas de caballos Cuarto de Milla y Pintos americanos. Se cree que SW3 es letal en el estado homocigótico (SW3/SW3), ya que aún no se ha identificado ningún individuo con este genotipo. La recomendación actual es que se evite el apareamiento de dos caballos portadores de SW3 (Kvist *et al.*, 2021).

### 5.12.3. Mutación SW5

Es una gran deleción de 63 mil nucleótidos en el gen MITF. Esta variante elimina varias regiones importantes del gen y probablemente hace que el gen tenga una pérdida de función reducida o completa. Se identificó en una familia de caballos Pintos Americanos. Investigaciones posteriores sugieren que la frecuencia de esta mutación es baja en la raza (Magdesian *et al.*, 2020).

### 5.12.4. Mutación SW6

Como SW5 es una gran deleción del gen MITF, que probablemente inhibe la función adecuada del producto génico. Esta deleción elimina 8.710 nucleótidos del gen. Se predice que este cambio en el ADN resulta en una proteína MITF acortada (el producto del gen MITF). La región eliminada normalmente se une al ADN de otros genes de pigmentación para activarlos. El resultado final son zonas blancas carentes de células pigmentarias, esta mutación de novo, lo que significa que es reciente y hasta el momento, solo se ha identificado en un semental; el hecho de ser una mutación de novo también significa que sólo este ejemplar, su descendencia y las futuras generaciones resultantes de caballos procedentes de este semental pueden tener esta mutación (Patterson *et al.*, 2022).

### 5.12.5. Mutación SW7

Consiste en una pequeña deleción en el gen MITF (p.R317del) y se identificó en una familia de caballos American Quarter Horse/American Paint Horse de doble registro que presentaban un pelaje casi totalmente blanco, excepto por algunas marcas de color en los cuartos traseros (Hauswirth *et al.*, 2013).

### 5.12.6. Mutación SW8

Consiste en una gran deleción de 2,3 mil pares de bases en el gen MITF. Esta mutación también se trata de una mutación de novo, fue identificada en un caballo Purasangre con un patrón de pelaje Splashed White; el hecho de ser una mutación de novo también

significa que sólo este ejemplar, su descendencia y las futuras generaciones resultantes de caballos procedentes de este semental pueden tener esta mutación (Bellone *et al.*, 2023).

#### 5.12.7. PAX3- SW2 y SW4

#### 5.12.8. Mutación SW2

Se encuentra en ciertas líneas de caballos Cuarto de Milla y Pintos americanos; está causada por una mutación sin sentido en PAX3 que es esencial para el correcto desarrollo de algunos tejidos nerviosos y células pigmentarias (Hauswirth *et al.*, 2012).



Semental de base prieta con Splash White, nótese los albos irregulares y la marca careto con bordes definidos.

Genotipo: EEaaSW2sw2, homocigoto dominante para Extension, homocigoto recesivo para Agouti y heterocigoto para Splash White 2.

Figura 36. Características de la capa base prieta con Splash White, mutación SW2 en equinos

Imagen tomada de Shining C Grulla Horses

#### 5.12.9. Mutación SW4

La rara mutación SW4 se ha identificado en una familia de caballos Appaloosa y puede causar un blanco salpicado o, como mínimo, una mancha ancha. SW4 está causada por una mutación sin sentido en PAX3 y puede ser letal en el estado homocigoto, aunque esto aún está por determinar (McFadden *et al.*, 2023).

## 6. REFLEXIONES

La investigación genética ha proporcionado una comprensión más profunda de la evolución del color del pelaje en caballos, demostrando que esta variación surgió rápidamente durante el proceso de domesticación como resultado de la selección humana. Estudios recientes, han examinado la presencia y frecuencia de los alelos de color del pelaje en poblaciones equinas desde el Pleistoceno hasta la época romana, destacando una menor variación en poblaciones antiguas de caballos salvajes en comparación con las poblaciones de caballos domesticados.

Aunque algunos colores de pelaje pueden haber sido esenciales para la supervivencia en la naturaleza debido a funciones como el camuflaje o la adaptación al entorno, las preferencias y demandas humanas han favorecido ciertos alelos poco comunes, dando lugar a fenotipos antes desconocidos debido a la cría selectiva. Además, los colores del pelaje han sido objeto de estudios moleculares detallados debido a su utilidad como modelos para investigar la función y regulación de los genes. Si bien los genes que controlan el color del pelaje se conocen desde hace tiempo, la identificación reciente de alelos funcionales o marcadores a nivel de ADN ha sido un avance significativo. Actualmente, los fenotipos del color del pelaje, especialmente las marcas de color desempeñan un papel práctico en la identificación individual de caballos, proporcionando pistas sobre la segregación adecuada de alelos entre padres e hijos, como la regla del gris y la regla del alazán.

Por otro lado, en la cría animal, la demanda del mercado por capas más llamativas o especiales está impulsando la reproducción y crianza de ejemplares con genes modificadores de las capas base. Para mejorar la selección y cría de equinos, se han desarrollado nuevas técnicas como la Selección Asistida por Marcadores Genéticos (MAS), que se perfila como la mejor opción para la selección de animales al permitir evaluar características deseadas directamente sobre el material genético (MAS, por sus siglas en inglés Marker Assisted Selection). Sin embargo, este escenario plantea desafíos y problemáticas relacionadas con la expresión genotípica y fenotípica, lo que subraya la importancia de tomar precauciones, como los estudios genéticos, durante el proceso de reproducción para evitar la aparición de prole enferma o con características no deseadas.

