

Genetische Grundlagen der Farbenvererbung

Funktionelle Grundlagen und Zusammenhänge zwischen Farbgenorten
Verfasser: Lothar Quoll

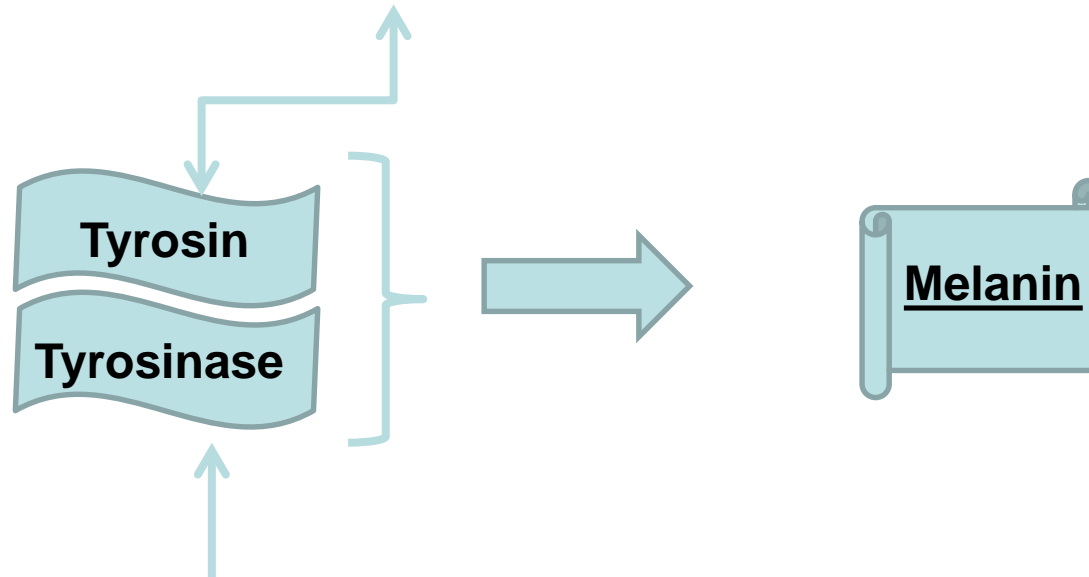
Das Pigment ist Träger der Farbe



Das Pigment ist in Form von Pigmentkörnern in Haaren und Oberhautzellen eingelagert.

Die chemische Grundlage des Pigmentes ist Melanin

Melanin ist eine chemische Verbindung die durch Oxydative Reaktionen aus einer Aminosäure dem Tyrosin entsteht.



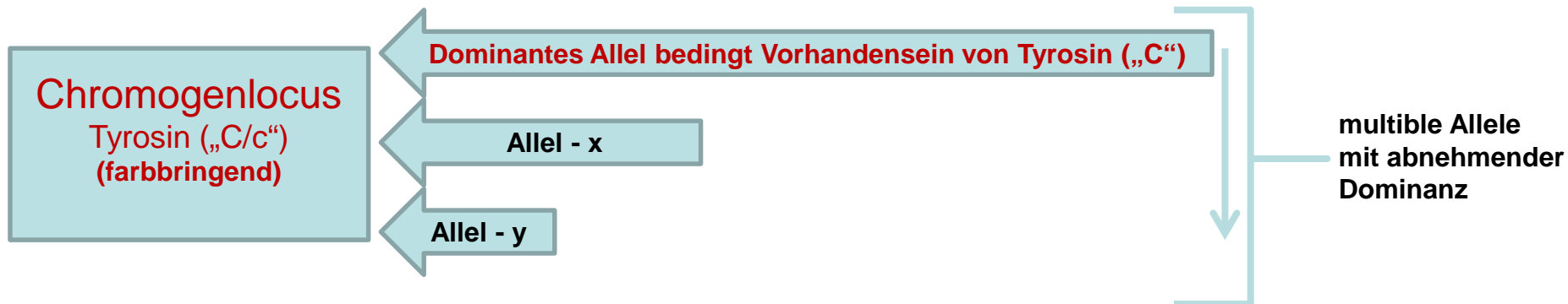
Das Enzym Tyrosinase spielt bei diesem Reaktionsablauf eine wichtige Rolle.

Fehlt einer der beiden Reaktionspartner, kann kein Melanin gebildet werden – das Tier zeigt keine Färbung – es ist weiß.

D.h. eine Färbung kommt nur zustande wenn beide Reaktionspartner Tyrosin und Tyrosinase vorhanden sind.

