



Investigación y Ciencia

ISSN: 1665-4412

revistaiyc@correo.uaa.mx

Universidad Autónoma de Aguascalientes

México

Rubio-Gutiérrez, Itzel Citlalli; Guevara-Chumacero, Luis Manuel
Variación en la coloración y los patrones del pelaje en los felinos
Investigación y Ciencia, vol. 25, núm. 71, mayo-agosto, 2017, pp. 94-101
Universidad Autónoma de Aguascalientes
Aguascalientes, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=67452917012>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

Variación en la coloración y los patrones del pelaje en los felinos

Variation in the colour and fur patterns in felines

Itzel Citlalli Rubio-Gutiérrez*, Luis Manuel Guevara-Chumacero*

Rubio-Gutiérrez, I. C., & Guevara-Chumacero, L. M. (2017). Variación en la coloración y los patrones del pelaje en los felinos. *Investigación y Ciencia de la Universidad Autónoma de Aguascalientes*, 25(71), 94-101.

RESUMEN

La familia Felidae, representada por 37 especies, presenta alta diversidad de patrones en su pelaje: liso, rosetas, rayas o manchas. En este trabajo se abordan diferentes aspectos de la evolución, función y variaciones en los patrones del pelaje de los felinos. La teoría más aceptada de la coloración de su pelaje asume que el patrón ancestral es un pelaje manchado. Actualmente, estos patrones se distribuyen en 22 especies con manchas, dos con rayas horizontales, dos con rayas verticales y seis presentan coloración uniforme. También presentan tonalidades atípicas como el melanismo (exceso de melanina) caracterizado por un pelaje oscuro –carácter benéfico– y el albinismo y leucismo (deficiencia de melanina) donde presentan una coloración blanca –carácter perjudicial–. Estas variaciones en el color y en los patrones del pelaje están estimuladas por la diversidad del hábitat y comportamiento, que tienen un papel importante en la comunicación, camuflaje y funciones fisiológicas de los felinos.

Palabras clave: patrones; melanismo; leucismo; albinismo; Felidae; patrón ancestral.

Keywords: patterns; melanism; leucism; albinism; Felidae; ancestral pattern.

Recibido: 7 de abril de 2016, aceptado: 20 de octubre de 2016

* Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina, C. P. 09340, Iztapalapa, México. Correo electrónico: lezi_fbep@hotmail.com; imgc@xanum.uam.mx

✉ Autor para correspondencia

ABSTRACT

The Felidae family, represented by 37 species, exhibits a variety of patterns on their fur: smooth coat, rosettes, streaks or spots. In this work, different aspects of the evolution, function and variations in pigmentation coat patterns of the felines are discussed. The most accepted theory of the coloration of their fur assumes that the ancestral pattern is a spotted coat. Currently, these are distributed in 22 species with blotchy, two with horizontal stripes, two vertical stripes and six have a uniform color. Also present atypical colorations as the melanism (melanin excess) characterized by a dark fur–beneficial character–, and the albinism and leucism (melanin deficiency) which present a white coat color–harmful character–. These variations that exist in color and coat patterns are stimulated by the diversity of habitat and behavior, having an important role in communication, camouflage and physiological functions of felines.

INTRODUCCIÓN

El pelaje es un derivado epidérmico que se considera exclusivo de la clase Mammalia, es quizás su característica más distintiva, ya que abarca una amplia variedad y patrones de coloración. Los pelajes estampados son típicos de muchos grupos de mamíferos, tales como manchas, rayas y otras marcas, que junto con el color y patrón del pelaje juegan un papel esencial en la supervivencia (Eizirik et al., 2010; Xu et al., 2013). Dentro de los mamíferos existe un grupo que presenta una variación en la tonalidad de su pelaje y muestra múltiples formas en sus patrones: los felinos. La familia Felidae, representada por 37 especies, exhibe una gran diversidad de colores y patrones de pelaje (rosetas, rayas, manchas o lisos,

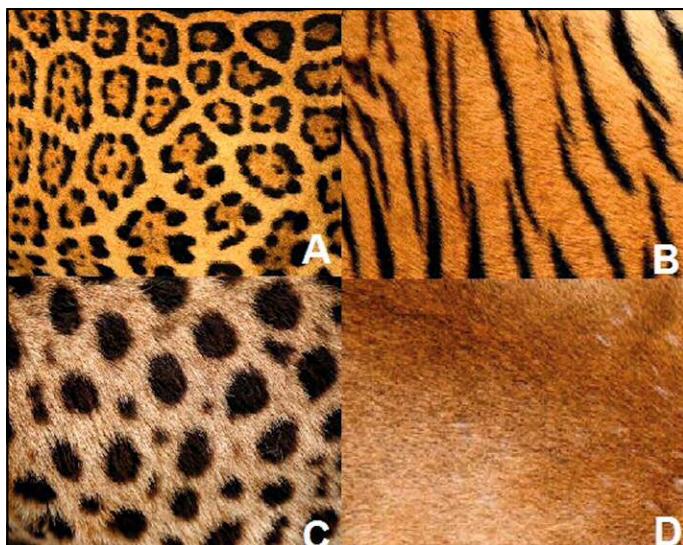


Figura 1. Patrones del pelaje que presentan los felinos: a) rosetas, b) rayas, c) manchas, d) liso.

