

УДК 636.082

UDC 636.082

06.02.00 Ветеринария и Зоотехния

Veterinary and Zootechnics

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ГЕНОВ ОКРАСКИ
ОПЕРЕНИЯ У КУР (ОБЗОР)****PLUMAGE COLOR GENE INTERACTION IN
CHICKENS (REVIEW)**

Макарова Александра Владимировна
научный сотрудник,
admiralmak@mail.ru

Makarova Aleksandra Vladimirovna
research worker
admiralmak@mail.ru

Вахрамеев Анатолий Борисович
старший научный сотрудник
РИНЦ SPIN-код: 6810-7339
ab_poultry@mail.ru

Vakhrameev Anatoliy Borisovich
senior research worker
SPIN-code: 6810-7339
ab_poultry@mail.ru

Митрофанова Ольга Викторовна
к. б. н., старший научный сотрудник
РИНЦ SPIN-код: 4378-9500
mo1969@mail.ru

Mitrofanova Olga Viktorovna
Cand.Biol.Sci., senior research worker
SPIN-code=4378-9500
mo1969@mail.ru

Дементьева Наталия Викторовна
к. б. н., ведущий научный сотрудник,
РИНЦ SPIN-код: 8768-8906
dementevan@mail.ru
*Всероссийский научно-исследовательский
институт генетики и разведения
сельскохозяйственных животных – филиал
Федерального государственного бюджетного
научного учреждения «Федеральный научный
центр животноводства – ВИЖ имени академика
Л. К. Эрнста», 196625, Санкт-Петербург –
Пушкин, пос. Тярлево, д. 55А*

Dementeva Natalia Viktorovna
Cand.Biol.Sci., senior research worker SPIN-
code=8768-8906
dementevan@mail.ru
*Russian Research Institute of Farm Animal Genetics
and Breeding – Branch of the L. K. Ernst Federal
Science Center for Animal Husbandry, Russia,
St. Petersburg, Pushkin, Moskovskoe sh., 55a;*

Окраска оперения кур является сложным генетически детерминированным признаком. Изучение взаимодействий основных генов пигментации кур начато А.С. Серебровским. Наиболее полные сведения по генам окраски оперения кур и пуха цыплят приводит З.М. Коган, указывая группы сцепления и расположение этих генов на карте хромосом. В 90-е годы подробно описано взаимодействие генов окраски, узора пера и генов-модификаторов, влияющих на интенсивность основной окраски и рисунка пера. Выявлено, что у кур пигментацию регулирует рецептор меланокортина MC1-R, ассоциированный с локусом E. Благодаря молекулярным исследованиям были картированы локусы доминантной белой окраски (I), рецессивной белой окраски (c/c), полосатого узора пера (B), сцепленного с полом, а также локус пятнистой окраски (mo). Окончательный фенотип зависит не только от отдельных генов, а и от их взаимодействий и генетической среды в целом. Одни и те же гены могут производить разные рисунки и оттенки основного оперения, а разные гены детерминировать одинаковые фенотипы. Несмотря на существенные успехи в области определения молекулярных причин появления того

Coloring the plumage of chickens is a complex genetically determined sign. The study of the interactions of the main genes of chicken pigmentation was started by A.S. Serebrovsky. The most complete information on the genes of coloring plumage of chickens and down of chickens is given by Z.M. Kogan, indicating the clutch groups and the arrangement of these genes on the chromosome map. In the 1990s, the interaction of color genes, pen pattern and modifier genes affecting the intensity of the main color and pattern of the pen was described in detail. It was found that in pigs the pigmentation is regulated by the MC1-R melanocortin receptor associated with the locus E. Due to molecular studies, loci of dominant white color (I), recessive white color (c / c), striped pen pattern (B) adherent to the floor, and spotted spot locus (mo). The final phenotype depends not only on individual genes, but also on their interactions and the genetic environment as a whole. The same genes can produce different patterns and shades of the main plumage, and different genes determine the same phenotypes. Despite the fact that there was significant progress in determining the molecular causes of the appearance of a particular type of color in chickens, much remains to be learned

или иного типа окраски у кур, многое еще осталось не изученным

Ключевые слова: КУРЫ, ОКРАСКА ОПЕРЕНИЯ, ГЕНЫ, ЛОКУС, ЭКСПРЕССИЯ, МАРКЕРЫ

Keywords: CHICKENS, PLUMAGE COLOR, GENES, LOCI, EXPRESSION, MARKERS

Doi: 10.21515/1990-4665-141-021

Изучение и знание генов окраски оперения имеет важное значение, поскольку эти гены могут служить генетическими маркерами, полезными для идентификации пород, популяций и других селекционных групп и, свойственных им признаков [10]. Окраска оперения – полигенный признак, в котором генные взаимодействия являются важными компонентами, влияющими на окончательный фенотип [2, 3, 5, 6]. Одни гены влияют на первичные эффекты – зональное и региональное распределение пигмента, другие на распределение пигмента внутри отдельных перьев, полосатость, пятнистость, окаймленность и другие узоры пера. Это разделение условно, поскольку часть генов влияет как на первичные, так и на вторичные фенотипические признаки [19].