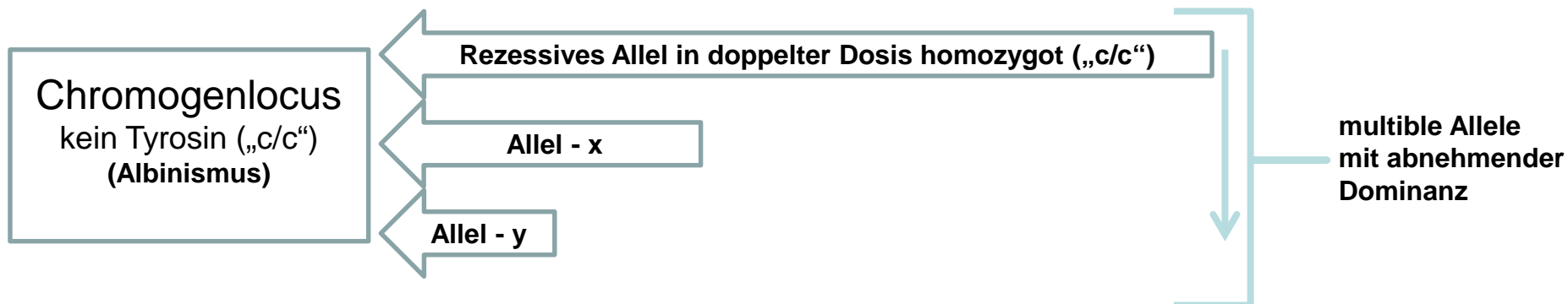
Vorhandensein bzw. fehlen von Tyrosin und Tyrosinase sind genetisch determiniert. Die Aminosäure Tyrosin wird durch einen Genlocus, der als „chromogen“ (farbbringend) bezeichnet wird, gesteuert.

Chromogenlocus → „Farbbringend“



Tiere die das dominante Allel „C“ in homozygoter oder heterozygoter Form tragen sind - bei gleichzeitigem Vorhandensein von Tyrosinase – **gefärbt.**

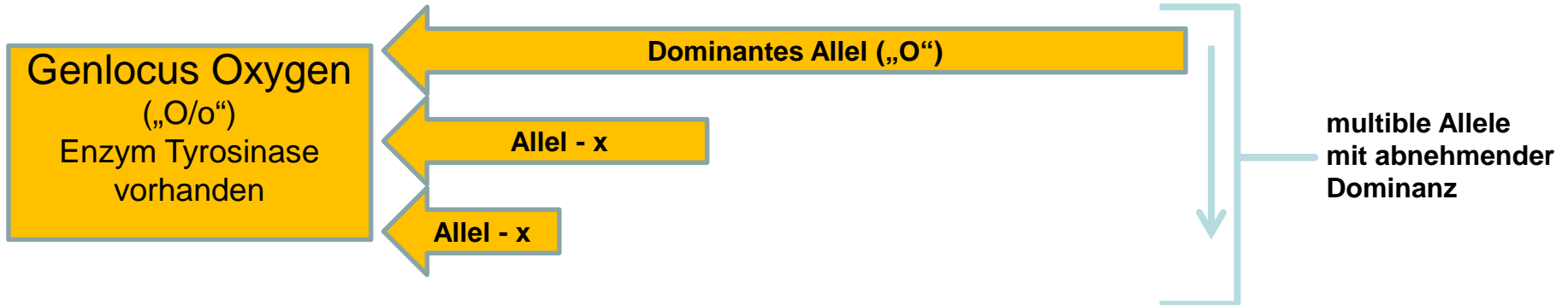
Chromogenlocus → „Albinismus“



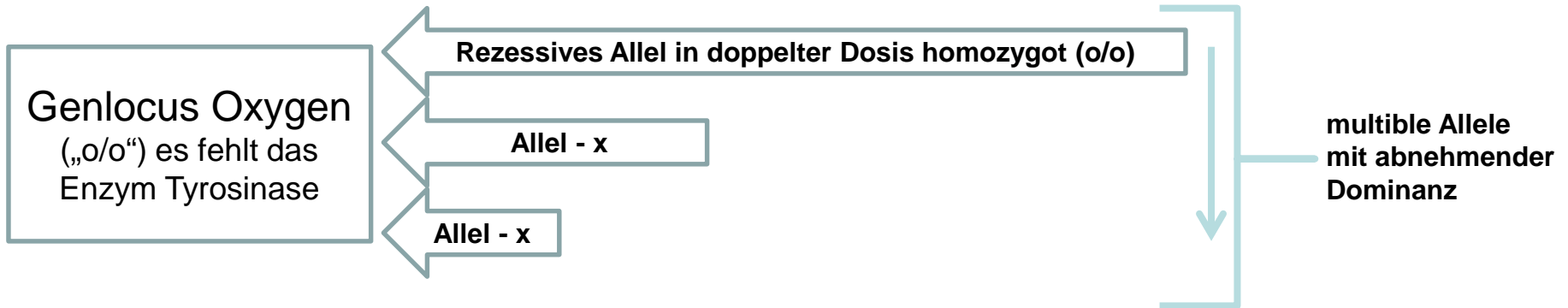
Das rezessive Allel am Chromogenlocus bedingt das vollständige Fehlen von Tyrosin, Tiere die „c/c“ in doppelter Dosis, also homozygot, tragen, besitzen kein Tyrosin. damit kann auch beim Vorhandensein von Tyrosinase kein Melanin gebildet werden, diese Tiere sind daher nicht pigmentiert.