## **7. CONCLUSIÓN**

La interacción entre la selección humana, la genética del color del pelaje y las demandas del mercado está dando forma al futuro de la cría animal. La comprensión profunda de estos aspectos es esencial para garantizar la sostenibilidad y la eficacia de los programas de cría, al tiempo que se satisfacen las necesidades y preferencias cambiantes de los consumidores.

## 8. REFERENCIAS

- Alía, M. J. (1996). Herencia de las capas del caballo. In: Ciencias Veterinarias. Equino: aspecto de cría y clínica. Volumen XVIII Consejo General de Colegios Veterinarios de España. Ed. Publex Studio.
- Almeida, S. M. R. (2012). Caracterización zoométrica y diagnóstico de los sistemas de producción de caballos mestizos de vaquería en el cantón Rumiñahui (Bachelor's thesis, Escuela Superior Politécnica de Chimborazo).
- Allen, C. (2013). A Statistical Analysis of the Factors that Potentially Affect the Price of a Horse (Doctoral dissertation) The College at Brockport: State University of New York, Senior Honor Thesis, 74.
- Andersson, L. S., Axelsson, J., Dubielzig, R. R., Lindgren, G., & Ekesten, B. (2011). Multiple congenital ocular anomalies in Icelandic horses. *BMC veterinary research*, 7, 1-5.
- Andersson, L., & Georges, M. (2004). Domestic-animal genomics: deciphering the genetics of complex traits. *Nature Reviews Genetics*, 5(3), 202-212.
- Aranguren-Méndez, J. A., Rincón-Carruyo, X., & Bravo, R. R. (2017). Aplicación de la genética molecular en la producción animal. *Revista Ecuatoriana de Ciencia Animal*, 1(1), 1-13.
- Ashburn, M. B., Rostad, D. R., Main, S. C., Thompson, J. M., Kibler, M. L., & Ivey, J. L. Z. (2021). 151 Factors influencing sale and bid price of sport-trained horses and ponies sold at online auctions. *Journal of Equine Veterinary Science*, 100, 103614.
- Avila, F., Hughes, S. S., Magdesian, K. G., Penedo, M. C. T., & Bellone, R. R. (2022). Breed Distribution and Allele Frequencies of Base Coat Color, Dilution, and White Patterning Variants across 28 Horse
- Bailey, E., & Brooks, S. A. (2013). Black, bay, and chestnut (extension and agouti). In *Horse genetics* (pp. 36-41). Wallingford UK: CABI.
- Bailey, E., & Brooks, S. A. (2020a). Frame overo and splashed white. In *Horse genetics* (pp. 109–119). Wallingford UK: CABI.



- Bailey, E., & Brooks, S. A. (2020b). Leopard complex spotting. In *Horse genetics* (pp. 120-125). Wallingford UK: CABI.
- Bartolomé, E., Valera, M., Fernández, J., & Rodríguez-Ramilo, S. T. (2022). Effects of selection on breed contribution in the Spanish sport horse. *Animals*, 12(13), 1635.
- Bell, S. W. (2021). Horse racing in imperial Rome: Athletic competition, equine performance, and urban spectacle. *The Running Centaur*, 28-77.
- Bellone, R. R. (2010). Pleiotropic effects of pigmentation genes in horses. *Animal genetics*, 41, 100-110.
- Bellone, R. R. (2022). Breed distribution and allele frequencies of base coat color, dilution, and white patterning variants across 28 horse breeds. *Genes*, 13(9), 1641.
- Bellone, R. R., Tanaka, J., Esdaile, E., Sutton, R. B., Payette, F., Leduc, L., ... & Magdesian, K. G. (2023). A de novo 2.3 kb structural variant in MITF explains a novel splashed white phenotype in a Thoroughbred family. *Animal Genetics*, 54(6), 752-762.
- Belousova, N. F., Bass, S. P., Zinoveva, S. A., Kozlov, S. A., & Markin, S. S. (2020). Features of coat color and markings and impact of dun factor on Vyatka horse breed. In *BIO Web of Conferences* (Vol. 17, p. 00202). EDP Sciences.
- Bowling, A. T. (1994). Dominant inheritance of overo spotting in paint horses. *Journal of Heredity*, 85(3), 222-224.
- Bowling, A. T. (2000). Genetics of colour variation. In *The genetics of the horse*. (pp. 53-70). Wallingford UK: CAB International.
- Brancalion, L., Haase, B., & Wade, C. M. (2022). Canine coat pigmentation genetics: a review. *Animal Genetics*, 53(1), 3-34.
- Bravo, R. R. (2017). Aplicación de la genética molecular en la producción animal. *Revista Ecuatoriana de Ciencia Animal*, 1(1), 1-13.
- Bricker, S. J., Penedo, C. M., Millon, L. V., & Murray, J. D. (2003). Linkage of the dun coat color locus to microsatellites on horse chromosome 8. In *Proc. 11th Conf. Plant and Animal Genomes*. San Diego, Canada (Vol. 640).
- Brooks, S. A., & Bailey, E. (2005). Exon skipping in the KIT gene causes a Sabino spotting pattern in horses. *Mammalian genome*, 16, 893-902.