Локус E. Окрашенность оперения и других тканей зависит от наличия пигмента меланина, который вырабатывается специализированными клетками - меланоцитами [37]. Существуют десятки генов, контролирующих окраску оперения кур. Одним из основных является локус E, имеющий несколько разных аллелей. Он включает (в порядке доминирования): E – сплошной черный, характерный для пород: минорка, черный австралорп, панциревская и др; E^R – березовая окраска (черное оперение с серебристым или золотистым окаймлением перьев гривы) характерна для юрловской голосистой породы; e^{Wh} – доминантный пшеничный (ню-гемпшир); e⁺, дикий тип (итальянская куропатчатая порода) ; e^b – коричневый (загорская лососевая, фавероль); e^{bc} – баттеркап (светло-палевая окраска); и e^y – рецессивная пшеничная окраска (некоторые линии породы род-айланд). Эти аллели влияют на

распределение меланиновых пигментов (эумеланин и феомеланин) в перьях [7, 20, 44].

Молекулярные исследования показали, что локус сплошной черной окраски (локус E у птиц) кодирует рецептор меланокортина 1 (MC1R). Этот локус был определен в хромосоме 1 [34, 45]. Мутации гена, кодирующего MC1R, несущие доминантные аллели локуса E, приводят к активизации рецептора, связанного с черной окраской, тогда как мутации, которые вызывают потерю рецепторной функции, связаны с рецессивными аллелями и красно-желтыми цветами [20, 25]. Исследования S.G. Dávila с соавт. показали, что локус MC1R сам по себе не может объяснить все изменения в пигментации, необходимо знать генотипы в этом локусе, чтобы контролировать окраску оперения в породе. С другой стороны, проявление MC1R может отличаться в окраске пуха, ювенального и взрослого оперения кур [20, 25].

Процесс меланогенеза включает фазы с множеством локусов, участвующих в сложной экспрессии генов окраски оперения [12, 21, 28]. Биосинтез и типы меланина зависят от активности тирозиназы [18]. Тирозиназа является важным ферментом в биогенезе меланина в пигментных клетках [36]. В исследованиях W. B. Liu с соавт. гены тирозиназы (TYR) и меланокортина 1 (MC1R) были приняты в качестве основных генов, участвующих в пигментации оперения цыплят. Показано, что механизмы, влияющие на окраску пуха в суточном возрасте и те, что регулируют окраску оперения в более позднем возрасте, различны [33].

Белая окраска оперения может быть доминантной (I) и рецессивной (с/с). Доминантный аллель (I) ингибирует экспрессию эумеланина [29, 30, 35]. Локус (I) имеет 4 аллеля кроме доминантного белого: Smoky (I^S) дает сероватый фенотип и является рецессивным для доминантного белого, но частично доминирующим для аллеля дикого типа (i), Dun (I^D) дает коричневую окраску и рецессивный аллель (i) [26].

Генотип с/с эпистатичен по отношению к другим генам окраски оперения и полностью блокирует их проявление. Такой рецессивный эпистаз характерен для некоторых белоокрашенных пород, например, шелковая. Исследования С.М. Chang с соавт. показали вставку полноразмерного ретровируса внутри интрона 4 гена TYR у рецессивных белых цыплят [18].

Доминантный аллель S (серебристая окраска) также продуцирует белое оперение у кур. Ген серебристой и золотистой окраски был ассоциирован с локусом SLC45A2, расположенным в половой хромосоме [24].

Узоры пера. Среди птиц широко распространены узоры пера, возникшие под давлением естественного отбора [22, 38]. В современных породах кур не редко встречается полосатая окраска оперения, однако генетический фон и молекулярные механизмы, которые детерминируют полосатый рисунок, в настоящее время недостаточно изучены.

Существуют два разных по генетической обусловленности вида полосатого рисунка оперения у кур – аутосомный и сцепленный с полом. Оба рисунка характеризуются чередующимися полосками двух разных цветов на отдельных перьях. Цыплята, которые несут аутосомную полосатость (ab), имеют черные полосы на белом или красном фоне, а сцепленная с полом полосатость (B) характеризуются полностью белой полосой на основном фоне оперения (рис. 1) [8, 17].

Ген «B» (Barring) сцеплен с полом и ограничивает распространение черного пигмента, создавая полосатый узор пера, в то же время он является одним из генов ослабителей окраски и влияет не только на окраску взрослой птицы, но и пух суточных цыплят [1, 13].



Рис. 1 а - полосатый рисунок, сцепленный с полом (В), б - рецессивный полосатый рисунок (ab)

Доминантный аллель гена «В» осветляет также дермальный пигмент в плюснах голеньях и клюве [27]. Степень ослабления пигментации зависит от гомо – или гетерозиготного состояния аллеля. З. М. Коган описывает три аллеля в этом локусе – это b , B и B^{sd} , последний разбавляет пигментацию оперения до почти белой окраски [4]. Установлено, что полосатый рисунок оперения у кур, сцепленный с полом, связан с двумя не кодирующими и двумя кодирующими мутациями, влияющими на транскрипцию АРФ в локусе супрессора опухоли $CDKN2A$. Эти мутации образуют четыре функционально разных аллеля – это B_N , B_1 , B_2 и B_0 , последний характеризуется экстримальным разбавлением меланина [40].