Imagen modificada de Thüler (2002).

como se puede observar en la figura 1) (Eizirik et al., 2003; Gershony et al., 2014; Schneider et al., 2015).

Otros dos fenotipos pigmentarios característicos son el pelaje en negro (melanismo) y en blanco (leucismo y albinismo). Estas variaciones morfológicas que existen en el color del pelaje están correlacionadas con mutaciones, diversidad del hábitat y comportamiento (Allen, Cuthill, Scott Samuel, & Baddeley, 2011; Lyons, 2010; Ragni, & Possenti, 1996). El objetivo de este trabajo es dar a conocer las variaciones que existen en los patrones del pelaje dentro de la familia Felidae, describir su evolución y funciones, así como exponer las distintas coloraciones atípicas que presentan, las diferencias entre ellas, y si le brindan algún beneficio al animal.

Evolución de los patrones de coloración

La biología del desarrollo y el valor adaptativo de los patrones de pelaje de los felinos ha fascinado a los seres humanos durante muchos años, lo cual se atribuye a su gran variación y belleza. A pesar de esto, pocos estudios se han enfocado en estudiar la historia evolutiva de estos patrones. Esto puede deberse a la dificultad para atribuirlos a un mecanismo de desarrollo específico y por ser un carácter que difícilmente se fosiliza (Werdelin, & Olsson, 1997).

Una teoría sobre la evolución del patrón del pelaje en los felinos propone que el patrón ancestral es un pelaje manchado (Kitchener, Van Valkenburgh, & Yamaguchi, 2010; Thüler, 2002; Werdelin, & Olsson,

1997). El análisis de los seis patrones básicos del pelaje (motas [manchas pequeñas], rosetas, rayas verticales, pequeñas manchas, manchas y color uniforme [sin un patrón]), mediante un cladograma, demostró que las manchas son el carácter primitivo, a partir del cual los otros cinco patrones evolucionaron (figura 2) (Werdelin, & Olsson, 1997).

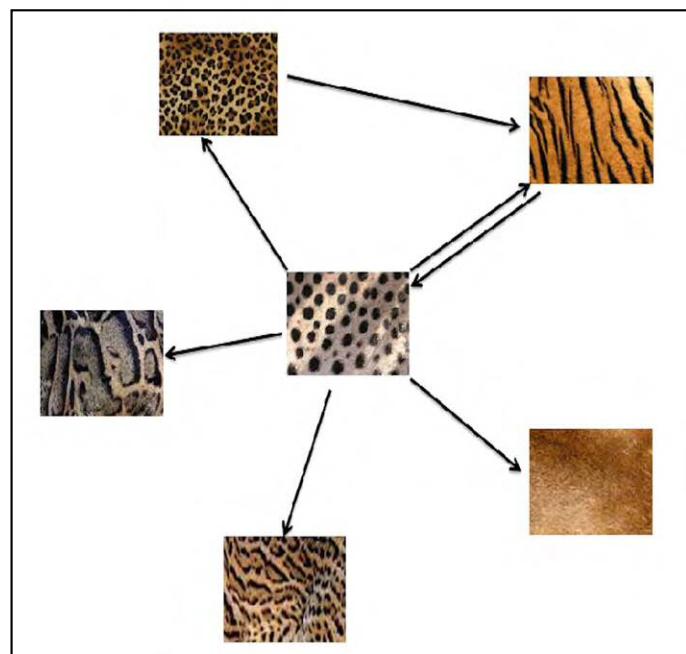


Figura 2. Origen de los patrones del pelaje a partir de un pelaje manchado.

Imagen modificada de Werdelin y Olsson (1997).

Se cree que estas grandes manchas tuvieron la tendencia de romperse, primero formando un centro más claro, después mediante la ruptura en puntos más pequeños formando rosetas y más tarde en puntos individuales (Thüler, 2002); las rayas pudieron haberse originado de cualquier etapa intermedia de éstas (Kitchener et al., 2010).

