

В.С.Махнач, кандидат сельскохозяйственных наук,

Белорусская зональная опытная станция по птицеводству

УДК 636.52/58.082.12

Эффект дозы гена **K** и его экспрессия у цыплят

В статье рассматривается эффект дозы гена **K** (медленной оперяемости) и его экспрессия у цыплят белый леггорн. Установлено влияние дозы гена **K** на тип оперения суточных цыплят. У петушков с двумя дозами гена **K** преобладал ($q = 0,77$) тип оперения **a** (маховые перья первого порядка короче кроющих перьев). У гетерозиготных петушков с генотипом **K** - **k** преобладал ($q = 0,88$) тип оперения **b** (кроющие и маховые перья одинаковой длины). У курочек, имеющих одну дозу гена **K**, оба типа оперения встречаются с одинаковой частотой.

Установлена зависимость экспрессии гена **K** и его рецессивного аллеля **k** от возраста и пола цыпленка. У 12-дневных цыплят ген **K** имел неполное доминирова-

The article is about the effect of the gene **K**'s dose (early feathering) and its expression in white Leghorn chickens. Gene **K**'s influence on the plumage type of one-day chickens is established. The plumage type **a** (first order flap feathering is shorter than cover feathering) prevailed ($q=0,77$) in cock chickens with a double dose of the gene **K**. The plumage type **b** (cover and flap feathering are of the same length) prevailed ($q=0,88$) in heterozygous cocks with genes **K** - **k**. Both types of plumage have the same frequency in hen chickens with one dose of the gene **K**.

The dependence of the gene **K**'s expression and its recessive allele **k** on chickens' age and sex is established. The gene **K** had in complete dominance (-19,2%) over its

ние (-19,2%) над его аллелем *k*. У 20-дневных цыплят уже ген *K* имел преимущественное влияние на рост пера (24%), а к 70-дневному возрасту влияние гена *K* на линьку цыплят опять было более сильным (-33,8%), чем *k*. У курочек экспрессия гена *K* была ниже, чем у петушков, на 44,6% в 12-дневном, на 59% в 20-дневном и одинаковой в 70-дневном возрасте. Экспрессия гена *k* у курочек была выше, чем у петушков, на 100% в 12-дневном, на 80% в 20-дневном и на 177,2% в 70-дневном возрасте.

Скорость роста пера у кур детерминирована множеством генетических и средовых факторов, каждый из которых обладает в основном небольшим влиянием, но их суммарный эффект может быть значительным.

Серебровский А.С. с сотрудниками [1, 2] описали сцепленные с полом ген *K* — медленной оперяемости и его аллель *k* — быстрой оперяемости. Фенотипическое проявление гена *K* выражается в замедленном росте оперения. У суточных цыплят маховые перья первого порядка по длине равны или короче кроющих перьев, тогда как при наличии гена *k* маховые перья на 2-4 мм длиннее кроющих. У цыплят с геном *K* на 10-15 дней позже наступает ювенальная линька [3].

Исторически сложились породы кур быстрооперяющиеся и медленнооперяющиеся. К первым относятся леггорны, минорки, а ко второй группе — тяжелые породы азиатского происхождения: кохинхины, брама и их производные.

Оценив практическую выгоду сцепленных с полом генов скорости оперяемости, как маркерных признаков пола, эти гены стали вводить во все используемые в промышленном птицеводстве породы кур с целью создания аутосексных гибридов.

Уорен [4], а затем Хат и Джонес [5] описали аутосомные рецессивные мутации, влияющие на рост пера у цыплят. Если ген *T* обеспечивает нормальный рост пера, то его аллели *t*¹ и *t* — замедляют. У суточных цыплят с аллелями *t*¹ отсутствуют три маховых пера первого порядка, а с аллелем *t* — маховые перья второго порядка.

Образование и рост перьев зависят и от эндокринных факторов и, в частности, от половых гормонов. Так, у самок ювенальные перья вырастают быстрее и линька протекает более интенсивнее по сравнению с самцами.

Скорость роста пера зависит от условий кормления и содержания птицы. Скармливание кормов с повышенным содержанием серосодержащих аминокислот [6], добавление в корм тироидина [7], вырашивание цыплят при пониженных температурах [8] способствовали более быстрому росту пера.

