

Dr. Anna Laukner
Dr. Christoph Beitzinger
Dr. Petra Kühnlein

Die Genetik der Fellfarben beim Hund

© 2017 KYNOS VERLAG Dr. Dieter Fleig GmbH
2. aktualisierte Auflage 2021
Konrad-Zuse-Straße 3, D-54552 Nerdlen/Daun
Telefon: 06592 957389-0
www.kynos-verlag.de

Grafik & Layout: Kynos Verlag
Gedruckt in Lettland

ISBN 978-3-95464-261-8

Bildnachweis:

Alle Fotos **Dr. Anna Laukner** außer:

Beedham, Patty: S. 132 Kasten o.; 242 u. li.; **Bezdicek**, Anne: S. 103 u. re.; **Bill**, Carina: S. 123 u. re.; **Bögli**, Cornelia: S. 246; **Buckisch-Urbanke**, Elke: S. 134 o.; **Czolgowski**, Martina: S. 33 zweites Bild von unten; 76 u. li.; 102 Mitte re.; 236 o. li.; 238 u. li.; **Doktor**, Iris: S. 43; S. 256 u. re.; **Endres**, Jennifer: S. 204 alle außer o. li.; **Englichova**, Jarmila : S. 241 o. li., u. re.; **Fleischer**, Birk: S. 103 u. li.; **Feustel**, Sandra: S. 69 linke Spalte, zweites u. drittes Bild von oben; **Goerke**, Jennifer: S. 108; **Holderegger-Walser**, Eva: S. 27; 55 o. re.; 160; 163; 165 u.; 166; 233; **Jarosch**, Susanne: S. 69, li. zweites Bild von unten; **Jurrack**, Anke: S. 242 o. li.; **Kitsche**, Annett: S. 169; **Kitsche**, Falko: S. 192 u. re.; **Koller**, Barbara: S. 203 o.; **Kolozsi-Kecskés**, Zsófia: S. 197 Tabelle o. li. und o. Mitte; **Kosowski**, Lea: S. 241 u.; **Krämer**, Eva Maria: S. 22 u. re.; 23 u. li.; 65 o. re.; 67 o. li., u. li.; 99; 122; 130 o. re.; 176; **Laboklin**: S. 48 Mitte li.; 90 u. re.; 105 o. re.; 114 u.; 180 o. re und u. re.; 235 alle außer Mitte li. und re.; 261; **Lange**, Josephine: S. 133 u.; **Laukner**, Margrit: S. 23 u. re.; **Massini**, Michelle: S. 238 o. li.; **Müller**, Maike: S. 12; **Müller**, Prof. Ralf. S., LMU München: S. 227; **Nievoll**, Regina: S. 220 u. li., u. re.; **Offer**, Katrin: S. 64 Mitte u. unten; **Ostermayr**, Carolin: S. 129; **Palm**, Andreas: S. 182 o.; **Potthin**, Petra: S. 182 u.; **Prenner**, Milla Jade: S. 61 o.; 69 o. re.; **Rau**, Gisela: S. 104; **Ruoff**, Ute: S. 204 o. li.; **Scheidig**, Janet: S. 245 o. re., Mi. li., Mi. re.; **Schlenther**, Michael/misch-art.de S. 153 u. li.; **Schröder**, Kristin: S. 66 o. re.; **Schulze**, Heidi: S. 63 o. re., 68 o. li. und re.; **Southwest Collie Rescue**, USA: S. 247; **Stahl**, Alexa: S. 240 u.; **Titus-Langer**, Bianka: S. 61 unten, S. 62, S. 65 Mitte re.; 190 u. re.; **Viljoen**, Marisha: S. 132 o.; **Ziefle**, Carolin: S. 67 u. re.

Gemälde S. 171: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Charles_Christian_Nahl_Sacramento_Indian_with_Dogs_1867.jpg

Abbildung S. 181: <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/btv1b8451571j/f45.item>



Mit dem Kauf dieses Buches unterstützen Sie die
Kynos Stiftung Hunde helfen Menschen
www.kynos-stiftung.de

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt.

Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne schriftliche Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

Haftungsausschluss: Die Benutzung dieses Buches und die Umsetzung der darin enthaltenen Informationen erfolgt ausdrücklich auf eigenes Risiko. Der Verlag und auch der Autor können für etwaige Unfälle und Schäden jeder Art, die sich bei der Umsetzung von im Buch beschriebenen Vorgehensweisen ergeben, aus keinem Rechtsgrund eine Haftung übernehmen. Rechts- und Schadenersatzansprüche sind ausgeschlossen. Das Werk inklusive aller Inhalte wurde unter größter Sorgfalt erarbeitet. Dennoch können Druckfehler und Falschinformationen nicht vollständig ausgeschlossen werden. Der Verlag und auch der Autor übernehmen keine Haftung für die Aktualität, Richtigkeit und Vollständigkeit der Inhalte des Buches, ebenso nicht für Druckfehler. Es kann keine juristische Verantwortung sowie Haftung in irgendeiner Form für fehlerhafte Angaben und daraus entstandenen Folgen vom Verlag bzw. Autor übernommen werden. Für die Inhalte von den in diesem Buch abgedruckten Internetseiten sind ausschließlich die Betreiber der jeweiligen Internetseiten verantwortlich.