Мраморный рисунок (mo) - аутосомная мутация с цветным рисунком оперения, в которой пигментированные перья имеют белые кончики, распространена во многих породах кур по всему миру. В сочетании с геном колумбийской окраски (Co), рецессивный аллель (mo) создает «ситцевый рисунок» – трехцветную окраску пера. В сочетании с двойной дозой гена (B) он осветляет окраску оперения петухов до почти белой, с отдельными пигментированными перьями (рис. 2) [9].

К. Kinoshita с соавт. обнаружили еще одну мутацию в локусе (mo), осветляющую оперение кур до почти белой окраски (mo^w) с несколькими

частично пигментированными перьями. В отличие от альбиносов, мутантные цыплята (mo^w) имели окрашенную радужную оболочку глаз и несколько пигментированных пятен на беловато-желтом пухе. Эти исследования показали, что локус (mo) является геном эндотелинового рецептора B2 (EDNRB2) [31].

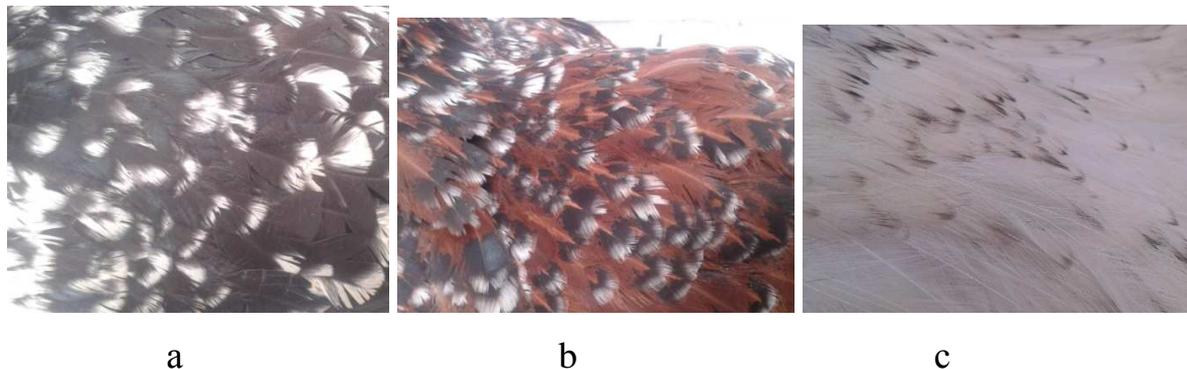


Рис. 2 а – мраморная окраска (mo); б – ситцевая окраска, взаимодействие гена мраморной окраски (mo) и гена колумбийской окраски (Co), с – взаимодействием мраморной окраски (mo) и полосатого рисунка (B/B) у петуха пушкинской породы.

R. G. Some говорит о шести фенотипах, получаемых в различных сочетаниях гена « mo » с другими генами окраски [43]. В биоресурсной коллекции «Генетическая коллекция редких и исчезающих пород кур» сохраняются несколько пород, содержащих аллель « mo » в своем генотипе и имеющих три различных фенотипа (рис. 2). В ситцевой породе кур трехцветная ситцевая окраска оперения детерминируется сочетанием аллеля « mo » с колумбийским ограничителем « Co ». У черно-пестрого австралорпа аллель « mo » на фоне сплошной черной окраски « E » продуцирует пятнистую двухцветную окраску оперения, а у пушкинской - характеризуется почти белой окраской оперения петухов.

Очерченность представляет собой концентрические кольца эумеланина, полностью содержащихся внутри пера, в то время как узор, созданный, когда перо окружено эумеланическим окантовкой, называется окаймленностью [15]. Очерченность похожа на окраску дикой куропатки,

поэтому обозначается символом P_g. Признак очерченности ограничен женским полом и отвечает за этот рисунок доминантный или полудоминантный аутосомный ген [4, 19]. W.C. Carefoot доказал, что признак очерченности, окаймленности и двойной окаймленности зависит от сочетания аллеля «P_g» с аллелями локуса E, аллелем M_l, усиливающим меланизацию и подобного колумбийскому ограничителю меланина D_b (рис. 3 а и б). У кур M_l/m_l⁺ ген P_g продуцирует фенотипы, которые являются промежуточными между очерченностью и двойной окаймленностью [14]. Доказано, что гены M_l, P_g и D_b находятся в одной группе сцепления с геном гороховидного гребня P на первой хромосоме [16].