Локализация гена *K* в половой хромосоме *Z* вызывает теоретический и практический интерес с точки зрения выявления эффекта дозы гена в фенотипическом его проявлении.

У млекопитающих компенсация дозы гена достигается посредством инактивации одной из половых хромосом у самцов. У птиц предполагается несколько иной механизм. Эффект компенсации дозы гена обеспечивается активизацией единственной половой хромосомы *Z* у гетерогаметного пола — самок [9].

allele in 12-days chickens. In 20-days chickens the gene k had predominant influence on feathering growth (24%), but by the age of 70 days the gene K's influence on molting of chickens was been stronger (-33,8%), than k again. The gene K's expression was lower in hens than in cocks by 44,6% in 12-days age, per 59% in 20-days age, but in 70-days age. The expression of the gene k was higher in hens than in cocks per 100% in 12-days, per 80% in 20-days age and per 177,2% in 70-days age.

У кур имеются гены, суммарное действие которых проявляется достаточно четко. Так, ген *B* (сцепленная с полом полосатость оперения) ритмично, через равные промежутки времени, ограничивает отложение меланина при росте пера. У петухов серой калифорнийской породы вследствие двух доз гена *B* светлые полосы в два раза шире, чем у курочек, имеющих одну дозу этого гена.

В данной работе на материале кур породы белый леггорн приводятся результаты исследований по влиянию дозы гена *K* на скорость роста пера.

Схема и метод исследований

Исследования проводились на быстрооперяющейся линии 3-2(7) с геном *k*, медленнооперяющейся линии *M* с геном *K* и гибридах *Mx3-2(7)*. Гибридные курочки имели генотип *kw* и по фенотипу были быстрооперяющимися, петушки *Kk* по фенотипу — медленнооперяющимися.

У суточных цыплят определяли тип оперения по соотносительному развитию маховых и кроющих перьев. К быстрому типу (генотип *kk*, *kw*) были отнесены цыплята, у которых маховые перья были длиннее кроющих более чем на 2 мм, к медленному типу оперения (генотипы *KK*, *Kk*, *Kw*) — цыплята с маховыми перьями по длине короче или равные кроющим перьям. Медленнооперяющиеся цыплята были разделены на две подгруппы:

- а) цыплята с маховыми перьями короче кроющих;
- б) цыплята с маховыми и кроющими перьями одинаковой длины.

В зависимости от принадлежности цыплят к линии, полу были сформированы следующие группы (по 100 голов цыплят):

- 1 — медленнооперяющиеся петушки линии *M* с генотипом *KK*;
- 2 — медленнооперяющиеся курочки линии *M* с генотипом *Kw*;
- 3 — быстрооперяющиеся петушки линии 3-2(7) с генотипом *kk*;
- 4 — быстрооперяющиеся курочки линии 3-2(7) с генотипом *kw*;
- 5 — медленнооперяющиеся гибридные петушки *Mx3-2(7)* с генотипом *Kk*;
- 6 — медленнооперяющиеся гибридные курочки *Mx3-2(7)* с генотипом *Kw*;

В 12- и 20-дневном возрасте у цыплят измеряли длину маховых перьев первого порядка, в 70 дней — определяли процент ювенальной линьки по числу сменившихся маховых перьев.

Яйцо для инкубации отбиралось от одновозрастной птицы и калибровалось по массе. Всех цыплят

Таблица 1. Частоты (q) встречаемости подтипов a и б оперения у медленнооперяющихся суточных цыплят

Линия	Петушки			Курочки		
	гено-тип	a	б	гено-тип	a	б
гибрид						
М	KK	0,77	0,23	Kw	0,54	0,46
Мх3-2(7)	Kk	0,12	0,88	Kw	0,49	0,51

выращивали в одном помещении в стандартных условиях кормления и содержания.

Результаты исследований

Медленнооперяющиеся суточные цыплята по соотношению длины маховых и кроющих перьев распределились следующим образом (табл.1)

Как видно из данных таблицы 1, у петушков линии М, имеющих две дозы гена K, преобладал подтип оперения a ($P = 0,999$), у гибридных петушков Мх3-2(7), имеющих по одной дозе гена K и k, — тип оперения б ($P = 0,999$). В то же время у курочек с одной дозой гена K подтипы a и б встречались примерно с одинаковой частотой.

