



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap
Institutionen för husdjursgenetik

Gener som påverkar fjäderdräktens färg och mönster hos höns

Elin Jonsson



Examensarbete / SLU, Institutionen för husdjursgenetik

474

Uppsala 2015

Examensarbete, 15 hp

– Kandidatarbete
(Litteraturstudie)

Agronomprogrammet–Husdjur



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap
Institutionen för husdjursgenetik

Gener som påverkar fjäderdräktens färg och mönster hos höns

Genes that affect the plumage color and pattern in poultry

Elin Jonsson

Handledare:

Dirk-Jan de Koning, SLU, Institutionen för husdjursgenetik

Examinator:

Anna Maria Johansson, SLU, Institutionen för husdjursgenetik

Omfattning: 15 hp

Kurstitel: Kandidatarbete i husdjursvetenskap

Kurskod: EX0553

Program: Agronomprogrammet–Husdjur

Nivå: Grund, G2E

Utgivningsort: Uppsala

Utgivningsår: 2015

Omslagsbild: Subramanya, C.K.

Serienamn, delnr: Examensarbete / SLU, Institutionen för husdjursgenetik, 474

On-line publicering: <http://epsilon.slu.se>

Nyckelord: Höns, gener, arvbarhet, färg, mönster, fjäderdräkt, äggskal, könsbunden, fjäderplockning

Key words: Fowl, gene, heritability, color, pattern, plumage, eggshell, sex-linked, feather pecking

Sammanfattning

I naturen har färgen på hönans (*Gallus*) fjädrar en betydande roll för dess överlevnad och reproduktion. I början av domesticeringen handlade det om att selektera ut individer för produktion, religiösa seder och tuffäktning. De senaste århundradena har även det estetiska utseendet fått en större betydelse i vårt samhälle, både när det gäller färg och mönster på hönans fjäderdräkt men även när det gäller färgen på dess äggskal. Man har genom studier visat att pigmentet melanin har en betydande roll för fjädrarnas färg och mönster. Genom forskning har man kunnat identifiera olika gener som är inblandade vid uttrycket av fjäderdräktens färg och mönster och några av dessa loci är E, C och I. Det har även visats att vissa gener är könsbundna, till exempel B och S. Dessutom har man inom forskningen kunnat se ett samband mellan beteendet fjäderplockning och färg på fjäderdräkten, där individer med färgade fjädrar lättare blir offer för fjäderplockning. Inom senare forskning har det även visats att genen *PMRL17* kan ha en inverkan på fjäderplockning.

Abstract

In nature the color of the fowl's (*Gallus*) feathers has a significant role when it comes to survival and their reproduction. In the beginning of the domestication the main purpose when selecting individuals was for production, religious practices and cockfighting. In recent centuries, even the aesthetic appearance gained a greater importance in our society, both when it comes to color and pattern on the fowl's plumage but also when it comes to the color of their eggshells. Through studies it has been concluded that the pigment melanin plays a significant role when it comes to feather color and pattern. Research has been able to identify genes that are involved when it comes to controlling plumage color and pattern and some of these loci are E, C and I. There are also some that are sex-linked, for example B and S. Through research it has been possible to see a connection between the behavior of feather pecking and color of the plumage, where individuals showing color more often are victims of feather pecking. In recent research it has also been found that the gene *PMEL17* may have an influencing role when it comes to feather pecking.

Introduktion

Den röda djungelhönan (*Gallus gallus*) är den vilda anfadern till den domesticerade hönan (*Gallus gallus domesticus*). Början till domesticeringen tros ha startat för över 8000 år sedan i Sydöstra Asien (Fumihito *et al.*, 1994). I naturen har färgen hos en specifik art en betydande roll när det gäller både överlevnad och dess reproduktiva förmåga. Där till exempel speciella miljöförhållanden leder till specifika färger hos fåglar och andra djur. Detta leder till att individer som uttrycker nya färger tenderar till att ha lägre överlevnad på grund av att de är sämre anpassade till just den miljön. När människan började domesticera olika arter selekterade man i början ut individerna på grund av produktion, för religiösa seder eller för tuffäktning. Under de

senaste århundradena har man vid selektering av individer varit mer intresserad av det estetiska, och på så sätt har olika färg- och mönsterkombinationer skapats. Vilket gör att det i dag finns ett flertal olika färger och mönster hos våra tamhöns (Sheppy, 2011).