Sin embargo, Allen et al. (2011), con base en el análisis de los patrones de coloración de 35 especies de felinos, sugiere que no es posible identificar el rasgo ancestral (pelaje manchado o liso), dado que sus resultados indican que ambos tipos de caracteres surgieron y se perdieron varias veces a lo largo de la historia evolutiva de los felinos. Este tipo de resultados con hipótesis diferentes sugieren la necesidad de realizar estudios en los que se comparan los patrones de coloración de especies de felinos en relación con modelos específicos de la biología del desarrollo.

¿Las manchas en los felinos son un carácter de reconocimiento individual?

En los mamíferos la pigmentación del pelaje puede variar, ya sea que esté presente de manera uniforme en todo el cuerpo o solo en algunos pelos individuales; al variar el tipo de melanina que se produce en diferentes regiones del cuerpo, se puede obtener una amplia gama de patrones (Mills, & Patterson, 2009). Como ya se mencionó, diversos grupos de mamíferos presentan patrones típicos en su pelaje, como pelaje liso, rayas, manchas y algunas otras marcas, que tienen la función de camuflaje, advertencia, reconocimiento y elección de la pareja (Mills, & Patterson, 2009).

Dentro del grupo de los felinos, 22 especies presentan manchas, dos especies tienen rayas horizontales, dos especies rayas verticales y seis tienen una coloración uniforme (Allen et al., 2011; Gershony et al., 2014). Esta variación en el pelaje es determinada principalmente por varios genes de herencia mendeliana (e.g., Taqpep y Edn3). Eizirik et al. (2010), por su parte, identificaron que el gen Tabby produce patrones rayados/manchas (rosetas), mientras que el gen Ticked origina un pelaje con colores oscuros intercalados con bandas de colores claros (abisinio); además hipotetizaron que hay genes que modifican a Tabby para producir el patrón de manchas oscuras.

La generación de estos resultados genéticos están permitiendo el surgimiento de hipótesis que ayudan a explicar la dinámica de desarrollo de la formación del pelaje de los felinos; sin embargo, es indispensable continuar estudiando las causas mecánicas de estos procesos, dado que muchas de ellas continúan siendo un misterio.

Un aspecto interesante es el hecho de que la coloración en los felinos es individual, esto quiere decir que ningún individuo posee el mismo patrón, aunque pertenezcan a la misma especie (Flores-Zavala, 2014). Inclusive en algunas especies de felinos, entre la etapa juvenil y adulta, se presentan cambios permanentes en la coloración y/o en los patrones del pelaje; por ejemplo, Puma concolor cuando es juvenil presenta un pelaje manchado, mientras que cuando es adulto presenta una coloración uniforme (Mills, & Patterson, 2009). En los tigres, la forma y densidad de sus rayas son diferentes entre las subespecies, y dentro de cada subespecie hay un patrón único para cada individuo; este

patrón se encuentra tanto en el pelaje como en la piel desnuda (Valvert-López, 2008).

Los especialistas utilizan los patrones del pelaje para identificar a los individuos, de la misma forma que las huellas digitales son utilizadas en los humanos. Esta identificación individual se realiza por medio de la comparación de fotografías del animal, en las cuales se observan detenidamente las formas y los patrones de las manchas. Los felinos que no presentan patrones de coloración también pueden identificarse por medio de lunares en su piel y variaciones en las tonalidades de la coloración, aunque es más complicada su identificación (figura 3) (Flores-Zavala, 2014; Valvert-López, 2008). Este reconocimiento de la individualidad de los felinos permite a los científicos determinar con mayor exactitud la densidad poblacional por área geográfica, lo cual tiene implicaciones en el conocimiento de las especies a nivel ecológico, evolutivo y de conservación (Flores-Zavala, 2014).

Melanismo, leucismo y albinismo

En el grupo de los mamíferos, los fenotipos de la coloración son frecuentemente polimórficos (variantes) y pueden representar adaptaciones a las condiciones ecológicas cambiantes (Caro, 2005). Su coloración está determinada por la melanina, pigmento ubicado en la piel, el pelo y los ojos. La diversidad de la coloración se debe a los dos tipos principales de melanina: la feomelanina, que produce un color entre rojo y amarillo, y la eumelanina, que produce una coloración entre negro y marrón (Hofreiter, & Schöneberg, 2010; Idoeta, De Santis, & Braquez, 2011; Peterschmitt,



Figura 3. El león presenta un patrón de pelaje uniforme. Fotografía tomada por Itzel Citlalli Rubio-Gutiérrez.

Grain, Arnaud, Deléage, & Lambert, 2009). Un exceso o una deficiencia de la melanina puede ocasionar coloraciones atípicas como el melanismo, albinismo y leucismo. Éstas presentan una baja continuidad de ocurrencia, pero son observadas en gran número de especies de vertebrados (Bried, Fraga, Calabuig, Miranda, & Neves, 2005; Idoeta et al., 2011).