Данные измерений длины маховых перьев у цыплят в 12-, 20-дневном возрасте, среднее число сменившихся перьев в период ювенальной линьки к 70-дневному возрасту приведены в таблице 2.

Таблица 2. Показатели роста пера у 12- и 20-дневных цыплят и ювенальной линьки в 70-дневном возрасте

Линия	Пол	Гено-тип оперения	№ группы	Длина маховых перьев первого порядка М±т (см) в возрасте, дней		Относительный прирост пера за 8 дней, %	Число сменившихся маховых перьев первого порядка
				12	20		
М	петушки	KK	1	4,06±0,09	7,17±0,08	76,6	2,10±0,06
-/-	курочки	Kw	2	4,62±0,08	7,61±0,07	64,7	3,17±0,09
3-2(7)	петушки	kk	3	6,66±0,03	8,84±0,04	32,9	4,31±0,05
-/-	курочки	kw	4	6,60±0,03	8,68±0,03	31,5	5,16±0,05
Мх3-2(7)	петушки	Kk	5	5,11±0,03	8,20±0,03	60,3	2,49±0,06
-/-	курочки	Kw	6	4,66±0,05	7,61±0,05	65,4	3,03±0,06

Таблица 3. Различия в длине пера у 12- и 20-дневных цыплят (см) и ювенальной линьки в 70-дневном возрасте

Группы	Возраст, дней	Группы цыплят				
		2	3	4	5	6
1	12	-0,56***	-2,6***	-2,54***	-1,05***	-0,6***
	20	-0,45***	-1,67***	-1,51***	-1,03***	-0,54***
	70	-1,07***	-2,21***	-3,06***	-0,39***	-0,93***
2	12		-2,04***	-1,98***	-0,49***	-
	20		-1,23***	-1,07***	-0,59***	-
	70		-1,14***	-1,99***	-0,68***	-
3	12			-	1,55***	2,0***
	20			0,16***	0,64***	1,13***
	70			-0,85***	1,82***	1,28***
4	12				1,49***	1,94***
	20				0,48***	0,97***
	70				2,67***	2,13***
5	12					0,45***
	20					0,48***
	70					0,54***

Примечание: *** — $P = 0,999$

Из данных таблицы 2 видно, что между группами одновозрастных цыплят имеются достоверные различия в длине пера, числе сменившихся маховых перьев в период ювенальной линьки.

Сведения о величине этих различий приведены в таблице 3.

Рассмотрим действие генов K и k в соответствии с моделью, описанной П.Ф. Рокицким для моногибридного расщепления [10]. Если принять за нуль Kk, тогда генотипическая ценность kk будет выражаться $+a$, для KK — величиной $-a$. Вся генетическая вариация будет определяться разницей между kk и KK. Она равна $2a$. В нашем случае ген K доминирует над k. Величиной « d » обозначим разницу между конкретным значением Kk и нулем, если бы Kk находилось точно посередине между KK и kk. Тогда при отсутствии доминирования $d = 0$, при полном доминировании $d \neq a$, но $a > d$. При полном доминировании $d = a$. Степень доминирования выразим в процентном отношении.

Рассчитаем конкретные значения a и d для 12-дневных петушков согласно приведенной модели:

$$a = (6,66 - 4,06) : 2 = 1,3 \text{ см};$$

$$d = 5,11 - (6,66 + 4,06) : 2 = -0,25 \text{ см}.$$

Степень доминирования гена K над k составляет: $-0,25 : 1,3 \times 100 = -19,2\%$.

Замена одного гена K (одной дозы) в генотипе петушков (Kk) на ген k увеличивает длину пера с учетом доминирования на 1,05 см ($a - d = 1,3 \text{ см} - 0,25 \text{ см}$), т.е. мы имеем дело с аддитивным действием генов. У курочек складывается несколько иная картина. Согласно использованной модели, вся генетическая вариация у них определяется разницей между K и k и равна a_1 . В этом случае величину a_1 можно рассчитать, сопоставив длину пера у курочек четвертой группы (kw) со средним значением длины пера второй, шестой групп (Kw): $a_1 = 6,60 - (4,62 + 4,66) : 2 = 1,96 \text{ см}$, т.е. $a_1 > a$ на 0,26 см.