- Brooks, S. A., Palermo, K. M., Kahn, A., & Hein, J. (2020). Impact of white-spotting alleles, including W20, on phenotype in the American Paint Horse. *Animal Genetics*, 51(5), 707-715.
- Brooks, S. A., Terry, R. B., & Bailey, E. (2002). A PCR-RFLP for KIT associated with tobiano spotting pattern in horses. *Animal Genetics*, 33(4), 301-303.
- Brunberg, E., Andersson, L., Cothran, G., Sandberg, K., Mikko, S., & Lindgren, G. (2006). A missense mutation in PMEL17 is associated with the Silver coat color in the horse. *BMC genetics*, 7, 1-10.
- Budiansky, S. (1997). *The Nature of Horses: Their Evolution. Intelligence and Behavior*, Phoenix, London.
- Carmona, E. A. (2008). "Domesticación y Origen de la Doma y Manejo del Caballo". In: *Acto de Apertura del Curso Académico 2008-2009 de las Universidades Andaluzas. Facultad de Veterinaria - Universidad de Córdoba. Córdoba.*
- Castellano, L., & Mársico, C. (1995). *Diccionario Etimológico*. Buenos Aires, Argentina, Editorial Altamira.
- Castle, W. E., (1948). The abc of color inheritance in horses, *Genetics*, Volume 33, Issue 1, pp. 22–35, <https://doi.org/10.1093/genetics/33.1.22>
- Castle, W. E., & Singleton, W. R. (1960). Genetics of the "brown" horse. *Journal of Heredity*, 51, pp.127-130.
- Chenevix-Trench, C. (1970). *A history of horsemanship: The story of man's ways and means of riding horses from ancient times to the present*. New York: Doubleday & Company.
- Christina, B. (2022). *Born of the Conquest. The Conquest of Mexico: 500 Years of Reinventions*, 103. University of Oklahoma Press.
- Cieslak, J., Brooks, S. A., Wodas, L., Mantaj, W., Borowska, A., Sliwowska, J. H., ... & Mackowski, M. (2021). Genetic Background of the Polish Primitive Horse (Konik) Coat Color Variation—New Insight into Dun Dilution Phenotypic Effect. *Journal of Heredity*, 112(5), 436-442.
- Cook, D. G. (2014). *Use of genomic tools to discover the cause of champagne dilution coat color in horses and to map the genetic cause of extreme lordosis in American Saddlebred horses*. University of Kentucky.

- Cook, D., Brooks, S., Bellone, R., & Bailey, E. (2008). Missense mutation in exon 2 of SLC36A1 responsible for champagne dilution in horses. *PLoS genetics*, 4(9), e1000195.
- Cosso, G., Carcangiu, V., Luridiana, S., Fiori, S., Columbano, N., Masala, G., ... & Mura, M. C. (2022). Characterization of the Sarcidano Horse Coat Color Genes. *Animals*, 12(19), 2677.
- Dell, A., Curry, M., Hunter, E., Dalton, R., Yarnell, K., Starbuck, G., & Wilson, P. B. (2021). 16 Years of breed management brings substantial improvement in population genetics of the endangered Cleveland Bay Horse. *Ecology and Evolution*, 11(21), 14555-14572.
- Deraga D (2007). El caballo y el deporte. In: Ensayos sobre Deportes. Perspectivas Sociales e Históricas. CUCSH, University of Guadalajara (Ed). Guadalajara, México. pp. 193-209.
- Druml, T., Grilz-Seger, G., Neuditschko, M., Neuhauser, B., & Brem, G. (2017). Phenotypic and genetic analysis of the leopard complex spotting in Noriker horses. *Journal of Heredity*, 108(5), 505-514.
- Druml, T., Grilz-Seger, G., Neuditschko, M., Horná, M., Ricard, A., Pausch, H., & Brem, G. (2018). Novel insights into Sabino1 and splashed white coat color patterns in horses. *Animal genetics*, 49(3), 249-253.
- Dürig, N., Jude, R., Holl, H., Brooks, S. A., Lafayette, C., Jagannathan, V., & Leeb, T. (2017). Whole genome sequencing reveals a novel deletion variant in the KIT gene in horses with white spotted coat colour phenotypes. *Animal Genetics*, 48(4), 483-485.
- Eken H., Mikko S. (2009). Genetic characterization and inheritance of belly spot and splashed white coat color in horses. SLU, Dept. of Animal Breeding and Genetics.
- Elkin, J., Martin, A., Courtier-Orgogozo, V., & Santos, M. E. (2023). Analysis of the genetic loci of pigment pattern evolution in vertebrates. *Biological Reviews*, 98(4), 1250-1277.
- Esdaile, E., Kallenberg, A., Avila, F., & Bellone, R. R. (2021). Identification of W13 in the American Miniature Horse and Shetland Pony Populations. *Genes*, 12(12), 1985.