Diese Form des Pigmentmangels, die durch den Genotyp „c/c“ bedingt sind bezeichnet man als **Albinismus.**

Genlocus für das Enzym Tyrosinase (Oxygen)



Das dominante Allel „O“ bedingt das Vorhandensein des Enzyms Tyrosinase. Tiere die „O“ in homozygoter oder heterozygoter Form besitzen - sind bei gleichzeitiger Anwesenheit von („C“ - *Chromogenlocus Tyrosin*) **Pigmentiert.**



Das rezessive Allel „o“ bedingt das Fehlen des Enzyms Tyrosinase. Tiere die „o“ in doppelter Dosis besitzen, also Tiere mit dem Genotyp „o/o“ haben keine Tyrosinase. Auch wenn Tyrosin vorhanden ist, wenn also am Chromogenlocus der Genotyp „C/C“ oder „C/c“ vorliegt kann dieses Tyrosin nicht zu Melanin oxydiert werden da das notwendige Enzym fehlt. Die Tiere sind

Weiß

Sie unterscheiden sich aber von der weißen Farbe der Albinos also der „c/c“ Tiere, da bei den „o/o“ Tieren die chemische Grundlage des Pigmentes, das Tyrosin, ja vorhanden ist, kann auch beim Fehlen des Enzyms Tyrosinase ein kleiner Teil des Tyrosin durch andere Mechanismen zu Melanin oxydiert werden. Welche Faktoren dabei tatsächlich beteiligt sind, ist bislang noch nicht bekannt. Bekannt ist nur, dass diese Ersatzmechanismen sich vor allem auf das Auge beschränken, so dass eine gewisse Pigmentanreicherung in der Iris gegeben ist.

Unterschied - Auswirkungen:

Albino: Tiere mit dem Genotyp „c/c“ sind durch das Fehlen von Pigment extrem lichtempfindlich. Weder Haut noch Haare zeigen eine Pigmentierung, auch die Iris des Auges ist unpigmentiert, so dass der stark durchblutete Augenhintergrund durchscheinen kann, wodurch diese Tiere die für den Albino typischen **roten Augen** haben. Außerdem zeigen Albinos eine stark verminderte Widerstandskraft gegen Infektionen und sonstige ungünstige Umwelteinflüsse, so dass ihre Lebenserwartung stark herabgesetzt ist.