El melanismo es la pigmentación oscura expresada como exceso de melanina en el pelaje y ha sido observado en diversos grupos de mamíferos (Majerus, & Mundy, 2003; Schneider et al., 2012). En los felinos es bastante común, ya que 13 especies de las 37 existentes presentan polimorfismo para el melanismo y son conocidas comúnmente como "panteras negras" (figura 4), aunque algunas mantengan su patrón moteado, e.g. jaguar y leopardo (Baskin, 2014; Gershony et al., 2014).



Figura 4. Jaguar con pelaje melánico.
Fotografía tomada por Itzel Citlalli Rubio-Gutiérrez.

Se han descubierto dos genes asociados con esta mutación: melanocortina-1-receptor (MC1R) y proteína de señalización agouti (ASIP) (Schneider et al., 2015) que participan en el orden de producción de melanina. Las causas más comunes que inducen el melanismo en los felinos son el aumento en la función de MC1R o la pérdida de la función en ASIP (Schneider et al., 2012, 2015).

Por ejemplo, el melanismo en el gato doméstico (*Felis catus*) es heredado como un rasgo recesivo asociado con una mutación por delección de dos pares de bases (pb) en el exón 2 del gen agouti (Eizirik et al., 2003; Lightner, 2008; Majerus, & Mundy, 2003). En el caso del jaguar (*Panthera onca*) se trata de un rasgo dominante asociado a una delección en un marco de 15 pb que elimina los

aminoácidos 101 al 105 en el gen MC1R (Eizirik et al., 2003; Lightner, 2008; Majerus & Mundy, 2003). Por otra parte, el jaguarundi (*Herpailurus yaguarondi*) se caracteriza por un rasgo semidominante asociado con una delección en un marco de 24 pb que elimina los aminoácidos del 95 al 102 en el gen MC1R (Horth, 2004; Lightner, 2008).

Dichas mutaciones son favorables para grandes felinos nocturnos cuyo pelaje negro puede ayudar a mezclarse mejor con su entorno, y que los hace menos visibles a las presas. Además puede estar vinculado a mutaciones beneficiosas en el sistema inmune; algunos felinos negros son más resistentes o inmunes a retrovirus como el virus de inmunodeficiencia felina (VIF) y el virus de la leucemia felina (VLFe), que deprimen el sistema inmune y causan una variedad de enfermedades proliferativas y degenerativas (Miyazawa, 2002).

Por otra parte, la coloración del pelaje en blanco puede ser llamado de dos formas: albinismo y leucismo, y frecuentemente son confundidos (Xu et al., 2013). El primero es un trastorno congénito caracterizado por la falta de pigmento en el pelaje, la piel y los ojos (rosas o azul claro), mientras que el segundo es una particularidad genética debida a un gen recesivo que le da un color blanco al pelaje, pero el color de la piel y de los ojos se mantienen normales (Binkley, 2001; Castle, 1954; Imes, Geary, Grahn, & Lyons, 2006). En ambos casos, la coloración blanca se debe a la carencia de melanina (Binkley, 2001).

El albinismo se presenta en los gatos domésticos (*Felis catus*) y está asociado con una delección en la posición 975 del exón 2 del gen TYR, responsable de la codificación de la tirosinasa, enzima principal de la biosíntesis de melanina (Imes et al., 2006; Schmidt-Küntzel, Eizirik, O'Brien, & Menotti-Raymond, 2005). El fenotipo del gato siamés es una forma de albinismo, el cual produce pigmento solamente en las extremidades del cuerpo, creando una «máscara» oscura en la cara, las patas y la cola. Este tipo de albinismo se conoce comúnmente como apuntado o himalaya (Castle, 1954; Lyons, Imes, Rah, & Grahn, 2005).

El leucismo es el resultado de un alelo recesivo doble, como en el caso del león blanco, considerado como un raro fenotipo o una variante del color del león africano (*Panthera leo*), pero puede presentar ojos amarillos, azules o verdes (Turner, Vasicek, &



Figura 5. El pelaje blanco del tigre se debe al leucismo.
Fotografía tomada por Itzel Citlalli Rubio-Gutiérrez.

Somers, 2015). El tigre blanco, por su parte, presenta rayas de color marrón oscuro, pero su pelaje es blanco (figura 5), por lo cual es considerado como una variante rara del tigre de Bengala (*Panthera tigris tigris*), pero la presencia de eumelanina en los ojos y en el pelaje de las rayas lo caracteriza como un felino con leucismo (Larkin, 2012; Xu et al., 2013; Xu, & Luo, 2014).