Рис. 3. а – окаймленность; б – двойная окаймленность

Гены – модификаторы. У птиц наблюдается множество различных вариаций в основной окраске оперения. Например, коричневая окраска в разных породах кур меняется от темно-коричневой (род-айланд) до золотистой или палевой (брама палевая, царскосельская). Изменение цветового типа в значительной степени отражает изменение в производстве эумелановых и феомелановых пигментов пера [23].

Кроме генов окраски и узора пера на окончательный фенотип влияют гены, ограничивающие область распространения эумеланина, а также усиливающие или ослабляющие интенсивность пигментации. Есть целый ряд мутаций, которые действуют как ингибиторы. Это ранее

упомянутый ген колумбийской окраски, гены (Mh) - махагоновый и (Db) - коричневый. Усилитель меланина (Ml) усиливает пигментацию и влияет на рисунок пера, добавляя меланиновые кольца у окаймленных пород. Разбавители меланина (Di) ослабляет пигментацию, (Bl) снижающий количество эумеланина до голубой окраски в гетерозиготном состоянии и до белой с отдельными пигментированными перьями в гомозиготном состоянии аллеля, (lav) разбавляющий как эумеланиновую так и феомеланиновую окраску [46]. Широкая гамма оттенков феомеланиновой окраски от светло-палевых (buff орпингтон) через золотисто-желтых (кохинхин) и рыжих (нью-гемпшир) до темных красно-коричневых (род-айланд) обеспечивается несколькими идентичными генами, взаимодействующими по типу полимерии [41, 42]. Описан сцепленный с полом доминантный ген Li, осветляющий эумеланиновый пигмент пухового рисунка цыплят [4, 19]. Гены узора пера в некоторых сочетаниях также могут действовать как модификаторы, например, (mo) в сочетании с полосатой окраской (B/B) в пушкинской породе кур.

К настоящему времени определены лишь некоторые механизмы взаимодействий генов окраски оперения у кур. Несмотря на то, что геном курицы является наиболее изученным, многие признаки в настоящее время еще не идентифицированы на карте хромосом [11]. Разные гены могут определять одинаковые рисунки оперения, а разные рисунки может производить один и тот же ген в разной генетической среде. Развитие молекулярных методов дает надежду на преодоление этих сложностей.

Исследование выполнено при финансовой поддержке ФАНО в рамках ГЗ АААА-А18-118021590138-1.

Список литературы.

1. Алексеевич Л.А. Генетика одомашненных животных / Л.А. Алексеевич Л.В. Барабанова, И.Л. Суллер.- СПб, Ломоносов: 2000. - 318 с.
2. Жимулев И.Ф. Общая и молекулярная генетика / И.Ф. Жимулев.- Новосибирск: Сибирское университетское изд-во, 2007. - 479 с.
3. Инге-Вечтомов С.Г. Генетика с основами селекции / С.Г. Инге-Вечтомов.- С-Пб: Изд-во Н-Л, 2010. - 720 с.
4. Коган З. М. Признаки экстерьера и интерьера у кур / З. М. Коган.- Новосибирск: Наука, 1979.- 296 с.
5. Лобашев М. Е. Генетика / М. Е. Лобашев. - Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1967, - 752 с.
6. Мюнтцинг А. Генетика. Общая и прикладная / А. Мюнтцинг. – М.: Мир, 1967 – 610 с.
7. Серебровский А. С. Генетика домашней курицы. М.: Новая деревня, 1928. – 96 с.
8. Хатт Ф. Генетика животных. М.: Колос, 1969. – 446 с.
9. Юрченко О.П. Аддитивные взаимодействия генов в формировании окрасок оперения у кур / Юрченко О.П., Вахрамеев А.Б., Макарова А.В. // Генетика и разведение животных. - 2015. - №4. - С. 41-45.
10. Яковлев А.Ф. Контроль генетического разнообразия при использовании ДНК-технологии / Яковлев А., Дементьева Н., Терлецкий В., Тыщенко В., Митрофанова О., Тучемский Л., Гладкова Г. // Птицеводство. - 2008. - № 12. - С. 3-5.
11. Abasht B. Review of quantitative trait loci identified in the chicken / B. Abasht, J.C. Dekkers, S.J. Lamont // Poult. Sci. - 2006. – Vol. 85(12). - P. 2079-2096.
12. Baião P.C. The genetic basis of the plumage polymorphism in red-footed boobies (*Sula sula*): a melanocortin-1 receptor (MC1R) analysis / P.C. Baião, E. Schreiber, P.G. Parker // J Hered. – 2007.-Vol. 98(4). – P. 287-92.
13. Carefoot W. C. Relative positions of the loci of the peacomb (P), eumelanin restrictor (Db), eumelanin extension (Ml), and plumage pattern (Pg) genes of the domestic fowl / W. C. Carefoot // Br. Poult. Sci. – 1987. – Vol .28 (2).- P. 347-350.
14. Carefoot W.C. Hen-feathering mutation HF*H may act as a eumelanising factor and modify the expression of autosomal barring / W. C. Carefoot // British Poultry Science. - 2002. - Vol. 43(3). - P. 391-394.
15. Chang C. M. Complete association between a retroviral insertion in the tyrosinase gene and the recessive white mutation in chickens / C.M. Chang, J.L. Coville, G. Coquerelle, D. Gourichon, A. Oulmouden, M. Tixier-Boichard / BMC Genomics. – 2006.- P. 7-19.
16. Crawford R.D. Poultry Breeding and Genetics / R.D. Crawford. - Amsterdam; New York: Elsevier, 1990. - 1123 p.
17. Dávila S.G. Association between polymorphism in the melanocortin 1 receptor gene and E locus plumage color phenotype / S.G. Dávila , M.G. Gil, P. Resino-Talaván, J.L. Campo // Poult Sci. - 2014. - Vol. 93(5). - P. 1089-96.
18. Doucet S.M. Concordant evolution of plumage colour, feather microstructure and a melanocortin receptor gene between mainland and island populations of a fairy-wren / S.M. Doucet, M.D. Shawkey, M.K. Rathburn, H.L. Mays, Jr. R. Montgomerie // Proc Biol Sci. - 2004, Vol. 271(1549). - P. 1663-1670.
19. Galeotti P. Colour polymorphism in birds: causes and functions / P. Galeotti, D. Rubolini, P.O. Dunn, M.J. Fasola // Evol Biol., - 2003, Vol. 16(4). - P. 635-646.
20. Guernsey MW. Val85Met mutation in melanocortin-1 receptor is associated with reductions in eumelanin pigmentation and cell surface expression in domestic rock