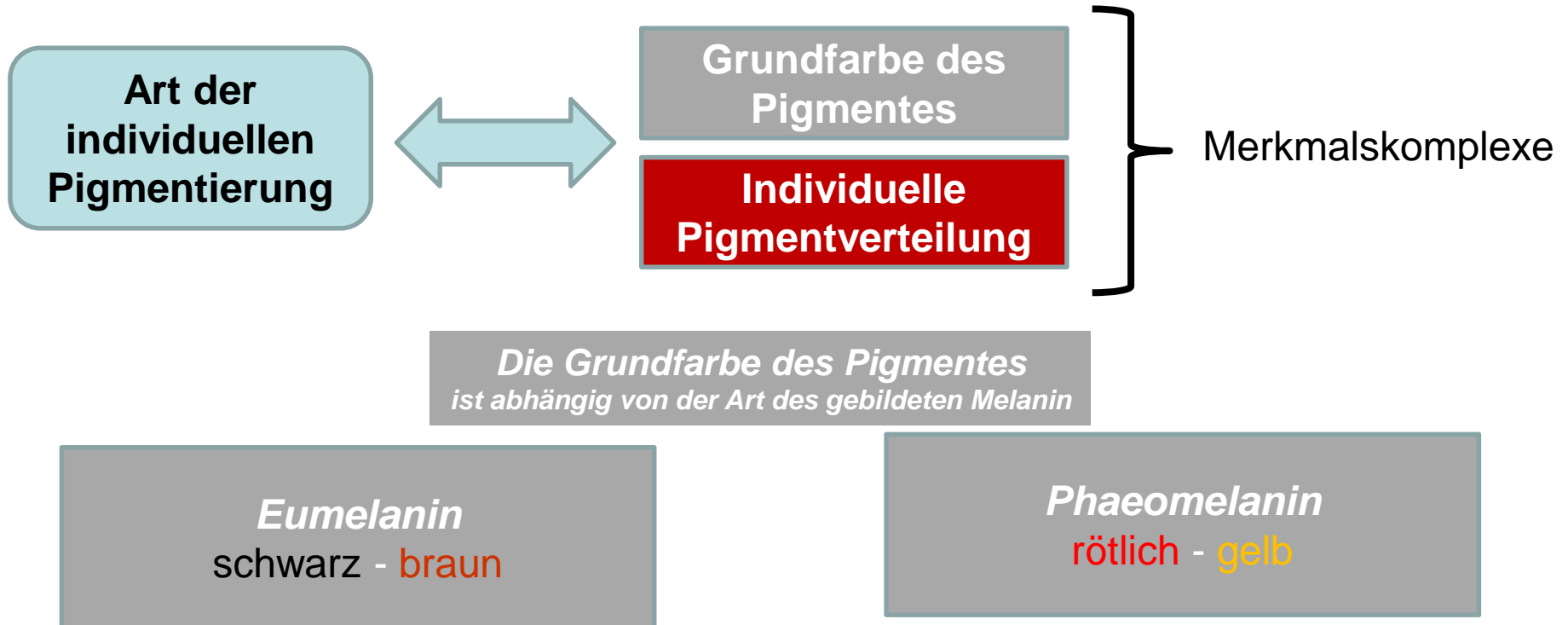
Weißer: Tiere mit dem Genotyp „o/o“ haben daher nicht, wie die echten Albinos, rote Augen, sondern durch die Anwesenheit einer geringen Menge Melanin **blaue Augen**. Auch diese Form des Pigmentmangels ist mit negativen Auswirkungen auf die Gesundheit der Tiere verbunden. Weiße Tiere mit blauen Augen zeigen oft eine ausgeprägte Innenohrtaubheit, bisweilen auch Störungen im Bereich des zentralen Nervensystems.

Die dritte Möglichkeit der **Weißfärbung** beruht auf einem einfach dominant wirkenden Gen, dem sogenannten Verhinderungsfaktor. Dieser Faktor verhindert die Einlagerung von Pigment in den Haaren, während Haut, Nase und Augen vollständige Pigmentierung zeigen.

Eine weitere Möglichkeit der **Weißfärbung** ergibt sich aus einem homozygot rezessiven Genotyp in jenem Genlocus, der für Scheckung, d. h. für die Verteilung von pigmentiertem und unpigmentiertem Haar über den Körper verantwortlich ist. Der Scheckungslocus umfasst eine Vielzahl von Allelen, die weiße Abzeichen in unterschiedlichem Ausmaß bedingen. Das dominante Allel an diesem Scheckungslocus bedingt abzeichenlose Färbung in der Grundfarbe, die durch den Genotyp an den entsprechenden anderen Genloci gegeben ist. Die weiteren Allele in abnehmender Dominanz determinieren eine jeweils ausgedehnte Weißscheckung, wobei sowohl im Ausmaß als auch in der Form der weißen Abzeichen eine ungeheure Varianz vorliegt, die möglicherweise auch durch modifizierend wirkende zusätzliche Gene mitbestimmt wird.

Mechanismen für unterschiedliche Pigmentierung

Wir haben die beiden Genloci kennengelernt, die dafür verantwortlich sind, dass eine Färbung überhaupt möglich ist.

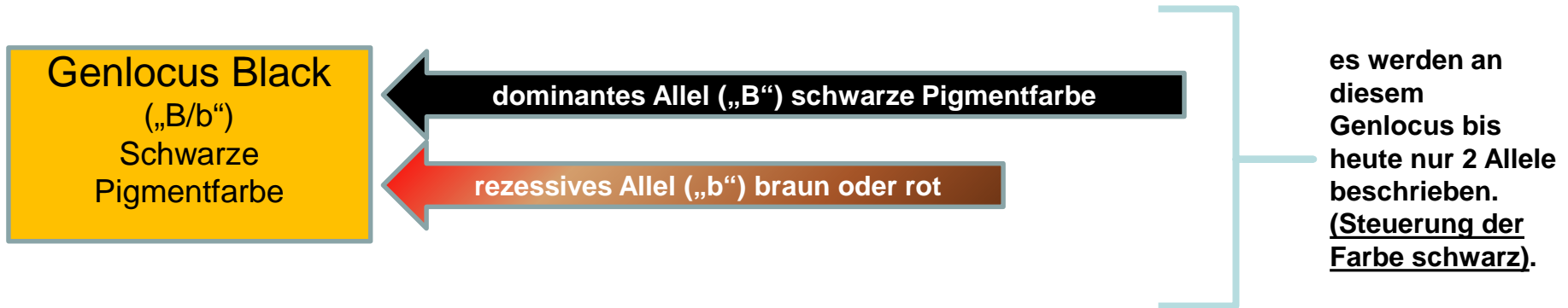


Diese beiden Melaninformen resultieren aus verschiedenen Oxydationsstufen aus ein und derselben Verbindung.