Следует определить за счет каких факторов измени-

лась величина \underline{a} , у курочек. Сравним среднее значение длины пера у курочек второй, шестой групп (генотип \underline{Kw}) с длиной пера у петушков первой группы (\underline{KK}). Курочки имеют одну дозу гена \underline{K} и соответственно на $(0,56 + 0,6): 2 = 0,58$ см более длинные маховые перья, чем петушки, имеющие двойную дозу гена \underline{K} . Однако это ниже ожидаемого значения \underline{a} , которое мы определили для петушков — 1,3 см. Экспрессия гена \underline{K} снизилась на: $0,58: 1,3 \times 100 = 44,6\%$.

Длина пера у петушков \underline{kk} (3-я группа) и курочек \underline{kw} (4-я группа) существенно не отличалась. Этому следует предположить наличие двух причин. Первая — ген \underline{k} не обладает аддитивным действием, вторая — наличие у курочек механизма усиления экспрессии гена \underline{k} под влиянием половых гормонов. Но, так как при рассмотрении роста пера у петушков мы исходили из гипотезы аддитивного действия генов \underline{KK} , \underline{Kk} , \underline{kk} и эта гипотеза подтвердилась, то это свидетельствует, что у курочек мы имеем усиление экспрессии гена \underline{k} на величину, равную \underline{a} (1,3 см), или степень повышения экспрессии гена составляет 100%.

Рассмотрим, как изменилась длина пера у 20-дневных цыплят. Относительный прирост длины маховых перьев за 8 дней был в 2 раза выше у медленнооперяющихся цыплят, чем у быстрооперяющихся (табл.). Замедление роста пера у последних связано с окончанием процессов его формирования. Как и у 12-дневных цыплят сохранились достоверные различия по длине пера между цыплятами различных генотипов. Обращает внимание наличие достоверной разницы в длине пера у петушков с генотипом \underline{kk} , а курочек — \underline{kw} (3-я и 4-я группы), хотя у 12-дневных цыплят такой разницы не наблюдалось.

По аналогии как и для 12-дневных цыплят рассчитаем генотипическую ценность \underline{KK} и \underline{Kk} у 20-дневных петушков:

$$\underline{a} = (8,84 - 7,17): 2 = 0,83 \text{ см};$$

$$\underline{d} = 8,2 - (8,84 + 7,17): 2 = 0,2 \text{ см}.$$

В 20-дневном возрасте у петушков уже ген \underline{k} имел небольшое преимущество во влиянии на рост пера по сравнению с \underline{K} , которое составило 24% $(0,2: 0,83 \times 100 = 24\%)$.

У 20-дневных курочек величина \underline{a} , была: $8,68 - (7,61 + 7,71): 2 = 1,025$ см.

Разница между генотипами \underline{KK} у петушков и \underline{Kw} у курочек составила 0,49 см. Экспрессия гена \underline{K} у курочек под влиянием половых гормонов снизилась на: $0,49: 0,83 \times 100 = 59\%$. В то же время экспрессия гена \underline{k} возросла у курочек на $(0,83 - 0,16): 0,83 \times 100 = 80,7\%$. Отметим, что в 12-дневном возрасте она была выше у курочек, чем у петушков, на 100%.

Рассмотрим влияние аллелей \underline{K} и \underline{k} на ювенальную линьку цыплят (табл. 2). Генотипическая ценность \underline{KK} и \underline{kk} у 70-дневных петушков по числу сменяющихся перьев составляет: $\underline{a} = (4,31 - 2,1): 2 = 1,1$ п.

$$\text{Доминирование } \underline{K} \text{ над } \underline{k}: \underline{d} = 2,49 - (4,31 + 2,1): 2 = -0,71 \text{ п}.$$

$$\text{Степень доминирования: } -0,71: 2,1 \times 100 = -33,8\%.$$

В генотипе \underline{KK} замена гена \underline{K} на \underline{k} увеличивает число сменяющихся перьев в среднем на 0,39 п. $(1,1 - 0,71)$.

$$\text{У курочек величина } \underline{a}, \text{ была: } 5,16 - (3,17 + 3,03): 2 = 2,06 \text{ п}.$$

Разница между генотипами \underline{KK} у петушков и \underline{Kw} у

курочек составила 1,07 п. и близка по значению к величине \underline{a} у петушков ($\underline{a} = 1,1$ п.), т.е. экспрессия гена \underline{K} не изменилась.