Estas mutaciones son desfavorables, ya que los felinos con pelaje blanco y ojos azules presentan con mayor frecuencia degeneración del oído interno que causa sordera felina (Ryugo, & Menotti-Raymond, 2012; Strain, 2007). También son más propensos al desarrollo del carcinoma de células escamosas (cáncer de piel), que aparece sobre todo en el pabellón auricular y la nariz (Pibot, Elliott, Pibot, Biourge, & Elliott, 2009). En los gatos siameses comúnmente ocurre el estrabismo (situación anómala del globo ocular al elevar la cabeza) y nistagmo (movimiento continuo y lineal de los ojos), además las proyecciones en su retina muestran anomalías (Berman, & Cynader, 1972; Dossal, 2010; Webb, & Cullen, 2010).

Cabe señalar que se ha descubierto que algunas mutaciones de genes, que afectan los patrones de la coloración, han sido introducidas a las poblaciones salvajes vía intromisión (movimiento de genes de una especie a otra a consecuencia de un proceso de hibridación interespecífica) a partir de mamíferos domésticos, posiblemente mediante el retorno de individuos domésticos a la vida silvestre (Van Dam, 2001) o por la hibridación con sus parientes silvestres (Anderson et al., 2009), o ambas como se

explica para el gato conocido comúnmente como gineta (*Genetta genetta*) (Delibes, Mézan-Muxart, & Calzada, 2013). Cualquiera que sea la explicación de estas mutaciones en genes que influyen en cambios de los patrones de coloración, es notable la demanda de más investigaciones al respecto que incluyan exhaustivos análisis históricos, literarios y genéticos.

¿Tienen alguna función la coloración y los patrones del pelaje?

La coloración y, en mayor medida, los patrones que muestran los felinos, son intrigantes por su amplia variedad. Son estimulados por tres fuerzas evolutivas: la ocultación de los depredadores o presas (camuflaje), la comunicación interespecífica e intraespecífica, y por consideraciones fisiológicas (Caro, 2013). Estudios sobre la función de la adaptación de los patrones del pelaje indican que es probable que la función principal de esta variación sea el camuflaje (Caro, 2005; Ortolani, 1999; Ortolani, & Caro, 1996). En ese sentido, la coloración y los patrones del pelaje juegan un papel importante durante la caza del felino, al permitir que pasen desapercibidos en la vegetación, mientras se acercan sigilosamente a sus presas durante una emboscada para saltarles encima o en el acecho final (Ceballos, 2010).

Los felinos utilizan dos maneras principales de ocultarse usando su pelaje: la primera es conocida como camuflaje cripsis, donde el color general del cuerpo se asemeja a la coloración del entorno y es típico de felinos de hábitats abiertos. Por ejemplo, el pelaje del león (*Panthera leo*) le permite pasar desapercibido en el pasto seco de la sabana africana, mientras que en el puma (*Puma concolor*) su color café uniforme lo ayuda a camuflarse en una gran variedad de ambientes (Ceballos, 2010; Guillén, Martínez, Rincón, & David, 2007). La segunda se denomina coloración disruptiva, que ocurre cuando las rayas, manchas y/o motas oscuras contrastan con el color de fondo más claro, lo que ayuda a los felinos que habitan en los bosques a desaparecer en la luz moteada producida por los rayos de sol que caen a través de la vegetación (Caro, 2005; Kitchener et al., 2010).

Las especies con manchas (e.g. jaguar –*Panthera onca*–, ocelote –*Leopardus pardalis*–) (figura 6) están asociadas a una locomoción arbórea, viven en hábitats cerrados y su alimentación está basada principalmente en ungulados; las motas los ocultan

entre las sombras de la selva al interrumpir el contorno de sus cuerpos (Ceballos, 2010; Sunquist, & Sunquist, 2002). Las especies con rayas verticales se asocian a una locomoción terrestre y habitan principalmente en pastizales (Caro, 2005; Stankowich, & Coss, 2007), por ejemplo, el tigre (*Panthera tigris*), que usa las rayas como camuflaje para esconderse de su presa y pasa desapercibido en la vegetación iluminada por los rayos de luz que lo manchan de grandes sombras irregulares (Valvert-López, 2008). Hay felinos que viven en las montañas y tienen el pelaje de color claro o grisáceo como el leopardo de las nieves (*Panthera uncia*) (Sunquist, & Sunquist, 2002), que se alimenta principalmente de aves y de carnívoros medianos y pequeños (Lyngdoh et al., 2014).

Los resultados arrojan luz sobre la carrera de armamentos evolutivos adquiridos por los felinos para camuflaje y caza; sin embargo, es indispensable estudiar las capacidades adquiridas de la presa para reconocer lo antes posible a los depredadores por sus patrones de camuflaje. Como se mencionó, la coloración y los patrones de pelaje también tienen un papel importante en la comunicación visual de los felinos. El lince (*Lynx sp.*) y el caracal (*Caracal caracal*) acentúan los mechones largos y oscuros de las orejas cuando hay una señalización visual; el caracal, en particular, utiliza sus orejas a manera de semáforo como un medio de comunicación intraespecífica (Kitchener et al., 2010).