Die Farbe des Pigmentes wird von einem Genlocus gesteuert der als Black („B“) bezeichnet wird.

*Das **dominante Allel** ist für **schwarze** Pigmentfarbe verantwortlich, das **rezessive** für **braun und rot**.*

Erster Merkmalskomplex - Genlocus Black („B“)



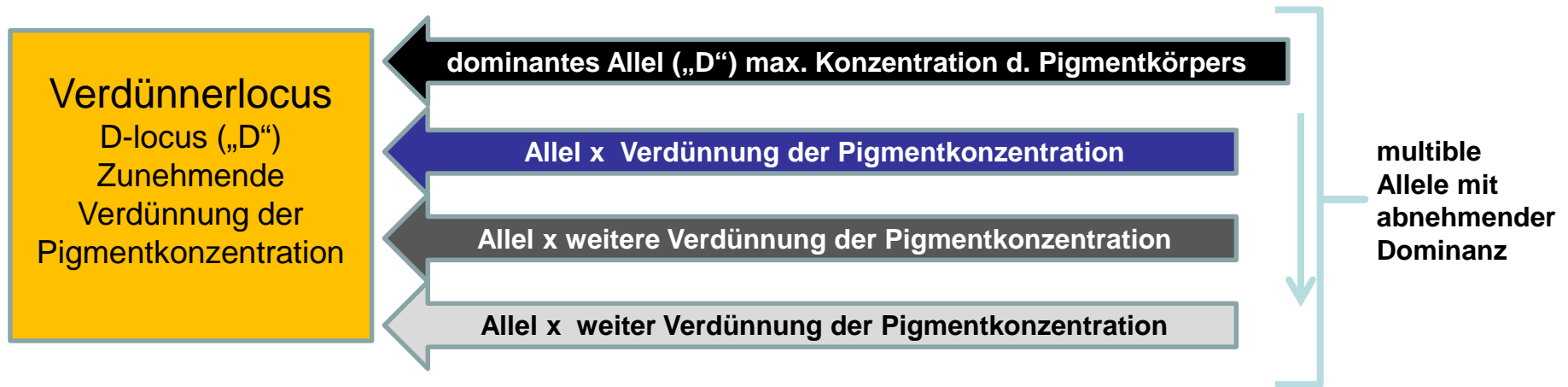
Wenn auch an diesem Genlocus nur 2 Allele beschrieben werden, ist anzunehmen, dass entweder der B-Locus selber mehrere (multiple) Allele umfasst, oder dass epistatisch (Genlocis die andere Genlocis unterdrücken) wirkende Geneorte die Pigmentfarbe modifizieren.

Mit nur 2 Allelen ist kaum die Vielfalt möglicher Pigmentfarben (unabhängig von den Verdünnungsfarben) die zwischen schwarz und gelb liegen, zu erklären. Ob diese Zwischenfarben (Lohfarben, rot, braun) durch ein unterschiedliches Mischungsverhältnis von Eumelanin und Phaeomelin oder andere Zwischenprodukte in der Melaninsintese zustandekommen ist noch nicht geklärt.

Zweiter Merkmalskomplex (Genorte für die Verteilung des Pigmentes)

Auch hier wird zwischen zwei Verteilungsformen unterscheiden:
Auf der einen Seite kann die Pigmentverteilung im Einzelhaar variieren,
auf der anderen Seite die Pigmentverteilung auf der Körperoberfläche des Tieres.
Diese beiden Verteilungsformen sind oftmals fließend und sind weder phänotypisch noch genetisch
klar von einander zu trennen.

1. Pigmentverteilung im Einzelhaar - Verdünnerlocus Dilution-locus („D“)



Aus schwarz wird durch diese Pigmentverdünnung zunächst „Blau“, bei weiterer Verdünnung „Grau“ und schließlich „Silber“, Braun wird durch Pigmentverdünnung zu „Liver“ (schokoladenbraun, Rot oder gelb wird zu „Apricot“.