Inhaltsverzeichnis

Extra: Übersichtstabelle Genorte (Ausklapptafel)	32
---	-----------

Vorwort	9	Der A-Lokus – Die Agouti-Serie	82
Einleitung.....	10	<i>Dominantes Gelb</i>	84
Kapitel 1: Entstehung und Bedeutung der Fellfarben	13	<i>Wildfärbung – Agouti</i>	87
Pigmentbildung.....	15	<i>Black and Tan</i>	91
Mutationen.....	17	<i>Saddle Tan</i>	98
Bedeutung der Fellfarben	20	<i>Rezessives Schwarz</i>	99
<i>Mythologische und religiöse Bedeutung</i>	20	<i>Farbentwicklungen</i>	99
<i>Praktische Bedeutung</i>	21	<i>Zusammenspiel mit anderen Genorten</i>	100
<i>Ästhetische Bedeutung</i>	25	<i>Gentest</i>	101
<i>Gesundheitliche Bedeutung</i>	27	B-Lokus-Komplex – Das Braun-Gen	104
Nomenklatur.....	28	<i>Viele Namen für eine Farbe</i>	105
Kapitel 2: Grundlagen der Vererbung . 37		<i>Geschätzt und geächtet</i>	108
Die Mendelschen Gesetze	40	<i>Braun plus</i>	110
Die Grundfarbe	42	Cocoa-Lokus – Das „andere“ Braun.....	111
<i>Zusammenspiel E-, K- und A-Lokus – das „Zwiebelschalenmodell“</i>	43	D-Lokus-Komplex – Das Dilute-Gen.....	112
Kapitel 3: Genorte	45	<i>Gentest</i>	112
Der E-Lokus-Komplex – Die Extensions-Serie.....	47	<i>Verbreitung des Dilutionsfaktors</i>	115
Genetische Grundlage	47	<i>Nomenklatur</i>	117
<i>Rezessiv Gelb oder dominant Gelb?</i>	48	<i>Verwechslungsmöglichkeiten</i>	119
<i>Gentest</i>	51	M-Lokus – Das Merle-Gen.....	120
Der Schwarzmaskenfaktor EM	52	<i>Vorkommen</i>	125
Die „Domino“-Varianten eg, eh und eA ...	60	<i>Nomenklatur</i>	126
<i>Die „Grizzle“-Variante eg</i>	60	<i>Zuchtwahl</i>	128
<i>Vererbung</i>	60	<i>Kryptisches Merle und atypisches Merle vs. Phantom Merle</i>	129
<i>Die „Zobel“-Variante eh</i>	62	<i>Harlekin-Merle und spezielle Merle-Phänotypen</i>	130
<i>Die „Domino“-Variante eA</i>	62	H-Lokus – Das Harlekin-Gen.....	132
<i>Verwechslungsmöglichkeiten</i>	67	Die Weißscheckung.....	136
Der K-Lokus.....	70	<i>Entstehung der Weißscheckung</i>	136
<i>Dominantes Schwarz</i>	71	<i>Der S-Lokus – Das Piebald-Gen</i>	141
<i>Dominantes Schwarz vs. rezessives Schwarz</i> ..	74	<i>Extremscheckung</i>	144
<i>Stromung (brindle)</i>	74	<i>Weißer Abzeichen</i>	146
<i>Gelb x gelb = Gestromt</i>	81	<i>„White head“, „White face“ und „Split face“</i>	148
<i>Gentest</i>	81	<i>Viererlei Weiß</i>	149
		<i>Irische Scheckung (Irish pattern)</i>	153
		<i>KIT-Gen</i>	154

Ticking	155	Weißtiger (Double Merles)	240
Vorkommen.....	161	Albinismus	243
Genetik	163	Vitiligo	246
Aussehen	163	Gray Collie Syndrome	246
Verwechslungsmöglichkeiten	169	Congenital laryngeal Paralysis (CLP), („Wheezer“).....	248
Progressive Ergrauung (G-Lokus)	171	Kapitel 6: Fellfarbe und Verhalten	249
Welchen Einfluss hat der Felltyp?.....	174	Stoffwechselzusammenhänge	250
Fellpflege und Farbe	177	Verhaltensbeobachtungen	253
Vererbung	178	Kapitel 7: Testablauf und Labor-	untersuchung in der Praxis
Verwechslungsmöglichkeiten	179	Blut	260
Weiße Stichelhaare	181	Backenabstriche	260
„Fever Coat“	181	Testmethoden.....	261
Greyhound Ticking	183	Schlusswort	262
Altersbedingte Ergrauung.....	183	Danksagung	263
Seal.....	184	Über die Autoren.....	264
Geisterzeichnung.....	190	Literaturverzeichnis	265
Urajiro („Countershading“).....	191	Glossar.....	271
Farbintensität des Phäomelanin	194	Index.....	276
Farbabschwächung von Phäomelanin	196		
Farbintensivierung von Phäomelanin	198		
Albinismus (C-Lokus)	198		
Rotstichigkeit	199		
Chemische Ursachen	200		
Physikalische Ursachen	201		
Genetische Ursachen.....	202		
Ernährungs-/stoffwechselbedingt.....	202		
Krankheitsbedingt	202		
Somatische Mutation.....	203		
Kapitel 4: Farbe der Sinushaare, Nase und Augen	205		
Sinushaare	206		
Nasenfarbe	209		
Wechselnase	212		
Gesundheitsaspekte	214		
Nomenklatur.....	215		
Augenfarbe.....	217		
Kapitel 5: Fellfarbe und Gesundheit..	225		
Hautschäden durch UV-Strahlung	226		
Melanome und Melanozytome	227		
Zehenkrebs.....	228		
Melanodermie und Alopezie beim Yorkshire Terrier.....	228		
Weißscheckung und allgemeine Fitness .	230		
Weißscheckung und Taubheit	230		
Colour Dilution Alopecia (CDA)	234		

Vorwort

„...pigment is not merely decorative; pigment has structural and protective functions, and pigment cells have other duties beyond color.“

Zitat: J.P. Yousha (aus: Coat Color in the Great Dane:
History & current genetics,
Dane World, 2006, Vol. 15, Issue 5)

Ein umfassendes Buch über die Fellfarben beim Hund ... das war seit Jahren der Traum der Tierärztin und Autorin Anna Laukner. Doch erst durch die Zusammenarbeit mit den Molekulargenetikern Petra Kühnlein und Christoph Beitzinger wurde aus dem Traum ein konkretes Projekt. Dabei ergänzten sich die Expertise der praktischen Tierärztin, Kynologin und Autorin und die Expertise der beiden Laborerfahrenen Genetiker geradezu ideal. Herausgekommen ist ein (so hoffen wir) breit gefächertes Kompendium der Hundefarben, das von der biologischen Entstehung der Farben über deren Bedeutung für den Hund (und seine Menschen), die Nomenklatur, Vererbung und die gesundheitlichen Aspekte bis hin zu praktischen Tipps zu Gentests so ziemlich alles abdeckt, was man schon immer über Fellfarben wissen wollte. Ein Schwerpunkt ist dabei der gesundheitliche Aspekt. Fellfarben sind nicht nur schön und faszinierend, sie können auch krank machen: Zum einen, wenn ihre genetische Grundlage auch Auswirkungen auf wichtige Körperfunktionen hat. Und zum anderen, wenn sie in der Zucht als wichtigstes Selektionskriterium gewertet werden. Dann nämlich besteht die Gefahr, dass Merkmale wie Gesundheit und Wesen an zweite oder dritte Stelle rücken. So faszinierend die Fellfarbe auch ist: Wir alle sollten nie vergessen, dass die Fellfarbe nicht nur schmückendes Beiwerk ist, sondern auch wichtige Funktionen hat. In diesem Sinne wünschen wir Ihnen viel Vergnügen und neue Erkenntnisse bei der Lektüre dieses Buches! Möge es Ihnen beim Lesen ebenso viel Freude bereiten wie uns beim Schreiben.