- Fang, M., Larson, G., Soares Ribeiro, H., Li, N., & Andersson, L. (2009). Contrasting mode of evolution at a coat color locus in wild and domestic pigs. *PLoS genetics*, 5(1), e1000341.
- Federici, M., Gerber, V., Doherr, M. G., Klopfenstein, S., & Burger, D. (2015). Association of skin problems with coat colour and white markings in three-year-old horses of the Franches-Montagnes breed. *Schweizer Archiv fur Tierheilkunde*, 157(7), 391-398.
- Freeborn, J. (2009). Hedonic price analysis of the internet recreational equine market (Doctoral dissertation, Kansas State University, Department of Agricultural Economics, College of Agriculture).
- García-Martínez, A., Valera-Córdoba, M. M., Molina-Alcalá, A., & Rodero-Franganillo, A. (1998). Estudio genético del color de la capa dentro de la caracterización racial equina.
- Gems, G., L. Borish, & G. Pfister (2008). Sports in American History: From Colonization to Globalization. *Journal of Sport History*, 37(3), 462-463.
- Gilbert, S.F (2006). The Generation of Novelty: The Province of Developmental Biology. *Biol Theory* 1, 209–212. <https://doi.org/10.1162/biot.2006.1.2.209>
- Górecka-Bruzda, A., Chruszczewski, M. H., Jaworski, Z., Golonka, M., Jezierski, T., Długosz, B., & Pieszka, M. (2011). Looking for an ideal horse: Rider preferences. *Anthrozoös*, 24(4), 379-392.
- Gossett, C. L., Guyer, D., Hein, J., & Brooks, S. A. (2023). Digital Phenotyping Reveals Phenotype Diversity and Epistasis among White Spotting Alleles in the American Paint Horse. *Genes*, 14(11), 2011.
- Gower, J. (2021). *Horse Color Explained: A Breeder's Perspective*. Echo Point Books & Media, LLC.
- Grilz-Seger, G., Druml, T., Neuhauser, B., & Brem, G. (2017). Classification and nomenclature of the leopard complex spotting in the Noriker horse breed and its relevance for the breeding for color. *Züchtungskunde*, 89(5), 359-374.
- Grilz-Seger, G., Reiter, S., Neuditschko, M., Wallner, B., Rieder, S., Leeb, T., ... & Druml, T. (2020). A genome-wide association analysis in noriker horses identifies a snp associated with roan coat color. *Journal of equine veterinary science*, 88, 102950.

- Guimaraes, S., Arbuckle, B. S., Peters, J., Adcock, S. E., Buitenhuis, H., Chazin, H., ... & Geigl, E. M. (2020). Ancient DNA shows domestic horses were introduced in the southern Caucasus and Anatolia during the Bronze Age. *Science Advances*, 6(38), eabb0030.
- Gultom, A., Tafsin, M., Umar, S., & Daulay, A. H. (2017). Observation of distribution and qualitative properties of horselivestock (*equus caballus*) in north sumatra. *Jurnal Peternakan Integratif*, 5(1).
- Gundermann, C. (2023). "Iberians are different": On Breed, Power, and Queer Subversion. *Humanimalia*, 13(2), 47-84.
- Haase, B., Brooks, S. A., Schlumbaum, A., Azor, P. J., Bailey, E., Alaeddine, F., ... & Leeb, T. (2007). Allelic heterogeneity at the equine KIT locus in dominant white (W) horses. *PLoS Genetics*, 3(11), e195.
- Haase, B., Jude, R., Brooks, S. A., & Leeb, T. (2008). An equine chromosome 3 inversion is associated with the tobiano spotting pattern in German horse breeds. *Animal genetics*, 39(3), 306-309.
- Haase, B., Brooks, S. A., Tozaki, T., Burger, D., Poncet, P. A., Rieder, S., ... & Leeb, T. (2009). Seven novel KIT mutations in horses with white coat colour phenotypes. *Animal genetics*, 40(5), 623-629.
- Haase, B., Rieder, S., Tozaki, T., Hasegawa, T., Penedo, M. C. T., Jude, R., & Leeb, T. (2011). Five novel KIT mutations in horses with white coat colour phenotypes. *Animal genetics*, 42(3), 337-339.
- Haase, B., Signer-Hasler, H., Binns, M. M., Obexer-Ruff, G., Hauswirth, R., Bellone, R. R., ... & Leeb, T. (2013). Accumulating mutations in series of haplotypes at the KIT and MITF loci are major determinants of white markings in Franches-Montagnes horses. *PLoS One*, 8(9), e75071.
- Haase, B., Rieder, S., & Leeb, T. (2015). Two variants in the KIT gene as candidate causative mutations for a dominant white and a white spotting phenotype in the donkey. *Animal genetics*, 46(3), 321-324.
- Hashimoto, H., Goda, M., & Kelsh, R. N. (2021). Pigment cell development in teleosts. *Pigments, pigment cells and pigment patterns*, 209-246. patterns. Singapore: Springer.