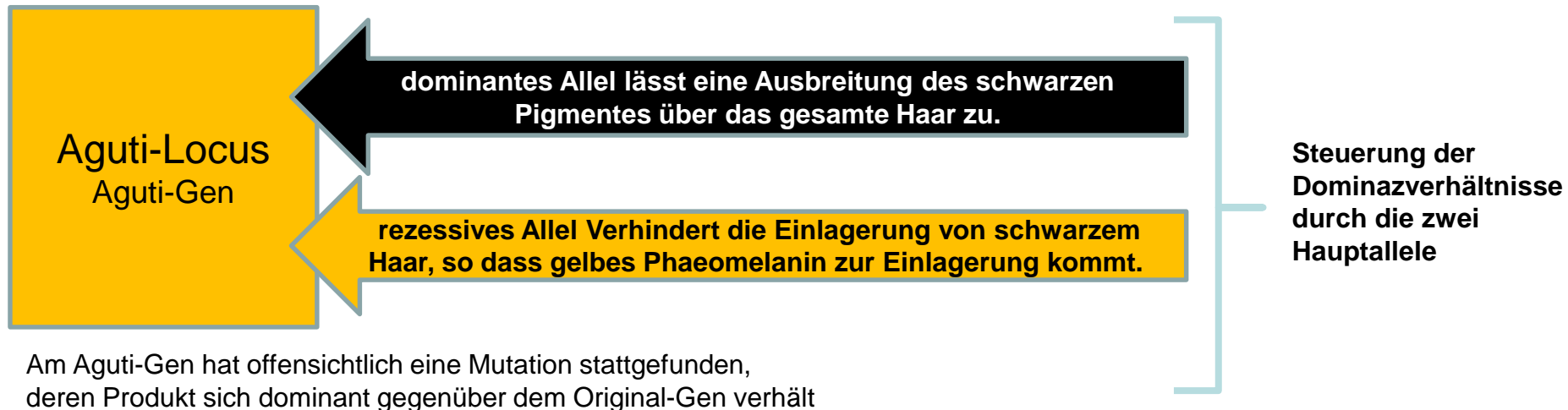
Wie viele Allele an diesem Genlocus tatsächlich vorhanden sind, läßt sich nur schwer abschätzen; die Übergänge sind fließend, da ja rein prinzipiell eine stufenlose Variation der Pigmentkonzentration möglich ist.

2. Pigmentverteilung im Einzelhaar – Verteilung von Pigment Aguti-Locus

Der zweite Genort, der die Verteilung von Pigment im Einzelhaar beeinflusst, ist der sogenannte Aguti-Locus. Die Bezeichnung Aguti bezieht sich auf ein Allel dieses Genortes, der nach einem Wildnager bezeichnete Agutifärbung determiniert. Diese Agutifarbe entspricht der bei den meisten wildlebenden Tieren zu beobachtenden Tarnfarbe. In nördlichen Regionen - die den größten Teil des Jahres schneebedeckt sind - der weißen Farbe. In unseren Regionen sind die Farben schwarz-braun-gelb angepasst am jahreszeitlichen Wechsel.

Das klassische Aguti-Gen bedingt eine schwarz-gelbe Bänderung des Einzelhaares, die durch wechselweise Einlagerung von Eumelanin (schwarz) und Phaeomelanin (gelb) zustande kommt.

Die Art der Bänderung kann variieren, so dass offensichtlich nicht nur ein, sondern mehrere Aguti-Gene mit unterschiedlicher Ausprägung existieren.



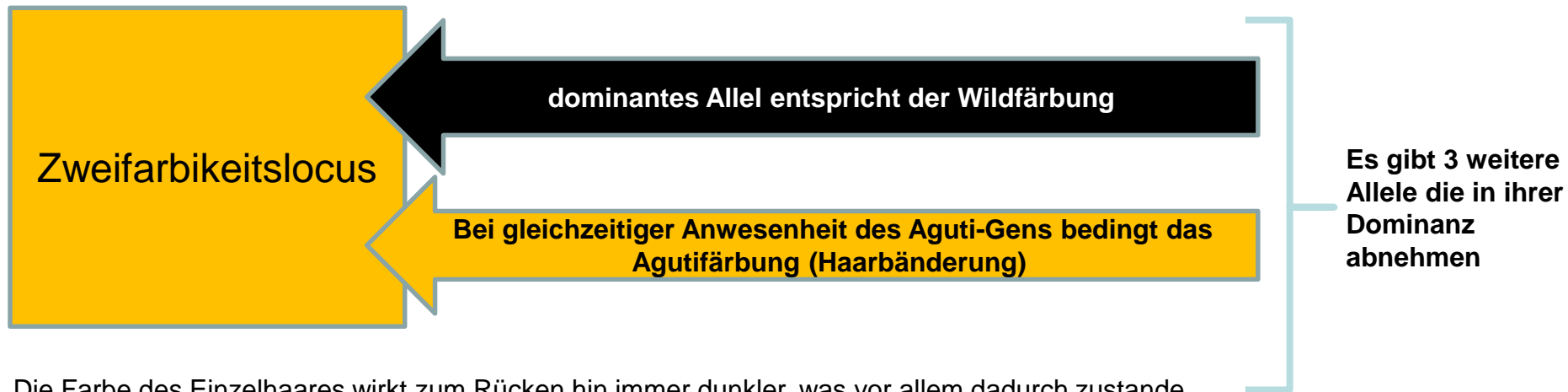
Die Tatsache, dass am Aguti-Locus jenes Gen dominant ist, das die vollständige Schwarzfärbung des Haares zulässt, ist zudem als interessanter Aspekt der Domestikationsfärbung anzusehen.