Dr. Anna Laukner, Dr. Petra Kühnlein, Dr. Christoph Beitzinger
September 2017

– Vorwort zur zweiten Auflage –

Vor vier Jahren erschien unser Buch über Farbgenetik beim Hund zum ersten Mal. Seitdem gab es viele neue Erkenntnisse, bislang unbekannte Farbgene konnten molekulargenetisch identifiziert werden. Und so haben wir im Zuge der zweiten Auflage diese neuen Informationen mit in das Buch aufgenommen, haben Tabellen, Grafiken und Fotos ergänzt. Somit halten Sie mit diesem Buch das gesammelte aktuell verfügbare Wissen zur Farbgenetik beim Hund in den Händen.

Wir wünschen Ihnen viel Spaß beim Lesen!

Dr. Anna Laukner, Dr. Petra Kühnlein, Dr. Christoph Beitzinger
Juli 2021

Einleitung

Vielleicht sind Sie ein Hundebesitzer, der schon immer mehr über Farbgenetik beim Hund wissen wollte, sich sein Wissen aber bisher mühsam aus dem Internet zusammensuchen musste. Vielleicht sind Sie ein Züchter, der sich speziell über die Genorte, die bei seiner Rasse relevant sind, informieren möchte. Vielleicht sind Sie ein Zuchtrichter, der sich über die unterschiedliche Farb-Nomenklatur in den verschiedenen Rassen Gedanken macht. Oder vielleicht sind Sie ein Tierarzt, der die Hundezüchter unter seinen Kunden besser beraten möchte, vor allem über die gesundheitlichen Auswirkungen bestimmter Farbschläge oder Verpaarungen. All diesen Lesern soll das vorliegende Buch Antworten geben.

Das erste Kapitel geht darauf ein, wie Pigmente, Pigmentzellen und damit die unterschiedlichen Fellfarben überhaupt aufgebaut sind. Auch die Bedeutung der verschiedenen Fellfarben – unter unterschiedlichen Gesichtspunkten – wird hier dargestellt.

Weiterhin beschäftigt sich Kapitel 1 mit der Nomenklatur (also der Benennung) der verschiedenen Farben. Bei den vielen hundert Hunderassen ist die Vielfalt der Farbbezeichnungen nahezu unerschöpflich. Darum wird an dieser Stelle kein Anspruch auf Vollständigkeit erhoben, es soll lediglich diese Vielfalt dargestellt und der Versuch einer rasseübergreifenden Nomenklatur dargestellt werden, der sich an den aktuellen Erkenntnissen der Molekulargenetik orientiert.

Kapitel 2 behandelt die Grundlagen der Genetik. Mancher erfahrene Züchter oder mit der Genetik vertraute Tierarzt kann dieses Kapitel überspringen, aber für viele Neuzüchter und interessierte Hundebesitzer stellt es die Grundlage zum Verständnis des folgenden Kapitels dar.

In Kapitel 3 (das den größten Umfang des Buches ausmacht) werden die einzelnen Genorte ausführlich vorgestellt. Dabei werden die

Genorte, die bereits molekulargenetisch identifiziert werden konnten (für die also Gentests kommerziell verfügbar sind) ebenso vorgestellt wie die Genorte, von denen man noch nicht genau weiß, wo und in welcher Form sie lokalisiert sind.

Kapitel 4 behandelt die gesundheitlichen Aspekte der Fellfarben und in Kapitel 5 werden die Zusammenhänge zwischen der Fellfarbe und dem Verhalten von Hunden näher beleuchtet.

Kapitel 6 schließlich geht näher auf den Ablauf von Gentests im Labor ein, hier finden Sie auch praktische Tipps, wie Sie Proben optimal entnehmen und versenden.

Abgerundet wird das Buch durch zahlreiche Fotos (die übrigens zum Großteil exklusiv für dieses Buch gemacht wurden), Grafiken, Tabellen, ein Glossar zum schnellen Nachschlagen und ein ausführliches Literaturverzeichnis.

Die einzelnen Kapitel bauen zwar inhaltlich aufeinander auf, sind aber so formuliert, dass man auch einzelne Abschnitte lesen und verstehen kann, ohne unbedingt auf Seite 1 beginnen zu müssen. Zahlreiche Querverweise erleichtern es, inhaltlich zusammenhängende Textstellen schnell zu finden und bestimmte Themen zu vertiefen.

Doch nun genug der Vorrede ... auf der nächsten Seite geht es los!



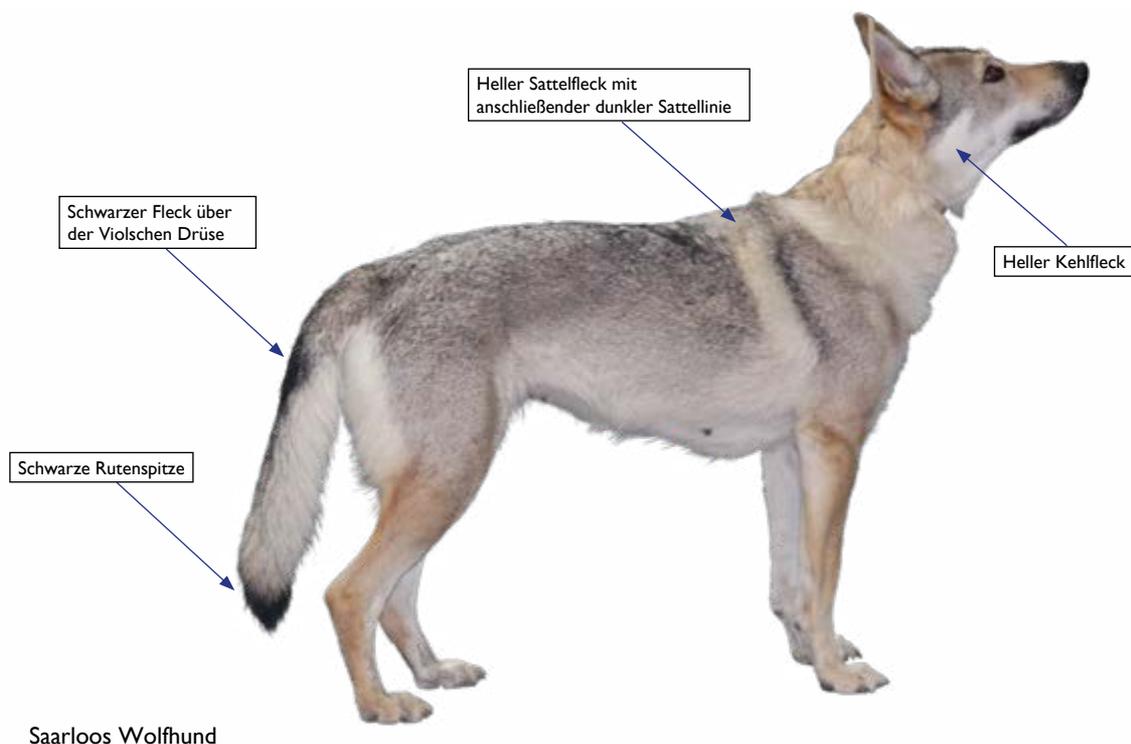
Kapitel 1: Entstehung und Bedeutung der Fellfarben

Kein anderes Haustier und erst recht kein Wildtier hat eine dem Hund vergleichbare Farbpalette. Kaum vorstellbar, dass sich alle Farben und Zeichnungsmuster, die wir heute beim Hund kennen, aus dem Wolfsgrau entwickelt haben.