- Hauswirth, R., Haase, B., Blatter, M., Brooks, S. A., Burger, D., Drögemüller, C., ... & Leeb, T. (2012). Mutations in MITF and PAX3 cause "splashed white" and other white spotting phenotypes in horses. *PLoS genetics*, 8(4), e1002653.
- Hauswirth, R., Jude, R., Haase, B., Bellone, R. R., Archer, S., Holl, H., ... & Leeb, T. (2013). Novel variants in the KIT and PAX 3 genes in horses with white-spotted coat colour phenotypes. *Animal genetics*, 44(6), 763-765.
- Hemming, J. (2023). 'Horseback brown'. Colour semantics of equine bay, chestnut, and dun in Middle Welsh literature. *North American journal of Celtic studies*, 7(2), 169-212.
- Henner, J., Poncet, P. A., Guérin, G., Hagger, C., Stranzinger, G., & Rieder, S. (2002). Genetic mapping of the (G)-locus, responsible for the coat color phenotype "progressive greying with age" in horses (*Equus caballus*). *Mammalian Genome*, 13(9), 535-537.
- Hepworth-Warren, K. L. (2024). Congenital Disorders of the Equine Gastrointestinal Tract. *Equine Neonatal Medicine*, 421-435. <https://doi.org/10.1002/9781119617228.ch16>
- Hinz, F., & López-Medellín, X. (2021). Hernán Cortés revisado: 500 años de la conquista española de México (1521-2021). *Hernán Cortés revisado*, 1-336.
- Holl, H. M., Brooks, S. A., Archer, S., Brown, K., Malvick, J., Penedo, M. C. T., & Bellone, R. R. (2016). Variant in the RFWD 3 gene associated with PATN 1, a modifier of leopard complex spotting. *Animal genetics*, 47(1), 91-101.
- Holl, H. M., Pflug, K. M., Yates, K. M., Hoefs-Martin, K., Shepard, C., Cook, D. G., ... & Brooks, S. A. (2019). A candidate gene approach identifies variants in SLC 45A2 that explain dilute phenotypes, pearl and sunshine, in compound heterozygote horses. *Animal genetics*, 50(3), 271-274.
- Horvat, T. (2021). Vpliv genotipa konja na lokusu dun na intenzivnost in vzorec obarvanosti dlake (Doctoral dissertation, Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta).
- Imsland, F., McGowan, K., Rubin, C. J., Henegar, C., Sundström, E., Berglund, J., ... & Andersson, L. (2016). Regulatory mutations in TBX3 disrupt asymmetric hair



pigmentation that underlies Dun camouflage color in horses. *Nature genetics*, 48(2), 152-158.

- Johansson, M. K., Jäderkvist Fegraeus, K., Lindgren, G., & Ekesten, B. (2017). The refractive state of the eye in Icelandic horses with the Silver mutation. *BMC veterinary research*, 13, 1-7.
- Junqueira, G. S. B., Diaz, I. D. P. S., da Cruz, V. A. R., de Araújo Oliveira, C. A., de Godoi, F. N., de Camargo, G. M. F., & Costa, R. B. (2021). Influence of coat color on genetic parameter estimates in horses. *Journal of Applied Genetics*, 62, 297-306.
- Khanshour, A. M., Hempsey, E. K., Juras, R., & Cothran, E. G. (2019). Genetic characterization of Cleveland Bay horse breed. *Diversity*, 11(10), 174.
- Kibler, M. L., & Thompson, J. M. (2020). Price Determinants of Stock-Type Horses Sold at Public Online Auctions. *Journal of Agricultural and Applied Economics*, 52(4), 596-612.
- Kingsley, N. B., Sandmeyer, L., Parker, S. E., Dwyer, A., Heden, S., Reilly, C., ... & Bellone, R. R. (2023). Risk factors for insidious uveitis in the Knabstrupper breed. *Equine veterinary journal*, 55(5), 820-830.
- Klecel, W., & Martyniuk, E. (2021). From the Eurasian steppes to the Roman circuses: A review of early development of horse breeding and management. *Animals*, 11(7), 1859.
- Klemola, V. (1933). The " Pied" and " Splashed White" Patterns in Horses and Ponies. *Journal of Hederitary*, Vol. 24,65-69. University of Helsinky. ISSN 1465-7333
- Klungland, H., & Vage, D. I. (2000). Molecular genetics of pigmentation in domestic animals. *Current Genomics*, 1(3), 223-242.
- Komáromy, A. M., Rowlan, J. S., La Croix, N. C., & Mangan, B. G. (2011). Equine Multiple Congenital Ocular Anomalies (MCOA) syndrome in PMEL17 (Silver) mutant ponies: five cases. *Veterinary ophthalmology*, 14(5), 313-320.
- Koveshnikov, V. S., Pobedinskiy, A. N., & Slotina, E. V. (2020). Breeding Horse Auctions as an Important Link in the Horse-Breeding Business. *Complex Systems: Innovation and Sustainability in the Digital Age: Volume 1*, 541-547.