pigeons (*Columba livia*) / MW. Guernsey, L. Ritscher, M.A. Miller, D.A. Smith, T. Schöneberg, M.D. A. Shapiro // PLoS One. - 2013. - Vol. 8(8):e74475.

21. Gunnarsson U. Mutations in SLC45A2 cause plumage color variation in chicken and Japanese quail / U. Gunnarsson, A.R. Hellström, M. Tixier-Boichard, F. Minvielle, B. Bed'hom, S. Ito, P. Jensen, A. Rattink, A. Vereijken, L. Andersson // Genetics. – 2007, Vol. 175(2). – P. 867-877.

22. Hoque M.R. Investigation of MC1R SNPs and Their Relationships with Plumage Colors in Korean Native Chicken / M.R. Hoque, S. Jin, K.N. Heo, B.S. Kang, C. Jo, J.H. Lee // Asian-Australas J Anim Sci. - 2013.- Vol. 26(5).- P. 625-629.

23. Poultry Mutations [Электронный ресурс].- 2009.- Режим доступа: http://home.ezweb.com.au/~kazballea/genetics/mutations1_print.html, свободный.- Загл. с экрана.- Яз. англ.

24. Jerome F.N. Autosex linkage in Barred Plymouth Rock / Poult Sci.- 1939. – V.18.- P. 437–40.

25. Johnson J.A. Genetics of plumage color in the Gyr-Falcon (*Falcorusticolus*): analysis of the melanocortin 1 receptor gene / J.A. Johnson, A.D. Ambers, K.K. Burnham // Journal Heredity.- 2012.- V.103.- P. 315-321.

26. Keeling L. Chicken genomics: feather-pecking and victim pigmentation / L. Keeling, L. Andersson, K.E. Schütz, S. Kerje, R. Fredriksson, O. Carlborg, C.K. Cornwallis, T. Pizzari, P // Jensen Nature.- 2004.- Vol. 431(7009).- P. 645-646.

27. Kerje S. The Dominant white, Dun and Smoky color variants in chicken are associated with insertion deletion polymorphisms in the PMEL17 gene / S. Kerje, P. Sharma, U. Gunnarsson, H. Kim, S. Bagchi, R. Fredriksson, K. Schütz, P. Jensen, von G. Heijne, R. Okimoto, L. Andersson. // Genetics.- 2004.- Vol. 168(3).- P. 1507-1518.

28. Kinoshita K. Endothelin receptor B2 (EDNRB2) is responsible for the tyrosinase-independent recessive white (mo(w)) and mottled (mo) plumage phenotypes in the chicken / K. Kinoshita, T. Akiyama, M. Mizutani, A. Shinomiya, A. Ishikawa, H.H. Younis, M. Tsudzuki, T. Namikawa, Y. Matsuda // PLoS One.- 2014.- Vol. 9(1):e86361.

29. Ling M.K. Association of feather colour with constitutively active melanocortin 1 receptors in chicken / M.K. Ling, M.C. Lagerström, R. Fredriksson, R. Okimoto, N.I. Mundy, S. Takeuchi, H.B. Schiöth // Eur J Biochem.- 2003.- Vol. 270(7).- P. 1441-1449.

30. Liu W. B. Developmental phenotypic-genotypic associations of tyrosinase and melanocortin 1 receptor genes with changing profiles in chicken plumage pigmentation / W. B. Liu, S. R. Chen, J. X. Zheng, L.J. Qu, G. Y. Xu, N. Yang // Poultry Science.- 2010.- Vol. 89 (6).- P. 1110–1114.