Normalerweise gilt die Wildfarbe als Ausgangsfärbung, aus der durch Mutation und anschließende züchterische Bearbeitung/ Bevorzugung der Mutanten die Farbvarianten der Haustiere entstanden sind.

Weitere Allele am Aguti-Locus (Zweifarbkeitslocus)

Nach Little gehören dem Aguti-Locus noch weitere Allele an, so z. B. ein Allel, das die Ausbildung einer schwarzen Sattelung bei sonst gelber Farbe bedingt, oder ein Allel, das die Black-and-Tan-Färbung, - d. i. ausgeprägte Schwarzfärbung mit eingeschränkten gelben Arealen im Bereich des Kopfes und der Extremitäten - verursacht.

Nach neusten wissenschaftlichen Untersuchungen sind die letzt genannten Allele (schwarze Sattelung und Black-and-Tan-Färbung) allerdings einem eigenen Gen-Locus zuzuordnen, der als Zweifarbkeitslocus bezeichnet wird.



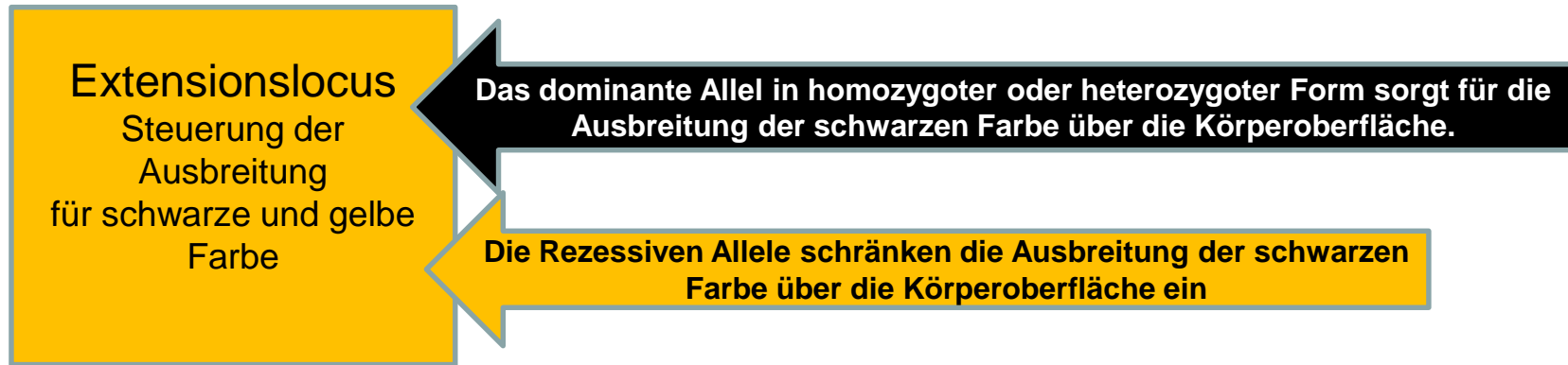
Die Farbe des Einzelhaares wirkt zum Rücken hin immer dunkler, was vor allem dadurch zustande kommt, dass das Gleichgewicht zwischen schwarzen und helleren Bändern immer mehr zugunsten der Schwarzen Haarringe verschoben wird.

Die drei weiteren Allele am Zweifarbigkeitslocus mit abnehmender Dominanz



Das Vorhandensein dieses Rezessivschwarzallels wird von vielen Autoren bestritten. Tatsächlich scheint es nur selten vorzukommen. Die schwarze Farbe beim Deutschen Schäferhund dürfte auf dieses Rezessivschwarzallel zurückzuführen sein.

Der Ausdehnungslocus (Extensionslocus) für schwarze Farbe



Der Extensionslocus ist der Genlocus der die Verteilung von schwarzem und gelben Pigment determiniert. Dieser Genlocus beeinflusst die Ausdehnung des schwarzen Pigmentes über die Körperoberfläche. Das dominante Allel an diesem Genlocus erlaubt eine vollständige Ausbreitung des schwarzen Pigmentes. Tiere die dieses Allel in homozygoter oder heterozygoter Form tragen, sind einfarbig schwarz.