Fjädrarna utvecklas i fjäderfolliklar. Folliklarna har en rik blodförsörjning så att fjädrarna får den näring de behöver. I roten av varje follikel finns det epidermisceller som delar sig och ger upphov till fjädrarna. Tillväxten av hullingarna på fjäders skaft är viktig i förhållande till fjäderpigmentet då pigment förs in på olika punkter i roten av follikeln. Pigmentet kommer då att visa sig i olika delar av den fullt utvecklade fjädern (Stevens, 1991). Färgen på fjädrarna är indelade i två huvudgrupper, strukturella färger och pigmentfärger. Där många spektakulära färger kan skapas i kombination av de båda. De strukturella färgerna skapar bland annat de regnbågsskimrande blå och gröna färgnyanserna, och nyansen ändras beroende på i vilken vinkel ljuset träffar fjäders yta. Pigmentfärgerna, där bestäms nyansen av pigmentets molekylärstruktur och hur tätt pigmentet är fördelat på vingen. Karotenoid pigment ger den gula och orange färgen till en begränsad del hos en fjäder, medan pigmentet melanin ger den svarta och röda färgen på fjädrarna (Stevens, 1991; Prum, 1999).

Hönans fjädrar kan delas in i tre huvudtyper, dessa tre kan i sin tur delas upp i ytligare strukturer. Första huvudtypen är konturfjädrar och utgör den huvudsakliga kroppsbefjädringen tillsammans med flygfjädrarna på vingarna och de större stjärtfjädrarna. Den andra huvudtypen är dunfjädrarna som bildar ett lager under konturfjädrarna, speciellt på buken. Trådfjädrarna är den tredje huvudtypen, vilket är de minsta fjädrarna och har en mer hårlig struktur. Den största skillnaden mellan tuppen och hönans fjädrar är att hos tuppen är stjärt- och nackfjädrarna längre, medan hönans motsvarande fjädrar är korta och stjärtfjädrarna är upprättstående (Stevens, 1991; Farner och King, 2013).

Syftet med den här litteraturstudien är att titta på några av de olika färger och mönster som visas i fjäderdräkten hos våra domesticerade höns och vilka olika gener som är inblandade i de olika fenotypiska uttrycken. Dessutom kommer litteraturstudien undersöka om det finns ett samband mellan fjäderdräktens färg och fjäderplockningsbeteende hos höns, samt titta på olika äggskalsfärger för att se om det finns något samband med hönans färg på fjäderdräkten.

Litteraturstudie

Pigment i fjäderdräkten

Höns har två typer av pigment, melanin och karotenoid. Melaninet påverkar färgen på hönans fjädrar och det mörka pigmentet på skinn och bindväv, medan karotenoiden xantofyll ger den gula färgen till hönans ägggula, fett och skinn. Melanin och karotenoid kan dessutom interagera med varandra och med andra celltyper som gör att det bildas olika färger på hönans ben, ögon och det strukturella skenet i fjäderdräkten (Smyth, 1990).

Färgpigmentet melanin syntetiseras av en grupp specialiserade celler. Dessa finns närvarande mellan dermis och epidermis och kallas för melanocyter. Det finns två olika melanocyter som huvudsakligen är inblandade i bildandet av fjädrarnas pigment, dessa pigment kallas för eumelanin och feomelanin (Stevens, 1991). Enzymet tyrosinas och dess relaterade proteiner Tyrp1 och Tyrp2 är inblandade i produktionen av eumelanin medan aminosyran cystein och en mindre aktivitet av tyrosinas behövs för att producera feomelanin (Gunnarsson *et al.*, 2007). Eumelanin är pigmentet som ger hönans fjädrar dess svarta eller blåa färg, medan feomelanin ger fjädrarna dess röd-bruna, ”buff” eller laxfärg (Smyth, 1990). Finns däremot inget melanin närvarande leder det till en vit fjäderdräkt hos hönsen (Stevens, 1991).

Trots att de båda pigmenten melanin och karotenoid bidrar till fjäderdräktens färg är det melanin som bestämmer fjäderdräktens färg och mönster. Hur mycket melanin det finns och dess fördelning bestäms av skillnader i fjädrarnas struktur i samband med ålder och kön. Pigmentet eumelanin kan delas upp i primära och sekundära mönster. Det primära mönstret är zoner av svart pigment i fjäderdräkten hos höns och kan omfatta ett eller flera områden på hönans fjäderdräkt. Det sekundära mönstret visar fördelning av pigmentet eumelanin inom enskilda fjädrar och kan ge till exempel randigt-, fläckigt- eller paljett mönster (Smyth, 1990).

Gener som styr färg

Hos höns har olika gener som kontrollerar fjäderdräktens färg kunnat identifieras (Smyth, 1990) och det finns utan tvekan fler att upptäcka (Stevens, 1991). Några av de loci som är inblandade när det gäller reglering av färg och mönster i fjäderdräkten hos många raser betecknas E, C och I (Stevens, 1991).