Ein genauerer Blick aufs Wolfsfell verrät, wie sich dieses perfekte Tarnkleid zusammensetzt: Wölfe haben ein dichtes Stockhaar mit längerem Deckhaar und – je nach Jahreszeit – mehr oder weniger dicht ausgeprägter Unterwolle. Die Unterwolle ist bei Wölfen heller als das Deckhaar. Es gibt – je nach Herkunftsgebiet – auch beim Wolf unterschiedliche Fellfarben. So sind Wölfe aus der Arktis oft weiß, Wölfe aus gemäßigten Klimazonen graubraun. Es kommen aber auch silberfarbene, hellgraue und rötliche Farbvarianten vor.¹ Der Äthiopische Wolf ist intensiv orangerot mit deutlich abgesetzten hellen Wildfarbigkeitsabzeichen. Schwarze Wölfe kommen in Nordamerika vor.

Bei ihnen wurde nachgewiesen, dass die Erbinformation für das schwarze Fell durch Einkreuzungen von Hunden stammt.² Die Farbe des Deckhaares setzt sich aus zwei Pigmentarten zusammen: Eumelanin (schwarzes Pigment) und Phäomelanin (gelbliches Pigment).

Diese beiden Pigmentarten verteilen sich zu unterschiedlichen Anteilen im Einzelhaar (und bilden dadurch so genannte Banden). Außerdem gibt es Bereiche am Wolfskörper, in denen ausschließlich Phäomelanin ins Haar eingelagert wird. Diese Bereiche sind die so genannten Wildfarbigkeitsabzeichen oder Marken. Diese vier Merkmale (also die beiden Pigmentarten Eumelanin und Phäomelanin sowie die Einzelhaarbänderung und die Verteilung der beiden Pigmentarten über den gesamten Körper) sind die Ansatzpunkte für eine Vielzahl von Mutationen, die schließlich zu den heute bekannten Fellfarben beim Hund geführt haben.



Kapitel 2: Grundlagen der Vererbung

Auch wenn in den letzten Jahren bahnbrechende Erkenntnisse auf dem Gebiet der Molekulargenetik gewonnen wurden, sind auch heute noch längst nicht alle Farbgene identifiziert worden. Für die Fellfarben beim Hund sind unterschiedliche Allele (Varianten eines bestimmten Genabschnittes) auf vielen verschiedenen Genorten zuständig. Die altbekannten Vererbungsregeln nach Gregor Mendel gelten dabei nach wie vor (s. S. 40 ff.).

Zunächst ist es wichtig, sich daran zu erinnern, dass in den Körperzellen jedes Gen in doppelter Ausführung vorliegt: Das bedeutet, jeder Hund hat jeweils zwei Allele, also Genvarianten für jeden einzelnen Genort. Eines dieser Allele wurde vom Vater und eines von der Mutter weitergegeben. Dabei spielt es für die Ausprägung einer Farbe oder eines Merkmals keine Rolle, welcher Elternteil ein Allel vererbt hat. Die verschiedenen Allele eines Merkmals stehen dennoch in Beziehung zueinander. Viele der bekannten Farben werden von nur zwei Varianten eines Gens gesteuert.

Genotyp und Phänotyp

Als Phänotyp bezeichnet man das Aussehen eines Hundes. Als Genotyp bezeichnet man die Gene und Allele, die ein Hund besitzt – unabhängig, ob sich diese Gene/Allele auf den Phänotyp ausprägen oder nicht.

Am E-Lokus findet man zum Beispiel die Allele E (normal oder wildtypisch) und e (mutiert für Gelb, Rot, ...), die die Ausprägung von Phäomelanin beim Hund steuern. Diese beiden Allele stehen in einer dominant-rezessiven Beziehung zueinander, was bedeutet, dass sich das E-Allel gegenüber dem e-Allel durchsetzt, sofern ein Tier beide Allele und somit den mischerbigen

(heterozygoten) Genotyp E/e besitzt. Tiere, die reinerbig (homozygot) für ein Allel sind, können, unabhängig davon, ob dieses Allel dominant oder rezessiv ist, auch nur dieses Merkmal ausprägen. Eine allelische Reihe für die zwei Allele des E-Lokus würde $E > e$ lauten. Aus den zwei Allelen lassen sich drei Genotypen bilden: E/E, E/e (gleichbedeutend mit e/E) und e/e. Nur im Fall des Genotyps e/e setzt sich dieses Merkmal durch und der Hund kann nur Phäomelanin ins Haar einlagern.

Es existieren auch Genorte mit mehr als zwei Allelen. Ein Beispiel ist der A-Lokus, für den man bisher die vier Allele A_y , A_w , a_t und a nachweisen konnte. Diese Allele stehen ebenfalls in einer dominant-rezessiven Beziehung zueinander mit folgender allelischer Reihe: $A_y > A_w > a_t > a$. Auch hier kann ein Tier nur zwei dieser Genvarianten gleichzeitig besitzen, was dennoch zu einer großen Vielfalt an möglichen Genotypen führt: A_y/A_y , A_y/A_w , A_y/a_t , A_y/a , A_w/A_w , A_w/a_t , A_w/a , a_t/a_t , a_t/a und a/a . Durch die dominant-rezessive Beziehung der Allele setzt sich das Merkmal A_y bei den ersten vier Genotypen durch. Das Allel a hingegen, das sich rezessiv zu allen anderen Allelen verhält, kann nur dann als Phänotyp zum Vorschein kommen, wenn der Genotyp a/a lautet.

Die Beziehung zwischen den verschiedenen Varianten eines Gens zueinander bestimmt also, welcher Genotyp einen bestimmten Phänotyp eines Hundes zum Ausdruck bringen kann. Das schlussendliche Aussehen eines einzelnen Tieres ist dann das Ergebnis aller möglichen Phänotypen zusammengenommen.