- Kvist, L., Honka, J., Niskanen, M., Liedes, O., & Aspi, J. (2021). Selection in the Finnhorse, a native all-around horse breed. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 138(2), 188-203.
- Lambert, T. E. (2022). The economic impact of horse racing tracks and historical horse racing in Kentucky. *Faculty Scholarship*, 773, 1-6.
- Lange, K. Y., Johnson, J. W., Wilson, K., & Johnson, W. (2010). Price determinants of ranch horses sold at auction in Texas (No. 1370-2016-108774).
- Li, H., Michler, J. K., Bartella, A., Sander, A. K., Gaus, S., Hahnel, S., ... & Lethaus, B. (2021). Culturing of Melanocytes from the Equine Hair Follicle Outer Root Sheath. *Processes*, 9(1), 177.
- Li, X., Wang, Z., Zhu, M., Wang, B., Teng, S., Yan, J., ... & Yi, G. (2023). Genomic insights into post-domestication expansion and selection of body size in ponies. *bioRxiv*, 2023-08.
- Llamas, J. (2015). El caballo español: las capas. *ExtremaduraPRE: la revista de la Asociación Extremeña de Criadores de Caballos de Pura Raza Española*, (20), 39-53.
- 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. *Animal genetics*, 32(6), 340-343.
- Ludwig, A., Pruvost, M., Reissmann, M., Benecke, N., Brockmann, G. A., Castaños, P., ... & Hofreiter, M. (2009). Coat color variation at the beginning of horse domestication. *Science*, 324(5926), 485-485.
- Luz-Correa, A., Reyes E, C., Pardo P, E., & Cavadia M, T. (2015). Genetic diversity detection of the domestic horse (*Equus caballus*) by genes associated with coat color. *Revista MVZ Córdoba*, 20(3), 4779-4789.
- Magdesian, K. G., Tanaka, J., & Bellone, R. R. (2020). A de novo MITF deletion explains a novel splashed white phenotype in an american paint horse. *Journal of Heredity*, 111(3), 287-293.
- Mariat, D., Taourit, S., & Guérin, G. (2003). A mutation in the MATP gene causes the cream coat colour in the horse. *Genetics Selection Evolution*, 35(1), 119-133.

- Marín Navas, C., Delgado Bermejo, J. V., McLean, A. K., León Jurado, J. M., Torres & Navas González, F. J. (2022). One Hundred Years of Coat Colour Influences on Genetic Diversity in the Process of Development of a Composite Horse Breed. *Veterinary sciences*, 9(2), 68.
- Marín V. A. (2021). Análisis de la expresión de WT1 en piel normal y melanomas de caballos tordillos y otros colores de capa (Doctoral dissertation, Universidad Autónoma de Nuevo León).
- Marklund, S., Moller, M., Sandberg, K., & Andersson, L. (1999). Close association between sequence polymorphism in the KIT gene and the roan coat color in horses. *Mammalian Genome*, 10(3), 283-288.
- Márquez, C., Escobar, A., & Tadich, T. A. (2010). Husbandry and behaviour characteristics in stabled horses in the south of Chile: a preliminary study. *Archivos de Medicina Veterinaria*, 42(3), 203-207.
- Mau, C., Poncet, P. A., Bucher, B., Stranzinger, G., & Rieder, S. (2004). Genetic mapping of dominant white (W), a homozygous lethal condition in the horse (*Equus caballus*). *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 121(6), 374-383.
- McFadden, A., Martin, K., Foster, G., Vierra, M., Lundquist, E. W., Everts, R. E., ... & Lafayette, C. (2023). Two Novel Variants in MITF and PAX3 Associated with Splashed White Phenotypes in Horses. *Journal of Equine Veterinary Science*, 128, 104875.
- McFadden, A., Vierra, M., Martin, K., Brooks, S. A., Everts, R. E., & Lafayette, C. (2024a). Spotting the Pattern: A Review on White Coat Color in the Domestic Horse. *Animals*, 14(3), 451.
- McFadden, A., Vierra, M., Robilliard, H., Martin, K., Brooks, S. A., Everts, R. E., & Lafayette, C. (2024b). Population Analysis Identifies 15 Multi-Variant Dominant White Haplotypes in Horses. *Animals*, 14(3), 517.
- Mercer, J. A., Seperack, P. K., Strobel, M. C., Copeland, N. G., & Jenkins, N. A. (1991). Novel myosin heavy chain encoded by murine dilute coat colour locus. *Nature*, 349(6311), 709-713.
- Momke, S., Schrimpf, R., Dierks, C., & Distl, O. (2013). Incidence of Mutation for Silver Coat Color in Black Forest Horses. *Iranian Journal of Applied Animal Science*, 3(4).