En las especies que carecen de mechones en las orejas, pero que tienen colas largas anilladas con prominentes puntas negras y blancas (e.g., el gato montés europeo), la cola se utiliza en posición vertical como saludo, lo que hace hincapié en su coloración contrastante. Estos felinos tienen actividades diurnas, locomoción terrestre, cuerpo pequeño y se alimentan de pequeños mamíferos y ungulados. En cambio, los que poseen colas con puntas blancas habitan en pastizales y se alimentan de pequeños mamíferos y aves. Se ha sugerido que las manchas de las orejas y colas con puntas blancas u oscuras pueden funcionar como señales o indicadores para que los cachorros sigan a sus madres en las hierbas altas o hábitats cerrados (Kitchener et al., 2010; Sunquist, & Sunquist, 2002).

Algunos felinos pueden presentar una coloración melánica (formas oscuras) que puede mejorar el camuflaje cripsis porque al vivir en un tipo de vegetación donde hay poca iluminación,



Figura 6. Jaguar presentando coloración disruptiva. Fotografía tomada por Itzel Citlalli Rubio-Gutiérrez.

adquieren una coloración oscura uniforme más críptica que los de coloración disruptiva. Por ello, el melanismo es más frecuente en gatos de bosques tropicales (Kitchener et al., 2010), con actividades nocturnas y hábitos terrestres y arbóreos (Allen et al., 2011). Por el contrario, los felinos que en estado salvaje presentan leucismo (formas blancas) no sobreviven por mucho tiempo, ya que su coloración no los beneficia al momento de camuflarse cuando son cachorros y tampoco al cazar, de manera efectiva, cuando son adultos (Guillén, Martínez, Rincón, & David, 2010).

La última hipótesis relativa a la coloración en mamíferos se refiere a las funciones fisiológicas que están implicadas en la regulación de la temperatura corporal mediante la reflexión o absorción de radiación o proporcionando una superficie que mejora o reduce la evaporación, con el fin de reducir el deslumbramiento del sol. Este aspecto es muy variable dependiendo de las propiedades físicas de los folículos pilosos. De manera general, en los felinos, al igual que en artiodáctilos y otros carnívoros, se obedece a la regla de Gloger, ya que el pelaje oscuro suele estar asociado con especies que habitan en los trópicos, posiblemente para mantener al animal seco a través de una mayor evaporación de las superficies calientes (Caro, 2005). Por otro lado, los ojos oscuros se encuentran en las especies crepusculares y ribereñas, lo que sugiere contrarrestar el deslumbramiento cuando el sol es horizontal o reflejado en el agua (Ortolani, 1999); aunque hay pruebas de correlación razonablemente fuertes para reforzar la idea de una función fisiológica adaptativa para la pigmentación de los mamíferos, sus mecanismos precisos permanecen nebulizados.

CONCLUSIONES

Los felinos son animales admirados, entre otras particularidades, por su elegancia y por la variedad en sus patrones de coloración; sin embargo, la investigación de este aspecto había permanecido inactiva por casi un siglo. Recientemente, con ayuda de métodos modernos (i.e., análisis filogenéticos, expresión genética) se ha revivido el tema, se han aportado nuevas hipótesis sobre el origen, la función

y variación de los patrones de color. No obstante, es evidente la necesidad de continuar estudiando frentes prioritarios, como la comprensión del vínculo entre genotipo (inclusive a nivel genómico) y fenotipo, que podría aclarar los mecanismos de la variación fenotípica dentro de las poblaciones y cómo aquéllos afectan los patrones de cambio evolutivo. La identificación de estos mecanismos permitirá la generación de importantes hipótesis, no únicamente del aspecto funcional, sino del origen, proceso de divergencia poblacional y especiación.