Neben der bereits beschriebenen dominant-rezessiven Vererbung existieren weitere Formen der Allel-Beziehung. Bei einer unvollständigen Dominanz setzt sich das eigentlich dominante Merkmal nicht in allen bekannten Fällen vollständig über das rezessive Merkmal durch. Dieses Phänomen vermutet man zum Beispiel beim S-Lokus, an dem das N-Allel (ungescheckt)



Jeder Hund hat an jedem Genort zwei Allele – auch dieser Catahoula Leopard Dog in „red leopard saddleback“: Seine Grundfarbe ist Saddle Tan, das Eumelanin ist braun, und er zeigt eine Merle-Zeichnung (Genotyp $E/- ky/ky at/b/b D/- M/m$).

über das S-Allel (weiß-gescheckt) dominiert. Für den Genotyp N/S würde man im Phänotyp keine Weißscheckung erwarten, es sind jedoch Hunde diesen Genotyps mit unterschiedlich starken Formen der Scheckung (Brustfleck bis Plattenscheckung) bekannt. Geht man davon aus, dass auch diese Scheckung vom S-Allel ausgelöst wird, so wäre das Verhältnis von „N“ und „S“ unvollständig dominant.

Zu Mischformen zweier Merkmale kommt es bei einer intermediären Vererbung. Hier ergibt sich aus zwei (oder mehr) verschiedenen Allelen für den heterozygoten Genotypus phänotypisch eine Mischung der „reinen“ Merkmale.

Ein Beispiel wäre die bisher nicht wissenschaftlich beschriebene Ursache für die progressive Ergrauung mit zu Dunkelgrau aufgehelltem Schwarz bei mischerbigen Tieren und zu Hellgrau aufgehelltem Schwarz bei reinerbigen Tieren.

Allele können auch kodominant sein. Der Phänotyp eines Tieres wird dann zu gleichen Teilen aus den möglichen Phänotypen der beiden Allele gebildet. Im Unterschied zum intermediären Erbgang entsteht hier jedoch keine Mischform, sondern beide Merkmale werden gleichzeitig nebeneinander ausgeprägt.

Epistasie vs. Dominanz

Der Unterschied zwischen Epistasie und Dominanz soll hier an einem Beispiel verdeutlicht werden: Hat ein Hund den Genotyp e/e auf dem E-Lokus, so „unterdrückt“ diese Information die Information des Genorts K. Ein Hovawart mit e/e ist also immer gelb, egal welche Allele er auf dem Genort K hat. Diese Genort-übergreifende „Überlegenheit“ nennt man nicht Dominanz, sondern Epistasie (der Genotyp e/e ist also epistatisch über die Genotypen des K-Lokus). Ein Dominanzverhältnis hingegen besteht nur zwischen Allelen desselben Genortes. Das Allel E auf dem E-Lokus ist dominant über das Allel e des E-Lokus.

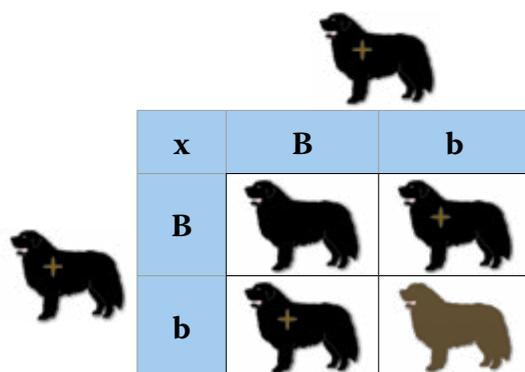
Traditionell werden Allele mit Buchstaben bezeichnet. Früher war es üblich, dominante Allele eines Genortes mit Großbuchstaben und rezessive Allele mit Kleinbuchstaben zu bezeichnen (etwa B und b am B-Lokus). Befinden sich mehr als zwei Allele an einem Genort, wird dem Buchstaben ein weiterer Buchstabe beigefügt, dieser kann hochgestellt werden (also etwa A^y oder a^t auf dem A-Lokus). Davon ist man heute etwas abgekommen, man schreibt also üblicherweise nur noch A_y (manchmal sogar ay) statt A^y und a_t statt a^t . Seit man in der Lage ist, Gene molekulargenetisch zu identifizieren, bezeichnet man oft auch das mutierte Allel mit einem Kennbuchstaben und das nicht mutierte Allel (also das so genannte Wild-Allel) mit N (etwa N und S auf dem S-Lokus).

Der Genotyp eines Genortes wird dargestellt, indem man die beiden Allel-Kürzel (meist durch einen Schrägstrich getrennt) nacheinander aufführt. In der Regel steht das dominante Allel vorne. Ein Genotyp auf dem A-Lokus könnte also lauten: A_y/a_t . Ist ein Allel an einem Genort bekannt, und spielt das zweite Allel für den Phänotyp keine Rolle, so wird das unbekannte Allel oft durch einen Strich oder ein Sternchen dargestellt. Ein Beispiel: $E/-$ oder E^* . Das bedeutet, dass es bei einem Hund mit diesem Genotyp für seinen Phänotyp keine Rolle spielt, welches zweite Allel er auf dem E-Lokus hat.

Die Mendelschen Gesetze

Diese Erbgesetze gelten auch heute noch unverändert für dominant-rezessive, einfache Erbgänge. Gregor Mendel fand ab der Mitte des 19. Jahrhunderts heraus, dass die Nachkommen von zwei reinerbigen Eltern alle gleich aussehen – auch wenn sie unterschiedliche Erbanlagen tragen. Ein Beispiel: Verpaart man einen reinerbig schwarzen Neufundländer (B/B) mit einem reinerbig braunen Neufundländer (b/b), so sehen die Welpen alle gleich aus – nämlich schwarz. Da sie jeweils ein Gen von ihrem Vater und ein Gen von ihrer Mutter geerbt haben, sind sie alle mischerbig (B/b). Diese Erbregele nannte Mendel das **Uniformitätsgesetz**.

Verpaart man nun diese mischerbigen Kinder untereinander, so spalten deren Nachkommen in einem charakteristischen Verhältnis untereinander auf. Ihre Kinder bekommen auch wieder je ein Gen vom Vater und ein Gen von der Mutter mit. Das bedeutet, die Kinder können jeweils entweder ein B oder ein b von Vater und Mutter erben. Da es hier schon etwas schwieriger wird, sich das Ganze bildlich vorzustellen, erfand man so genannte Kreuzungstabellen oder Punnett-Quadrate:



x	B	b
B		
b		

Punnett-Quadrat der möglichen Geno- und Phänotypen einer Träger-Träger Verpaarung bei einem einfach rezessiven Merkmal (B-Lokus). Die Aufspaltung der Genotypen erfolgt nach dem 2. Mendelschen Gesetz (Spaltungsregel).