У курочек с генотипом \underline{kw} линька протекала более интенсивнее, чем у петушков, имеющих две дозы гена (\underline{kk}). Рассчитаем величину возрастания экспрессии гена \underline{K} у курочек по сравнению с петушками: $(1,1 + 0,85): 1,1 \times 100 = 177,2\%$.

Выводы

1. Доза гена \underline{K} определяет тип оперения суточных цыплят. У петушков с двумя дозами гена \underline{K} преобладал ($\underline{q} = 0,77$) тип оперения \underline{a} (маховые перья первого порядка короче кроющих). У гетерозиготных петушков с одной дозой гена \underline{K} и его аллелем \underline{k} преобладал ($\underline{q} = 0,88$) тип оперения \underline{b} (кроющие и маховые перья одинаковой длины). У курочек, имеющих одну дозу гена \underline{K} , оба типа встречаются с одинаковой частотой.

2. Установлена зависимость экспрессии гена \underline{K} и \underline{k} от возраста цыплят. Так, у 12-дневных цыплят ген \underline{K} имел неполное доминирование ($-19,2\%$) над его аллелем \underline{k} . У 20-дневных цыплят уже ген \underline{k} имел преимущественное влияние на рост пера (24%), а к 70-дневному возрасту влияние гена \underline{K} на ювенальную линьку опять было более сильным ($-33,8\%$), чем \underline{k} .

3. Экспрессия генов \underline{K} и \underline{k} зависит от пола цыплят. У курочек экспрессия гена \underline{K} была ниже, чем у петушков, на 44,6% в 12-дневном, на 59% в 20-дневном и одинаковой в 70-дневном возрасте. Экспрессия гена \underline{k} у курочек была выше, чем у петушков, на 100% в 12-дневном, на 80,7% в 20-дневном и на 177,2% в 70-дневном возрасте.

Литература

- Serebrovsky A.S. Crossing — over involving free sex linked genes of chickens.// *Ammer.naturalist.* — 1922, — V.56, — P.571-572.
- Сахарова Л.Н. Генетика скорости оперения кур// Генетика домашней курицы. — Москва. — 1926, — С. 77-87.
- Гергель Л.Д., Махнач В.С., Свиридова С.Н. Новые высокопродуктивные кроссы кур.— Минск, 1984. — 61с.
- Warren D.C. Retarded feathering in the fowl// *Heredity.*—1933. —V.24. —P. 430-434.
- Jones D., Hutt F. Multiple alleles affecting feathering in the fowl// *J.Heredity.*—1946. —V.37. —P.197-205.
- Махнач В.С. с соавт. Уплыў узроўню метыяніну ў рацыёне маладняка на прадуктыўнасць курэй// *Весті акадэміі навук БССР.* —1985. —№ 4. —С.98-103.
- Махнач В.С., Артемьева Н.И. Предпосылки компенсации отрицательного действия гена \underline{K} в постэмбриональный период кур// Тезисы докладов V съезда Белорусского общества генетиков и селекционеров. Ч. 2, Горки, 1986. —с.16.
- Алексиевич Л.А. Шевченко Л.П. Регуляция экспрессии гена замедленной оперяемости цыплят в раннем постэмбриональном (постнатальном) периоде// Тезисы V съезда ВОГИС им. Вавилова. Т. 3. - Москва, 1987.— С.85.
- Коган З.М. Признаки экстерьера и интерьера у кур (генетика и хоз. значение) — Новосибирск: Наука. Сиб. отделение, 1979. 298 с.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику: Учебное пособие: Минск: Выш. школа, 1974. — 448 с.