- Mossman, H. W. (1931). Fading of Color Accidentally Induced in Captive Chipmunks. *Journal of Mammalogy*, 12(2), 167-168.
- Neves, A. P., Schwengber, E. B., Albrecht, F. F., Isola, J. V., & van der Linden, L. D. S. (2017). Beyond fifty shades: The genetics of horse colors. *Trends and Advances in Veterinary Genetics*, 75, 75.
- Niskanen, M. (2023). The prehistoric origins of the domestic horse and horseback riding. *Bulletins et mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris. BMSAP*, 35(35 (1)).
- Oyebanjo, M. O., Obi, E. A., & Salako, A. E. (2022). Genes affecting coat colour and the resulting variation in horses (*Equus caballus*)—A Review. *Journal of Animal Science and Veterinary Medicine*, 7(4), 127-149.
- Palmer, E., & Chavatte-Palmer, P. (2020). Contribution of reproduction management and technologies to genetic progress in horse breeding. *Journal of equine veterinary science*, 89, 103016.
- Pares i Casanova, P. M., (1994). Some measurements and classical rates in skulls of Bretona Ceretana breed horses. *Avances en Alimentacion y Mejora Animal (España)*.
- Pasternak, M., Krupiński, J., Gurgul, A., & Bugno-Poniewierska, M. (2020). Genetic, historical and breeding aspects of the occurrence of the tobiano pattern and white markings in the Polish population of Hucul horses—a review. *Journal of Applied Animal Research*, 48(1), 21-27.
- Patterson R, L., Martin, K., Vierra, M., Foster, G., Brooks, S. A., & Lafayette, C. (2022). Non-frameshift deletion on MITF is associated with a novel splashed white spotting pattern in horses (*Equus caballus*). *Animal genetics*, 53(4), 538-540.
- Patterson R, L., Martin, K., Vierra, M., Foster, G., Lundquist, E., Brooks, S. A., & Lafayette, C. (2021). Two variants of KIT causing white patterning in Stock-type horses. *Journal of Heredity*, 112(5), 447-451.
- Penedo, M.C.T. (2017). Genetic Tests for Equine Coat Color. In *Interpretation of Equine Laboratory Diagnostics* (eds N. Pusterla and J. Higgins). <https://doi.org/10.1002/9781118922798.ch53>

- Prescott, W. H. (2023). History of the Conquest of Mexico: Vol. 3. BoD–Books on Demand.
- Pruvost, M., Bellone, R., Benecke, N., Sandoval-Castellanos, E., Cieslak, M., Kuznetsova, T., ... & Ludwig, A. (2011). Genotypes of predomestic horses match phenotypes painted in Paleolithic works of cave art. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(46), 18626-18630.
- Real Academia Española. (2022) *Diccionario de la lengua española* (23<sup>a</sup> ed.).
- Recht, L. (2022). *The Spirited Horse: Equid–Human Relations in the Bronze Age Near East*. Bloomsbury Publishing.
- Reddy, P. R. K., Yasaswini, D., Reddy, P. P. R., Zeineldin, M., Adegbeye, M. J., & Hyder, I. (2020). Applications, challenges, and strategies in the use of nanoparticles as feed additives in equine nutrition. *Veterinary World*, 13(8), 1685.
- Reissmann, M., Bierwolf, J., & Brockmann, G. A. (2007). Two SNPs in the SILV gene are associated with silver coat colour in ponies. *Animal genetics*, 38(1), 1-6.
- Reiter, S. V. (2022). *Mendelian traits in horse breeding: studying the background of roan coat color and the distribution and origin of the allele causing Warmblood Fragile Foal Syndrome (WFFS)* (Doctoral dissertation, Dissertation, München, Ludwig-Maximilians-Universität, 2022).
- Rieder, S., Stricker, C. H., Joerg, H., Dummer, R., & Stranzinger, G. (2000). A comparative genetic approach for the investigation of ageing grey horse melanoma. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 117(2), 73-82.
- 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 color phenotypes in horses (*Equus caballus*). *Mammalian genome*, 12, 450-455.
- Rieder, S. (2009). Molecular tests for coat colours in horses. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 126(6), 415-424.
- Ripollés-Lobo, M., Perdomo-González, D. I., Sánchez-Guerrero, M. J., Bartolomé, E., & Valera, M. (2022). Genetic relationship between free movement and under rider gaits in young Pura Raza Española horses. *Livestock Science*, 263, 105031.

- Rockwell, H., Mack, M., Famula, T., Sandmeyer, L., Bauer, B., Dwyer, A., ... & Bellone, R. R. (2020). Genetic investigation of equine recurrent uveitis in Appaloosa horses. *Animal genetics*, 51(1), 111-116.
- Rosengren Pielberg, G., Golovko, A., Sundström, E., Curik, I., Lennartsson, J., Seltenhammer, M. H., ... & Andersson, L. (2008). A cis-acting regulatory mutation causes premature hair graying and susceptibility to melanoma in the horse. *Nature genetics*, 40(8), 1004-1009.
- Sánchez-Guerrero, M. J., Negro-Rama, S., Demyda-Peyras, S., Solé-Berga, M., Azor-Ortiz, P. J., & Valera-Córdoba, M. (2019). Morphological and genetic diversity of Pura Raza Español horse with regard to the coat colour. *Animal Science Journal*, 90(1), 14-22.
- Sandmeyer, L. S., Bellone, R. R., Archer, S., Bauer, B. S., Nelson, J., Forsyth, G., & Grahn, B. H. (2012). Congenital stationary night blindness is associated with the leopard complex in the miniature horse. *Veterinary ophthalmology*, 15(1), 18-22.
- Schubert, M., Jónsson, H., Chang, D., Der Sarkissian, C., Ermini, L., Ginolhac, A., ... & Orlando, L. (2014). Prehistoric genomes reveal the genetic foundation and cost of horse domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(52), E5661-E5669.
- Sevane, N., Sanz, C. R., & Dunner, S. (2019). Explicit evidence for a missense mutation in exon 4 of SLC45A2 gene causing the pearl coat dilution in horses. *Animal genetics*, 50(3), 275-278.
- Silva, I. L. S., Junqueira, G. S. B., de Araújo Oliveira, C. A., Costa, R. B., & de Camargo, G. M. F. (2020). Inconsistencies in horse coat color registration: A case study. *Journal of Equine Science*, 31(3), 57-60.
- Singh, S. T., Dua, K., Uppal, S. K., & Sharma, A. K. (2016). Trace Minerals and Biochemical Profile in Buffalo Calves Manifesting Coat Colour Depigmentation in the Fluoride Endemic South-West Punjab. *Journal of Animal Research*, 6(3), 551-553.
- Sobrino, M. I. M., & Matías, R. G. (2016). Identificación equina II. ExtremaduraPRE: la revista de la Asociación Extremeña de Criadores de Caballos de Pura Raza Española, (25), 67-77.