Kreuzt man also zwei dieser mischerbigen Neufundländer, so spalten die Nachkommen in einem charakteristischen Zahlenverhältnis auf. Betrachtet man nur ein Merkmal (also den Genort B mit seinen zwei möglichen Allelen B und b), so ist das Zahlenverhältnis der Nachkommen 3:1 (drei schwarze zu einem braunen Hund). Diese Regel nannte Mendel das **Spaltungsgesetz**.

Dieses Verhältnis ist übrigens rein statistisch; das heißt, in der Realität können in einem Wurf aus zwei mischerbigen Hunden theoretisch auch die Hälfte oder sogar alle Welpen braun sein. Die statistischen Zahlenverhältnisse bestätigen sich erst bei sehr hohen Zahlen; also wenn man etwa die Neufundländer-Würfe in ganz Deutschland über ein oder mehrere Jahre hinweg auswerten würde.

Schließlich kommen wir zur dritten Mendelschen Regel. Dazu noch eine kurze Vorerklärung: Wie wir schon wissen, haben Neufundländer einen Genort B, der – je nach den dort befindlichen Allelen – für die schwarze bzw. braune Fellfarbe zuständig ist. Sie haben aber

auch noch einen Genort namens S. Die Gene auf diesem Genort entscheiden, ob der Hund überall Pigment bilden kann oder ob er unpigmentierte Körperbereiche hat, also weiß gescheckt ist. An diesem Genort gibt es das dominante Allel N, das für vollständig pigmentiertes Fell sorgt. Außerdem gibt es das rezessive Allel S, das in reinerbigem Genotyp für eine Weißscheckung verantwortlich ist.

Und hier kommen wir zur dritten Mendelschen Regel: Die beiden Genorte vererben ihre Gene unabhängig voneinander. Das bedeutet ganz einfach, dass die Allele B und b des Genortes B und die Allele N und S des Genortes S nicht miteinander verbunden, sondern frei kombinierbar sind. Auch hier benutzt man gerne eine Kreuzungstabelle, um das ganze etwas bildhafter darzustellen (in unserem Beispiel sind beide Eltern mischerbig am Genort B und mischerbig am Genort S).

Auch bei dieser Kreuzungstabelle kommt man übrigens auf ein charakteristisches Zahlenverhältnis (das sich aber auch erst bei sehr hohen Wurfzahlen einstellt; ein einzelner Wurf kann

x	BN	BS	bN	bS
BN				
BS				
bN				
bS				

Aufteilung der möglichen Geno- und Phänotypen einer doppelten Träger-Verpaarung über ein Punnett-Quadrat. Sämtliche Merkmale können in allen denkbaren Kombinationen mit unterschiedlicher Wahrscheinlichkeit auftreten.

		Ay/at B/b M/m ky/ky								
		x	AyBm	atBm	Aybm	atbm	AyBM	atBM	AybM	atbM
Ay/at B/b m/m ky/ky	AyBm									
	atBm									
	Aybm									
	atbm									

Punnett-Quadrat zur Aufteilung möglicher Geno- und Phänotypen der Welpen bei vier unabhängigen Merkmalen und bekannten Genotypen der Elterntiere. Die unterschiedliche Häufigkeit bestimmter Kombinationen kann direkt in eine statistische Wahrscheinlichkeit für das Auftreten einer Färbung bei den Welpen umgerechnet werden.

natürlich immer davon abweichen). Es lautet bei der Verpaarung von zwei Eltern, die an zwei Genorten jeweils mischerbig sind 9:3:3:1 (bei 16 Welpen also 9 schwarze, 3 braune, 3 schwarz-weiße und ein braun-weißer).

Die Gene werden absolut unabhängig voneinander vererbt, deshalb heißt diese Regel das **Unabhängigkeitsgesetz**.

Man kann solche Kreuzungstabellen übrigens für jede Verpaarung aufstellen, wenn man weiß, welche Gene die Eltern tragen. So hat man eine ungefähre Vorstellung davon, welche Farben die Nachkommen haben können und man kann sicher sagen, welche Farben sie auf keinen Fall haben können (zwei braune Hunde können keine schwarzen Welpen miteinander zeugen). Allerdings werden solche Kreuzungstabellen unübersichtlich, wenn man mehr als drei Merkmale zugleich betrachten möchte.

Wie weiter oben bereits erwähnt, stehen für viele Rassen und Farbschläge heute Gentests

zur Verfügung. In den folgenden Kapiteln erfahren Sie mehr darüber.

Die Grundfarbe

Als Grundfarbe bezeichnet man die Farbe, die durch das Zusammenspiel von Eumelanin und Phäomelanin entsteht. Die Grundfarbe kann einfarbig schwarz bzw. einfarbig gelb sein oder aus einem Zeichnungsmuster aus schwarz und gelb entstehen (etwa bei sable, black and tan etc.). Weitere Faktoren für Zeichnungsmuster, Farbverdünnungen oder sonstige Modifikatoren können zusätzlich auf die Grundfarbe einwirken.

Die Fotos auf S.95 ff. zeigen, welche unterschiedlichen Phänotypen z. B. die Grundfarbe Black and Tan haben kann.

Die Grundfarbe eines Hundes entsteht durch das Zusammenspiel von drei verschiedenen

Der Schwarzmaskenfaktor EM



Das Allel EM leitet sich vom englischen Wort „mask“ (auf deutsch „Maske“) ab und bezieht sich auf die dunkle Maske am Fang, die durch dieses Allel erzeugt wird. Dieses Allel führt zur Ausbildung einer dunklen Maske, die den Fang des Hundes umfasst und bis über die Augen reichen kann. Die Farbe der Maske kann schwarz, braun, blau oder lilac sein – je nach Gen-Ausstattung am B- und D-Lokus. Die übrige Fellfärbung wird von den Allelen des A-Lokus und ggf. weiteren Genen bestimmt. So gibt es dominant gelbe Hunde mit Maske (z. B. bei den Bel-



Dilute Maske (Boerboel)

gischen Schäferhunden, dem Leonberger, dem Bernhardiner (bei diesem sieht man wegen der zusätzlichen Weißscheckung die dunkle Maske meist nur als dunkle Verbrämung am Rand der Blesse). Wildfarbene Hunde mit Maske sind etwa der graue Deutsche Schäferhund, der



Boxer



Elo



Parson Russell Terrier



Bernhardiner

Bei einer weißen Blesse zeigt sich die Maske nur als dunkle Verbrämung.