REFERENCIAS

- Allen, W. L., Cuthill, I. C., Scott-Samuel, N. E., & Baddeley, R. (2011). Why the leopard got its spots: relating pattern development to ecology in felids. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 278, 1373-1380.
- Anderson, T. M., Vonholdt, B. M., Candille, S. I., Musiani, M., Greco, C., Stahler, D. R., ... Barsh, G. S. (2009). Molecular and evolutionary history of melanism in North American gray wolves. *Science*, 323, 1339-1343.
- Baskin, C. (2014). *Black Panthers Fact or Myth*. Tampa, FL: Big Cat Rescue. Recuperado el 25 de noviembre de 2015, de <https://bigcatrescue.org/wp-content/uploads/2014/02/BlackPanthers.pdf>
- Berman, N., & Cynader, M. (1972). Comparison of receptive-field organization of the superior colliculus in Siamese and normal cats. *The Journal of Physiology*, 224(2), 363-389.
- Binkley, S. K. (2001). Color on, color off. *Minnesota Conservation Volunteer*, nov-dec, 29-38.
- Bried, J., Fraga, H., Calabuig-Miranda, P., & Neves, V. C. (2005). First two cases of melanism in Cory's Shearwater *Calonectris diomedea*. *Marine Ornithology*, 33, 19-22.
- Caro, T. (2005). The adaptive significance of coloration in mammals. *Bioscience*, 55(2), 125-136.
- _____ (2013). The colours of extant mammals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24(6), 542-552.
- Castle, W. E. (1954). Coat color inheritance in horses and in other mammals. *Genetics*, 39(1), 35-44.
- Ceballos, G. (2010). *Los Felinos de América*. Cazadores sorprendentes (303 pp.). D. F., México: TELMEX.
- Delibes, M., Mézan-Muxart, V., & Calzada, J. (2013). Albino and melanistic genets (*Genetta genetta*) in Europe. *Acta Theriologica*, 58(1), 95-99.
- Dossal, M. F. (2010). Síndrome vestibular felino. *Argos: Informativo veterinario*, 120, 48-50.
- Eizirik, E., David, V. A., Buckley-Beason, V., Roelke, M. E., Schäffer, A. A., Hannah, S. S., ... Menotti-Raymond, M. (2010). Defining and mapping mammalian coat pattern genes: multiple genomic regions implicated in domestic cat stripes and spots. *Genetics*, 184(1), 267-275.
- Eizirik, E., Yuhki, N., Johnson, W. E., Menotti-Raymond, M., Hannah, S. S., & O'Brien, S. J. (2003). Molecular genetics and evolution of melanism in the cat family. *Current Biology*, 13(5), 448-453.
- Flores-Zavala, L. D. (2014). Los mexicanos más buscados de la naturaleza. *Saber Más: Revista de divulgación de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo*, 14, 6-9.
- Gershony, L. C., Penedo, M. C. T., Davis, B. W., Murphy, W. J., Helps, C. R., & Lyons, L. A. (2014). Who's behind that mask and cape? The Asian leopard cat's Agouti (ASIP) allele likely affects coat colour phenotype in the Bengal cat breed. *Animal genetics*, 45(6), 893-897.
- Guillén, R., Martínez, E., Rincón, D., & David, K. (2007). Mimetismo y camuflaje ni es lo mismo ni es igual. *Planeta zoo*, 3(10). Recuperado de http://www.zoobaq.org/planetazoo/index.php?id=11&id_cat=3&id_cont=137
- _____ (2010). Los reyes de la sabana. *Planeta zoo*, 6(17). Recuperado de http://www.zoobaq.org/planetazoo/index.php?id=18&id_cat=100&id_cont=228
- Hofreiter, M., & Schöneberg, T. (2010). The genetic and evolutionary basis of colour variation in vertebrates. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 67(15), 2591-2603.
- Horth, L. (2004). Melanism and Melanocortin-1 Receptor Mutations in Vertebrate. *Proceedings-indian national science academy*, 70(5/6), 499-515.
- Idoeta, F. M., De Santis, L. J. M., & Braquez, R. M. (2011). Leucismo en *Eptesicus furinalis* (d'Orbigny y Gervais, 1847) (Chiroptera: Vespertilionidae) en la provincia de Corrientes, Argentina. *Chiroptera Neotropical*, 17(2), 985-988.
- Imes, D. L., Geary, L. A., Grahn, R. A., & Lyons, L. A. (2006). Albinism in the domestic cat (*Felis catus*) is associated with a tyrosinase (TYR) mutation. *Animal genetics*, 37(2), 175-178.