31. Mundy N.I. A window on the genetics of evolution: MC1R and plumage colouration in birds / N.I. Mundy // Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological sciences Royal Society (Great Britain).- 2005.-V. 272.- P. 1633-40. .

32. Nätt D. Plumage color and feather pecking--behavioral differences associated with PMEL17 genotypes in chicken (*Gallus gallus*) / D. Nätt, S. Kerje, L. Andersson, P. Jensen // Behav Genet.- 2007.- Vol. 37(2).- P. 399-407.

33. Niwa T, Mochii M, Nakamura A, Shiojiri N. Plumage pigmentation and expression of its regulatory genes during quail development--histochemical analysis using Bh (black at hatch) mutants. / Mech Dev. 2002. 118(1-2):139-146.

34. Post H. Ober normale and pathologische Pigmentierung der Oberhautgebilde / Post H. // Virehow's Archiv.- Bd 135.- 1894.

35. Roulin A. Genetics of colouration in birds / A. Roulin, A.L. Ducrest // Semin Cell Dev Biol.- 2013.- Vol. 24(6-7). P. 594-608.

36. Sazanov A. Evolutionarily conserved telomeric location of BBC1 and

MC1R on a microchromosome questions the identity of MC1R and a pigmentation locus on chromosome 1 in chicken / A Sazanov, J. Masabanda, D. Ewald, S. Takeuchi, M. Tixier-Boichard, J. Buitkamp, R. // *Fries Chromosome Res.*- 1998.- Vol.6(8).- P. 651-654.

37. Schwochow Thalmann D. The evolution of Sex-linked barring alleles in chickens involves both regulatory and coding changes in CDKN2A / D. Schwochow Thalmann, H. Ring, E. Sundström, X. Cao, M. Larsson, S. Kerje // *PLoS Genet.*- 2017.- 13(4):e1006665.

38. Somes R. Comparative phaeomelanin intensities in chicken down and postjuvenile plumage / R. Somes, T. Fox, J.Smyth // *Poul. Sci.*- 1966.- V. 45.- №3.- P. 440-443.

39. Somes R. Feather phaeomelanin intensity in Buff Orpington, New Hampshire and Rhode Island Red breeds of fowl. Relative quantities of fractionated phaeomelanin pigments / R.Somes, J. Smyth // *Poul. Sci.*- 1965.- V. 44.- P. 276-282.

40. Somes RG. The mottling gene, the basis of six plumage color patterns in the domestic fowl. / RG. Somes. // *Poult Sci.*- Vol. 59(7).- 1980.- P.1370-1374.

41. Somes Jr. International Registry of Poultry Genetic Stocks / Jr. Somes, G. Ralph // Storrs Agricultural Experiment Station.- 29.- 1988. - Режим доступа: <http://digitalcommons.uconn.edu/saes/29>

42. Takeuchi S. A possible involvement of melanocortin 1-receptor in regulating feather color pigmentation in the chicken / S Takeuchi, H. Suzuki, M. Yabuuchi // *Biochim Biophys Acta.*- 1996.- Vol. 1308(2).- P. 164-168. [https://doi.org/10.1016/0167-4781\(96\)00100-5](https://doi.org/10.1016/0167-4781(96)00100-5)

43. Vaez M. A single point-mutation within the melanophilin gene causes the lavender plumage colour dilution phenotype in the chicken / M. Vaez, S.A. Follett, B. Bed'hom, D. Gourichon, M. Tixier-Boichard, T. Burke // *BMC Genet.*- 2008.- 9:7.

References

1. Alekseevich L.A. Genetika odomashnennykh zhivotnykh / L.A Alekseevich L.V. Barabanova, I.L. Suller.- SPb, Lomonosov: 2000. - 318 s.
2. Zhimulev I.F. Obshchaya i molekulyarnaya genetika / I.F. Zhimulev.- Novosibirsk: Sibirskoe universitetskoe izd-vo, 2007. - 479 s.
3. Inge-Vechtomo S.G. Genetika s osnovami selekcii / S.G. Inge-Vechtomo.- S-Pb: Izd-vo N-L, 2010. - 720 s.
4. Kogan Z. M. Priznaki ekster'era i inter'era u kur / Z. M. Kogan.- Novosibirsk: Nauka, 1979.- 296 s.
5. Lobashev M. E. Genetika / M. E. Lobashev. - L.: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1967, - 752 s.
6. Myuntcing A. Genetika. Obshchaya i prikladnaya / A. Myuntcing. – M.: Mir, 1967 – 610 s.
7. Serebrovskij A. S. Genetika domashnej kuricy. M.: Novaya derevnya, 1928. – 96 c.
8. Hatt F. Genetika zhivotnykh. M.: Kolos, 1969. – 446 s.
9. Yurchenko O.P. Additivnye vzaimodejstvie genov v formirovanii okrasok opereniya u kur / Yurchenko O.P., Vahrameev A.B., Makarova A.V. // *Genetika i razvedenie zhivotnykh.* - 2015. - №4. - S. 41-45.
10. Yakovlev A.F. Kontrol' geneticheskogo raznoobraziya pri ispol'zovanii DNK-tehnologii / Yakovlev A., Dement'eva N., Terleckij V., Tyshchenko V., Mitrofanova O., Tuchemskij L., Gladkova G. // *Pticevodstvo.* - 2008. - № 12. - S. 3-5.