Wildfärbung mit Maske (Deutscher Schäferhund).



Black and Tan mit Maske (Deutscher Schäferhund).

Wolfsspitz und der Norwegische Elchhund. Bei Black and Tan sorgt der Maskenfaktor dafür, dass die Wildfarbigkeitsabzeichen im Gesicht teilweise durch die Maske überlagert werden. Dies ist typischerweise beim Deutschen Schäferhund der Fall, aber auch beim Rottweiler und beim Hovawart sieht man die Kombination von Black and Tan und Maskenfaktor vereinzelt (bei Rottweiler und Hovawart ist dies weniger erwünscht; insbesondere, wenn es dadurch

auch zu rußigem Brand an Brust und Läufen kommt). Eine ausgedehnte schwarze Maske bei einem Black and Tan Hund kann sogar optisch den Eindruck eines einfarbig schwarzen Hundes „vortäuschen“, darum nennt man dies auch „pseudo black“.

Auch der Stromungsfaktor kann kombiniert mit dem Maskenfaktor vorkommen. Solche Hunde sind dann (im Falle von Ay/-) gestromt mit



Black and Tan mit ausgedehnter Maske, die den Hund fast ganz schwarz erscheinen lässt (Eurasier).



Black and Brindle mit Maske – die Stromung zeigt sich nur in den tan-farbenen Bereichen (Australian Shepherd).

Kapitel 4: Farbe der Sinushaare, Nase und Augen

Sinushaare

Ein schwarzer Hund hat schwarze Sinushaare, ein rezessiv gelber Hund hat helle Sinushaare. Hunde, die die Farben des A-Lokus ausprägen (also Genotyp ky/ky) haben schwarze Sinushaare (bzw. braune, blaue oder lilac gefärbte). Ein Hund, der im Bereich der Sinushaare weiß gescheckt ist, hat hier farblose (also weiß erscheinende) Sinushaare. Das kann dazu führen, dass ein Hund mit weißer Blesse im Bereich der Blesse weiße Sinushaare hat, und im

Bereich, der außerhalb der Blesse liegt, dunkle Sinushaare.

Bei Hunden, deren Fellfarbe durch den Domino-Faktor bestimmt wird, sind die Sinushaare im hellen Bereich hell, und im dunkleren Bereich dunkel.

Die Sinushaare können also unter Umständen zur Definition der Fellfarbe herangezogen werden; etwa, um einen dominant gelben Hund von einem rezessiv gelben Hund zu unterscheiden.



Shetland Sheepdog mit nur halbseitig weißem Fang und ebenso asymmetrisch pigmentierten Sinushaaren.



Links: Weißscheckung ohne Ticking mit Grundfarbe b/b e/e (helle Krallen)

Rechts: Weißscheckung mit Ticking mit Grundfarbe b/b E/- KB/KB (dunkle Krallen)

Nasenfärbung

Die „normale“ Nasenfärbung beim Hund ist schwarz, es gibt jedoch auch einige Genotypen, bei denen bereits beim Welpen eine andere Nasenfärbung vorliegt. Hunde mit dem Genotyp d/d werden mit schiefergrauen Nasen geboren, jegliches schwarze Pigment ist bei solchen Hunden zu blaugrauem Pigment verdünnt (ein typisches Beispiel ist die blaue Deutsche Dogge). Hunde mit dem Genotyp b/b werden mit braunen Nasenspiegeln geboren (ein typisches Beispiel ist etwa der schokobraune Labrador). Treffen beide Genotypen zusammen (b/b + d/d), so wird jegliches schwarze Pigment zu einem hellen Beige (Lilac) aufgehellt, die Nasenspiegel sind entsprechend von Geburt an sehr hell (ein typisches Beispiel ist der Weimaraner).

Je nachdem, ob die genetische „Grundpigmentierung“ einer Nase schwarz, braun, blau oder lilac ist und wie stark die zusätzliche Veranlagung zur Entwicklung einer Wechselseite (siehe unten) ist, kann dies bis zu einer fleischfarbenen Nase beim älteren Tier führen.

Bei Hunden mit dem Genotyp e/e (also rezessives Creme, Gelb oder Rot) wird durch die Genotypen b/b bzw. d/d ebenfalls die Nasenfärbung verändert. Typische Beispiele sind etwa Magyar Vizsla und Podenco Ibicenco (e/e + b/b) oder manches Italienische Windspiel (e/e + d/d).

Tabelle 23: Nasenfarbe

	Genotyp	Bezeichnungen			
Schwarz	B/- D/- E/-	schwarz			
			Shetland Sheepdog Nase		
Braun	b/b D/- E/-	Braun, leberfarben			
			Dackel	Australian Shepherd	Korthals Griffon
Blau	B/- d/d E/-	Grau, schieferfarben, anthrazit			
			Chihuahua		
Lilac	b/b d/d E/-	fleischfarben			
			Slowakischer Rauhbart		
„Rednose“	e/e b/b	Dudley nose, fleischfarben			
			Labrador		
„Rednose“	e/e b/b	Dudley nose, fleischfarben			
			Lagotto Romagnolo	Mischling	Podenco Ibicenco

Kapitel 7: Testablauf und Laboruntersuchung in der Praxis

Da der Genotyp jedes Tieres unveränderlich ist, kann ein Gentest unabhängig vom Alter oder vom Gesundheitszustand des Tieres durchgeführt werden. Damit können auch Jungtiere praktisch ab der Geburt getestet werden. Als Probenmaterial für einen genetischen Test auf die Fellfarbanlage eignet sich prinzipiell jedes Untersuchungsmaterial, das kernhaltige Zellen und somit DNA enthält. Gängige Probenmaterialien für genetische Untersuchungen beim Tier sind Blut, Backenabstriche sowie Haare mit Haarwurzel. Beim Hund haben sich EDTA-Blut sowie Backenabstriche für die Durchführung von Gentests besonders bewährt.

Blut

EDTA-Blut ist aufgrund der großen isolierbaren DNA-Menge das optimal geeignete Probenmaterial für DNA-Tests. Andere Gerinnungshemmer, besonders Lithium-Heparin oder Citrat, können bei einem Gentest störend wirken und sind daher nicht zu empfehlen. Gänzlich ungeeignet für einen Gentest ist zellfreies Serum, da die für die DNA-Extraktion notwendigen zellkernhaltigen Leukozyten fehlen. In sehr seltenen Fällen können transportbedingte Einflüsse oder extremer Stress bei der Probenentnahme dazu führen, dass eine Probe nicht analysiert werden kann. Der Anteil nicht auswertbarer Blutproben liegt jedoch bei unter 1%. Die Blutprobe muss von einem Tierarzt entnommen werden, der auch die Identität des Tieres kontrolliert und dokumentiert.