Die rezessiven Allele an diesem Genort schränken die Ausbreitung der schwarzen Farbe über die Körperoberfläche mehr oder weniger stark ein.

Ein weiteres rezessives Allel, das als Schwarzmaskenfaktor bezeichnet wird, ist für die Ausbildung einer schwarzen Maske bei sonst gelber oder rötlicher Färbung verantwortlich. Der Schwarzmaskenfaktor ist rezessiv gegenüber dem Schwarzausdehnungsfaktor und dominant gegenüber einem Allel, das die Ausdehnung des schwarzen Pigmentes im Haarkleid überhaupt zulässt und damit einfarbig gelbe Farbe bei schwarzer Nase und dunklen Augen bedingt.

Zusammenfassung der schwarz-gelb Verteilung (Aguti-Locus)

Aguti-Locus:

- Dominantes Allel: läßt die Ausbreitung des schwarzen Pigmentes im gesamten Einzelhaar zu
- Aguti Allel: bedingt Einschränkung der Ausbreitung des schwarzen Pigmentes – dadurch Schwarz-Gelb- oder Schwarz-Grau-Ringelung des Einzelhaares.
- Rezessives Allel: läßt keine Ausbreitung von schwarzem Pigment im Einzelhaar zu – dadurch einfarbige gelbe Haare

Zweifarbkeitslocus:

- Dominantes Allel: Schwarz-Gelb- (bzw. Schwarz-Grau)- Verteilung entsprechend der Wildfärbung (unterschiedliche Haarbänderung in verschiedenen Körperregionen).
- Faktor der schwarze Sattelung bedingt
- Faktor der Black and Tan Färbung bedingt
- Rezessives Allel: bedingt einfärbig schwarze Zeichnung

Ausdehnungslocus:

- Dominantes Allel: bedingt die Ausdehnung des schwarzen Pigmentes über den ganzen Körper, dadurch einfärbig schwarze Zeichnung.
- Stromungsfaktor (Brindlefaktor): bedingt Stromung,
- Schwarzmaskenfaktor: bedingt schwarze Maske bei sonst gelber Färbung
- Rezessives Allel: bedingt einfärbig gelbe Zeichnung mit schwarzer Nase und dunklen Augen.

Entsprechend dieser unterschiedlichen Determination von einfärbig schwarz kann schwarz entweder als dominante oder als rezessive Eigenschaft auftreten.

So ist z. B. Schwarz des Schäferhundes als rezessives Schwarz (als homozygoten Auftreten des rezessiven Allels am Zweifarbigkeitslocus) anzusehen.

Die Farbe der Augen

Die Farbe der Augen wird teilweise unabhängig von der Fellfarbe genetisch determiniert.

Zusammenhänge mit der Haarfarbe finden sich bei den echten Albinos, bei denen das generelle Fehlen von Pigment die Augen rot erscheinen läßt.

Außerdem findet sich bei Tyrosinase-mangel bei weißer Fellfarbe blaue Augen.

Bei den meisten Hunderassen zeigt die Augenfarbe unabhängig von der Fellfarbe eine fließende Variation, die von Gelb über Hellbraun bis zu Dunkelbraun geht.

Dunkle Augenfarbe ist dominant über helle Augenfarbe; verantwortlich dürfte ein Genlocus mit multiplen Allelen sein.

Die Farbe des Nasenspiegels

Die Farbe des Nasenspiegels steht in enger Beziehung zur Fell- bzw. Hautfarbe.

Einen braunen Nasenspiegel, finden wir bei allen Hunden, die kein schwarzes Pigment besitzen, das sind alle Hunde die am B-Locus homozygot für das rezessive Allel sind und daher kein schwarzes Eumelanin, sondern nur gelbes oder rotes Phaeomelin bilden. Alle Tiere die am B-Locus das dominante Allel in homozygoter oder heterozygoter Form besitzen, haben einen schwarzen Nasenspiegel, auch dann, wenn die Ausbreitung des schwarzen Pigments durch das rezessive Allel am Aguti-Locus oder durch das rezessive Allel der Ausdehnungsserie verhindert wird.

Albinos haben entsprechend ihrem generalisierten Pigmentmangel einen fleischfarbenen Nasenspiegel.

Vereinzelt können an einem dunklen Nasenspiegel rosa Flecken auftreten, die als lokaler Pigmentierungsmangel angesehen werden müssen und bei den meisten Rassen als Fehler gewertet werden.