11. Abasht B. Review of quantitative trait loci identified in the chicken / B. Abasht, J.C. Dekkers, S.J. Lamont // *Poult. Sci.* - 2006. – Vol. 85(12). - P. 2079-2096.
12. Baião P.C. The genetic basis of the plumage polymorphism in red-footed boobies (*Sula sula*): a melanocortin-1 receptor (MC1R) analysis / P.C. Baião, E. Schreiber, P.G. Parker // *J Hered.* – 2007.-Vol. 98(4). – P. 287-92.
13. Carefoot W. C. Relative positions of the loki of the peacomb (P), eumelanin restrictor (Db), eumelanin extension (MI), and pumage pattern (Pg) genes of the domestic fowl / W. C. Carefoot // *Br. Poult. Sci.* – 1987. – Vol .28 (2).- P. 347-350.
14. Carefoot W.C. Hen-feathering mutation HF*H may act as a eumelanising factor and modify the expression of autosomal barring / W. C. Carefoot // *British Poultry Science.* - 2002. - Vol. 43(3). - P. 391-394.
15. Chang C. M. Complete association between a retroviral insertion in the tyrosinase gene and the recessive white mutation in chickens / C.M. Chang, J.L. Coville, G. Coquerelle, D. Gourichon, A. Oulmouden, M. Tixier-Boichard / *BMC Genomics.* – 2006.- P. 7-19.
16. Crawford R.D. *Poultry Breeding and Genetics* / R.D. Crawford. - Amsterdam; New York: Elsevier, 1990. - 1123 p.
17. Dávila S.G. Association between polymorphism in the melanocortin 1 receptor gene and E locus plumage color phenotype / S.G. Dávila , M.G. Gil, P. Resino-Talaván, J.L. Campo // *Poult Sci.* - 2014. - Vol. 93(5). - P. 1089-96.
18. Doucet S.M. Concordant evolution of plumage colour, feather microstructure and a melanocortin receptor gene between mainland and island populations of a fairy-wren / S.M. Doucet, M.D. Shawkey, M.K. Rathburn, H.L. Mays, Jr. R. Montgomerie // *Proc Biol Sci.* - 2004, Vol. 271(1549). - P. 1663-1670.
19. Galeotti P. Colour polymorphism in birds: causes and functions / P. Galeotti, D. Rubolini, P.O. Dunn, M.J. Fasola // *Evol Biol.*, - 2003, Vol. 16(4). - P. 635-646.
20. Guernsey MW. Val85Met mutation in melanocortin-1 receptor is associated with reductions in eumelanin pigmentation and cell surface expression in domestic rock pigeons (*Columba livia*) / MW. Guernsey, L. Ritscher, M.A. Miller, D.A. Smith, T. Schöneberg, M.D. A. Shapiro // *PLoS One.* - 2013. - Vol. 8(8):e74475.
21. Gunnarsson U. Mutations in SLC45A2 cause plumage color variation in chicken and Japanese quail / U. Gunnarsson, A.R. Hellström, M. Tixier-Boichard, F. Minvielle, B. Bed'hom, S. Ito, P. Jensen, A. Rattink, A. Vereijken, L. Andersson // *Genetics.* – 2007, Vol. 175(2). – P. 867-877.
22. Hoque M.R. Investigation of MC1R SNPs and Their Relationships with Plumage Colors in Korean Native Chicken / M.R. Hoque, S. Jin, K.N. Heo, B.S. Kang, C. Jo, J.H. Lee // *Asian-Australas J Anim Sci.* - 2013.- Vol. 26(5).- P. 625-629.
23. *Poultry Mutations* [Электронный ресурс].- 2009.- Режим доступа: http://home.ezweb.com.au/~kazballea/genetics/mutations1_print.html, свободный.- Загл. с экрана.- Яз. англ.
24. Jerome F.N. Autosex linkage in Barred Plymouth Rock / *Poult Sci.*- 1939. – V.18.- P. 437–40.
25. Johnson J.A. Genetics of plumage color in the Gyr-Falcon (*Falcorusticolus*): analysis of the melanocortin 1 receptor gene / J.A. Johnson, A.D. Ambers, K.K. Burnham // *Journal Heredity.*- 2012.- V.103.- P. 315-321.
26. Keeling L. Chicken genomics: feather-pecking and victim pigmentation / L. Keeling, L. Andersson, K.E. Schütz, S. Kerje, R. Fredriksson, O. Carlborg, C.K. Cornwallis, T. Pizzari, P // *Jensen Nature.*- 2004.- Vol. 431(7009).- P. 645-646.
27. Kerje S. The Dominant white, Dun and Smoky color variants in chicken are associated with insertion deletion polymorphisms in the PMEL17 gene / S. Kerje, P. Sharma,

U. Gunnarsson, H. Kim, S. Bagchi, R. Fredriksson, K. Schütz, P. Jensen, von G. Heijne, R. Okimoto, L. Andersson. // *Genetics*.- 2004.- Vol. 168(3).- P. 1507-1518.