- Sponenberg, D. P., Carr, G., Simak, E., & Schwink, K. (1990). The inheritance of the leopard complex of spotting patterns in horses. *The Journal of heredity*, 81(4), 323-331.
- Sponenberg, D. P., & Bowling, A. T. (1996). Champagne, a dominant color dilution of horses. *Genetics Selection Evolution*, 28(5), 457-462.
- Sponenberg, D. P., & Bixby, D. E. (2007). *Managing breeds for a secure future: strategies for breeders and breed associations*. Albc.
- Sponenberg, D.P. and Bellone, R.R. (2017). *Equine Color Genetics*. 4th Edition Ames, IA: Iowa State University Press. ISBN: 978-1-119-13058-1.
- Stachurska, A., & Brodacki, A. (2008). Variation of gene frequencies in ASIP, MC1R and GREY loci in Thoroughbred horses. *Livestock Science*, 113(2-3), 163-168.
- Stachurska, A., Pięta, M., Łojek, J., & Szulowska, J. (2007). Performance in racehorses of various colours. *Livestock Science*, 106(2-3), 282-286.
- Steensma, M. J., Ducro, B. J., Derks, M. F. L., & Doekes, H. P. (2023). ConserFriesian: Genetic conservation of the Friesian horse breed. In *WIAS Annual Conference 2023* (pp. 62-62).
- Stefaniuk-Szmukier, M., Ropka-Molik, K., Piórkowska, K., Szmatoła, T., Długosz, B., Pisarczyk, W., & Bugno-Poniewierska, M. (2017). Variation in TBX3 gene region in dun coat color Polish Konik horses. *Journal of Equine Veterinary Science*, 49, 60-62.
- 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(5), 338-342.4
- Tadlock, A. E. (2012). *Ink Spots as an Indicator of Homozygosity in Tobiano Paint Horses*. (Honors College Thesis, Oregon State University, Bachelor's of Science) Available at [https://ir.library.oregonstate.edu/concern/honors\\_college\\_theses/w9505233v](https://ir.library.oregonstate.edu/concern/honors_college_theses/w9505233v).
- Taylor, M. R., Dhuyvetter, K. C., Kastens, T. L., Douthit, M., & Marsh, T. L. (2006). Show quality quarter horse auctions: price determinants and buy-back practices. *Journal of Agricultural and Resource Economics*, 595-615.

- Taylor, W. T. T., Librado, P., Hunska Tašunke Icu, M., Shield Chief Gover, C., Arterberry, J., Luta Win, A., ... & Orlando, L. (2023). Early dispersal of domestic horses into the Great Plains and northern Rockies. *Science*, 379(6639), 1316-1323.
- Thiruvankadan, A. K., Kandasamy, N., & Panneerselvam, S. (2008). Coat colour inheritance in horses. *Livestock Science*, 117(2-3), 109-129.
- Turkmen, M., & Ziyagil, M. A. (2023). Kyrgyz and Kazakhs in a Forgotten Horse Sport: Valiant Chase. *Applications of Traditional Equestrian Sports in the World*, 67.
- Voß, K., Blaj, I., Tetens, J. L., Thaller, G., & Becker, D. (2022). Roan coat color in livestock. *Animal genetics*, 53(5), 549-556.
- Vrotsos, P. D., Santschi, E. M., & Mickelson, J. R. (2001). The impact of the mutation causing overo lethal white syndrome on white patterning in horses. In *AAEP Proceedings* (Vol. 47, pp. 385-391).
- Wade, C. M., Giulotto, E., Sigurdsson, S., Zoli, M., Gnerre, S., Imsland, F., ... & Lindblad-Toh, K. (2009). Genome sequence, comparative analysis, and population genetics of the domestic horse. *Science*, 326(5954), 865-867.
- Wagoner, D. M. (1978). *Equine genetics & selection procedures*. Equine Research Publications 1<sup>st</sup> ed, Texas, USA.
- Walker, C. L. (2014). *Costs Associated with Equine Breeding in Kentucky* (Doctoral dissertation, Murray State University).
- Wilson, J. (1910). Lord Morton's quagga hybrid and origin of dun horses. *Nature*, 84(2138), 494-494.
- Zandi, M. B., Salek Ardestani, S., Vahedi, S. M., Mahboudi, H., Mahboudi, F., & Meskoob, A. (2022). Detection of Common Copy Number of Variants Underlying Selection Pressure in Middle Eastern Horse Breeds Using Whole-Genome Sequence Data. *Journal of Heredity*, 113(4), 421-430.