- Kitchener, A. C., Van Valkenburgh, B., & Yamaguchi, N. (2010). Felid form and function. En *Biology and conservation of wild felids* (762 pp.). Oxford, England: Oxford University Press.
- Larkin, E. (2012). *Investigation of genes associated with the white coat color in tigers* (Undergraduate Research Thesis). College Station, TX: Texas A & M University.
- Lightner, J. K. (2008). Genetics of coat color I: The melanocortin 1 receptor (MC1R). *Answers Research Journal*, 1, 109-116.
- Lyngdoh, S., Shrotriya, S., Goyal, S. P., Clements, H., Hayward, M. W., & Habib, B. (2014). Prey preferences of the snow leopard (*Panthera uncia*): regional diet specificity holds global significance for conservation. *PLoS one*, 9(2), 1-11.
- Lyons, L. A. (2010). Feline genetics: clinical applications and genetic testing. *Topics in companion animal medicine*, 25(4), 203-212.
- _____, Imes, D. L., Rah, H. C., & Grahn, R. A. (2005). Tyrosinase mutations associated with Siamese and Burmese patterns in the domestic cat (*Felis catus*). *Animal genetics*, 36(2), 119-126.
- Majerus, M. E., & Mundy, N. I. (2003). Mammalian melanism: natural selection in black and white. *Trends in Genetics*, 19(11), 585-588.
- Mills, M. G., & Patterson, L. B. (2009). Not just black and white: pigment pattern development and evolution in vertebrates. In *Seminars in cell & developmental biology*, 20(1), 72-81.
- Miyazawa, T. (2002). Infections of feline leukemia virus and feline immunodeficiency virus. *Frontiers in Bioscience*, 7, 504-518.
- Ortolani, A. (1999). Spots, stripes, tail tips and dark eyes: predicting the function of carnivore colour patterns using the comparative method. *Biological Journal of the Linnean Society*, 67(4), 433-476.
- _____, & Caro, T. M. (1996). The adaptive significance of color patterns in carnivores: phylogenetic tests of classic hypotheses. *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, 2, 132-188.
- Peterschmitt, M., Grain, F., Arnaud, B., Deléage, G., & Lambert, V. (2009). Mutation in the melanocortin 1 receptor is associated with amber colour in the Norwegian Forest Cat. *Animal genetics*, 40(4), 547-552.
- Pibot, P., Elliott, V., Pibot, D., Biourge, V., & Elliott, D. (2009). *Enciclopedia de la nutrición clínica felina* (517 pp.). US: Royal Canin.
- Ragni, B., & Possenti, M. (1996). Variability of coat-colour and markings system in *Felis silvestris*. *Italian Journal of Zoology*, 63(3), 285-292.
- Ryugo, D. K., & Menotti-Raymond, M. (2012). Feline deafness. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice*, 42(6), 1179-1207.
- Schmidt-Küntzel, A., Eizirik, E., O'Brien, S. J., & Menotti-Raymond, M. (2005). Tyrosinase and tyrosinase related protein 1 alleles specify domestic cat coat color phenotypes of the albino and brown loci. *Journal of Heredity*, 96(4), 289-301.
- Schneider, A., David, V. A., Johnson, W. E., O'Brien, S. J., Barsh, G. S., Menotti-Raymond, M., & Eizirik, E. (2012). How the leopard hides its spots: ASIP mutations and melanism in wild cats. *PLoS one*, 7(12), 1-7.
- Schneider, A., Henegar, C., Day, K., Absher, D., Napolitano, C., Silveira, L., ... Eizirik, E. (2015). Recurrent Evolution of Melanism in South American Felids. *PLoS Genetics*, 11(2), 1-19.
- Stankowich, T., & Coss, R. G. (2007). The re-emergence of felid camouflage with the decay of predator recognition in deer under relaxed selection. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1607), 175-182.
- Strain, G. M. (2007). Deafness in blue-eyed white cats: the uphill road to solving polygenic disorders. *The Veterinary Journal*, 173(3), 471-472.
- Sunquist, M., & Sunquist, F. (2002). *Wild cats of the world* (443 pp.). US: University of Chicago Press.
- Thüler, K. (2002). *Spatial and temporal distribution of coat patterns of Eurasian Lynx (Lynx lynx) in two re-introduced populations in Switzerland* (35 pp.). KORA (Bericht 13 e).
- Turner, J. A., Vasicek, C. A., & Somers, M. J. (2015). Effects of a colour variant on hunting ability: the white lion in South Africa. *Open Science Repository Biology*, Online (open-access), e45011830. doi: 10.7392/openaccess.45011830
- Valvert-López, R. A. (2008). *"El Tigre" Señor de la Selva* (30 pp.). Guatemala.
- Van Dam, P. J. E. M. (2001). Status loss due to ecological success. *Landscape change and the spread of the rabbit. Innovation*, 2(14), 157-171.
- Webb, A. A., & Cullen, C. L. (2010). Coat color and coat color pattern-related neurologic and neuro-ophthalmic diseases. *The Canadian Veterinary Journal*, 51(6), 653-657.
- Werdelin, L., & Olsson, L. (1997). How the leopard got its spots: a phylogenetic view of the evolution of felid coat patterns. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62(3), 383-400.
- Xu, X., Dong, G. X., Hu, X. S., Miao, L., Zhang, X. L., Zhang, D. L., ... Luo, S. J. (2013). The genetic basis of white tigers. *Current Biology*, 23(11), 1031-1035.
- Xu, X., & Luo, S. J. (2014). How the white tiger lost its color, but kept its stripes. *Science China. Life Sciences*, 57(10), 1041-1043.