28. Kinoshita K. Endothelin receptor B2 (EDNRB2) is responsible for the tyrosinase-independent recessive white (mo(w)) and mottled (mo) plumage phenotypes in the chicken / K. Kinoshita, T. Akiyama, M. Mizutani, A. Shinomiya, A. Ishikawa, H.H. Younis, M. Tsudzuki, T. Namikawa, Y. Matsuda // *PLoS One*.- 2014.- Vol. 9(1):e86361.

29. Ling M.K. Association of feather colour with constitutively active melanocortin 1 receptors in chicken / M.K. Ling, M.C. Lagerström, R. Fredriksson, R. Okimoto, N.I. Mundy, S. Takeuchi, H.B. Schiöth // *Eur J Biochem*.- 2003.- Vol. 270(7).- P. 1441-1449.

30. Liu W. B. Developmental phenotypic-genotypic associations of tyrosinase and melanocortin 1 receptor genes with changing profiles in chicken plumage pigmentation / W. B. Liu, S. R. Chen, J. X. Zheng, L.J. Qu, G. Y. Xu, N. Yang // *Poultry Science*.- 2010.- Vol. 89 (6).- P. 1110–1114.

31. Mundy N.I. A window on the genetics of evolution: MC1R and plumage colouration in birds / N.I. Mundy // *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological sciences Royal Society (Great Britain)*.- 2005.-V. 272.- P. 1633-40. .

32. Nätt D. Plumage color and feather pecking--behavioral differences associated with PMEL17 genotypes in chicken (*Gallus gallus*) / D. Nätt, S. Kerje, L. Andersson, P. Jensen // *Behav Genet*.- 2007.- Vol. 37(2).- P. 399-407.

33. Niwa T, Mochii M, Nakamura A, Shiojiri N. Plumage pigmentation and expression of its regulatory genes during quail development--histochemical analysis using Bh (black at hatch) mutants. / *Mech Dev*. 2002. 118(1-2):139-146.

34. Post H. Ober normale and pathologische Pigmentierung der Oberhautgebilde / Post H. // *Virehow's Archiv*.- Bd 135.- 1894.

35. Roulin A. Genetics of colouration in birds / A. Roulin, A.L. Ducrest // *Semin Cell Dev Biol*.- 2013.- Vol. 24(6-7). P. 594-608.

36. Sazanov A. Evolutionarily conserved telomeric location of BBC1 and MC1R on a microchromosome questions the identity of MC1R and a pigmentation locus on chromosome 1 in chicken / A Sazanov, J. Masabanda, D. Ewald, S. Takeuchi, M. Tixier-Boichard, J. Buitkamp, R. // *Fries Chromosome Res*.- 1998.- Vol.6(8).- P. 651-654.

37. Schwochow Thalmann D. The evolution of Sex-linked barring alleles in chickens involves both regulatory and coding changes in CDKN2A / D. Schwochow Thalmann, H. Ring, E. Sundström, X. Cao, M. Larsson, S. Kerje // *PLoS Genet*.- 2017.- 13(4):e1006665.

38. Somes R. Comparative phaeomelanin intensities in chicken down and postjuvenile plumage / R. Somes, T. Fox, J.Smyth // *Poul. Sci*.- 1966.- V. 45.- №3.- P. 440-443.

39. Somes R. Feather phaeomelanin intensity in Buff Orpington, New Hampshire and Rhode Island Red breeds of fowl. Relative quantities of fractionated phaeomelanin pigments / R.Somes, J. Smyth // *Poul. Sci*.- 1965.- V. 44.- P. 276-282.

40. Somes RG. The mottling gene, the basis of six plumage color patterns in the domestic fowl. / RG. Somes. // *Poult Sci*.- Vol. 59(7).- 1980.- P.1370-1374.

41. Somes Jr. International Registry of Poultry Genetic Stocks / Jr. Somes, G. Ralph // Storrs Agricultural Experiment Station.- 29.- 1988. - Режим доступа: <http://digitalcommons.uconn.edu/saes/29>

42. Takeuchi S. A possible involvement of melanocortin 1-receptor in regulating feather color pigmentation in the chicken / S Takeuchi, H. Suzuki, M. Yabuuchi // *Biochim Biophys Acta*.- 1996.- Vol. 1308(2).- P. 164-168. [https://doi.org/10.1016/0167-4781\(96\)00100-5](https://doi.org/10.1016/0167-4781(96)00100-5)

43. Vaez M. A single point-mutation within the melanophilin gene causes the lavender plumage colour dilution phenotype in the chicken / M. Vaez, S.A. Follett, B. Bed'hom, D. Gourichon, M. Tixier-Boichard, T. Burke // BMC Genet.- 2008.- 9:7.