Backenabstriche

Backenabstriche, die missverständlich auch Speichelproben genannt werden, aber Zellma-

terial der Mundschleimhaut enthalten müssen, sind ein für Gentests gut geeignetes Probenmaterial. Voraussetzung ist die korrekte Abnahme unter Einhaltung von einigen Grundregeln, wie sie unten aufgeführt sind.

Die aus Schleimhautabstrichen isolierbare DNA-Menge ist im Vergleich zu der aus Blutproben gering. Es gelingt daher nicht immer aus einem Backenabstrich in ausreichendem Maße DNA-Material zu isolieren. In Abhängigkeit von den jeweiligen DNA-Tests und der Labormethode ist der Anteil der Backenabstrichproben, bei denen aufgrund mangelnder Qualität des Abstrichs kein Testergebnis erzielt werden kann, unterschiedlich hoch, aber immer höher als bei Blut. Zur Minimierung der Ausfallsquote sind folgende Regeln zu beachten:

Um Verunreinigung des Abstrichs mit Fremd-DNA zu vermeiden, sollte das Tier etwa 1-2 Stunden vor der Entnahme des Abstrichs nichts gefressen haben bzw. nicht gesäugt worden sein.

Bei der Entnahme des Abstrichs sollte an der Backeninnenseite kräftig gebürstet werden, um eine ausreichende Anzahl von Zellen der Mundschleimhaut mit dem Tupfer aufzunehmen. Speichel allein genügt in der Regel nicht für den Test.

Um Wachstum von Bakterien und Schimmelpilzen mit daraus resultierendem DNA-Abbau zu verhindern, sollten die Bürsten bzw. Tupfer nach der Entnahme 2-4 Stunden an der Luft getrocknet werden. Eine ausreichende Trocknung kann erfolgen, wenn die Tupfer in das Transportröhrchen gegeben werden, der Verschluss der Röhrchen aber erst nach einer Wartezeit von zwei bis vier Stunden erfolgt.

Auch bei der Entnahme eines Backenabstrichs ist es wichtig, dass eine eindeutige Kennzeichnung der Probe erfolgt (z. B. Name des Tieres,

Geburtsdatum oder Chip- Nummer). Eine sorgfältige Identifikation des Tieres sowie die korrekte Eintragung aller Daten in die Begleitformulare und das Beifügen einer Kopie des Stammbaums sind wichtige Beiträge zur Qualitätssicherung.

Testmethoden

Im Labor wird aus dem Untersuchungsmaterial zunächst die Nukleinsäure – in der Regel genomische DNA – isoliert. Im nächsten Schritt wird mittels der Polymerasekettenreaktion (kurz: PCR) ein Abschnitt des für die Untersuchung relevanten Gens millionenfach vervielfältigt, sodass dieser Abschnitt analysiert werden kann.

Der sogenannte TaqMan® SNP Genotyping Assay stellt eine schnelle und effiziente Analyseverfahren dar und wird heute, wenn technisch möglich, vielfach angewendet, weil die Mutationsanalyse direkt während der PCR erfolgen kann. Der Einsatz dieser Methode ist beschränkt auf bestimmte Mutationen (SNPs, kurze Deletionen und Insertionen). Zudem müssen diese Mutationen in unverwechselbaren Genabschnitten lokalisiert sein. Ausgehend von einem mittels PCR vervielfältigtem DNA-Abschnitt kann eine Mutationsanalyse auch durch Direktsequenzierung nach der Methode von Sanger (auch Kettenabbruch-Synthese genannt) erfolgen. Diese Methode wird angewandt, wenn beispielsweise aufgrund der Mutation ein TaqMan® SNP Genotyping Assay nicht möglich ist.



Vom Gen zum Protein

Hierbei wird zunächst die genetische Information, die in Form des genetischen Codes in der DNA festgeschrieben ist, in RNA (Ribonukleinsäure) umgeschrieben. Diesen Schritt nennt man Transkription. Anschließend wird die Basenabfolge der RNA in Aminosäuren übersetzt. Diesen Schritt nennt man Translation. Abschließend werden die hergestellten Aminosäuren in der entsprechenden Reihenfolge zu einem Protein verknüpft.

Über die Autoren



Dr. med. vet. Anna Laukner ist Tierärztin und Autorin. Ihr Spezialgebiet sind die Fellfarben beim Hund, deren Vererbung und gesundheitliche Bedeutung. Bereits vor 30 Jahren veröffentlichte sie ihren ersten Artikel zu diesem Thema, über 170 weitere folgten bisher. Ihre Promotion im Jahr 1996 handelte ebenfalls von den Fellfarben beim Hund. Seitdem wurden viele neue Erkenntnisse über die Farbgenetik gewonnen, weshalb sich Anna kontinuierlich und mit größtem Interesse auf diesem Gebiet weiterbildet.



Dr. rer. Nat. Christoph Beitzinger ist promovierter Molekularbiologe und seit 2012 bei LABOKLIN in der Fachabteilung für Genetik tätig. Zu seinem Spezialgebiet der Erbkrankheiten und Fellfarben bei Hunden und Katzen berät er täglich Tierärzte, Züchter und Tierbesitzer zu genetischen Befunden und fachlichen Fragestellungen rund um das Thema Genetik. In enger Kooperation mit Forschungseinrichtungen im In- und Ausland werden dabei auch neue Tests entwickelt und außergewöhnliche Fragestellungen wissenschaftlich diskutiert.



Dr. rer. Nat. Petra Kühnlein ist Diplom-Biologin mit Schwerpunkt Molekularbiologie. Sie ist seit 1996 beim Labor LABOKLIN in Bad Kissingen tätig. Dort hat sie die Abteilung für Molekularbiologie mit den Bereichen Erbkrankheiten, Fellfarb- und Fellstrukturanalyse, Infektionserregerdiagnostik, DNA-Profil sowie deren Anwendungsgebieten Rassezuordnung, Identitätsnachweis, Vaterschafts- und Abstammungsgutachten aufgebaut, die sie seither leitet. Dank eigener Forschung und Vernetzung mit internationalen Forschungseinrichtungen und Universitäten wird hier eine breit gefächerte und innovative molekulare Diagnostik bei verschiedensten Tierarten einer internationalen Klientel von Tierärzten, Züchtern und Tierbesitzern offeriert.