E-locus

Växlingen mellan eumelanin och feomelanin styrs av ”Extended” svart (E) locuset. E-locuset är dessutom det locus som är mest studerat, där det hittats minst åtta stycken olika alleler (Stevens, 1991). Morejohn (1955) upptäckte fem av dessa alleler, som därefter bekräftades av Smyth & Somes (1965). De fem allelerna och färgerna som de ger är: E dominant ger en helsvart fjäderdräkt, e^+ ger ett svart-rött färgmönster på fjädrarna som är karaktäristiskt hos den röda djungelhönan., e^b ger brun fjäderdräkt, e^s ger spräcklig fjäderdräkt och e^y recessiv ger huvudsakligen den rödaktiga färgen (Morejohn, 1955). Det har även tillkommit tre ytterligare alleler sedan dess; e^{Wh} dominant ger vetefärg, e^{bc} ger färgen ”buttercup” och E^R ger färgen ”birchen” (Smyth *et al.*, 1980). Ordningen för allelernas dominans är $E > E^R > e^+ > e^b > e^s > e^{bc} > e^y$ (Stevens, 1991). I tabell 1 ser man hur olika fjäderdräktsmönster beskrivs hos vuxna höns i samband med de olika E-allelerna.

Tabell 1 Fenotyper hos vuxna höns associerade med alleler på E-locuset (Smyth, 1990; Stevens, 1991)

Namn	Allel	Fjäderdräkt Höna	Fjäderdräkt Tupp
"Extended" Svart	E	Helsvart, eventuellt inte på halsfjädrarna	Svart på bröst, ben och stjärtfjädrar. Färgad nacke och sadelfjädrar
"Birchen"	E ^R	Ingen svart färg på huvudet eller "hackle". Svart kropp till fint "stippled". Lite svart färg på övre delen av bröstet hos några Brichen raser p.g.a. modifierade faktorer.	Mörk vildtyp med mörka (svarta eller fint "stripped") flygfjädrar
Dominant vetefärg (Gul/vit)	e ^{Wh}	Kroppen varierar från ljus laxbrun till mörk vetefärg. Lite svart kan vara närvarande i "hackle", vingar och stjärtfjädrarna	Samma som vildtypen, e ⁺
Vildtyp	e ⁺	Laxfärgat bröst, mörkbrun "stippled" kropp	Svart bröst, ben, "wing bar" och stjärtfjädrar. Röd nacke, sadel och vingbågarnas fjädrar.
Brun	e ^b	Brun kropp med svart "stripling" mest framträdande på nacken. Mörkbruna stjärtfjädrar.	Svart bröst, ben och stjärtfjädrar. Guldrandig med svart nacke och sadelfjädrar. Röda vingbågsfjädrar.
Spräcklig	e ^s	Liknar e ^b mönstret, men fjädrarna är mindre mörkt "stippled"	Samma som vildtypen, e ⁺
"Buttercup"	e ^{bc}	Liknar e ^b mönstret	Liknar e ^b mönstret, men med grövre "stripling" och mindre svart.
Recessiv vetefärg (rödaktig färg)	e ^y	Brun kropp med lättare "hackleds" kraftigt "stripped" svart	Svart bröst, ben och stjärtfjädrar. Mh färgad nacke och sadelfjädrar. Blå "wing bar". Bruna vingfjädrar

Det finns även ett antal eumelanin-hämmare, det vill säga gener som hämmar spridning av eumelanin och därför samspelar med E-locuset, dessa hämmare är Columbian (Co), Mahogany (Mh) och Mörk brun (Db) (Stevens, 1991).

Det första och mest studerade locuset är Co. Den muterade Co-genen är autosomal dominant över vildtypen co⁺. Den orsakar begränsningar av pigmentering på fjäderdräkten till att endast uttryckas i stjärtfjädrarna, vingpetsarna och nacken. Co-genen är mer begränsad hos hanar än honor. Detta kan ses hos raser som bland annat White Sussex och Columbian Plymouth Rock (se Figur 1), (Stevens, 1991).

Det andra begränsande locuset är Mh och är ofullständigt dominant. Det begränsar andelen av eumelanin i fjäderdräkten, speciellt på bröstet, rygg och vingbågarna, den främre delen hos honorna och bröstet på tupparna (Stevens, 1991). Ytterligare en effekt som Mh kan ge är att den kan göra feomelanin pigmentet mörkare med hjälp av genetiska kombinationer som resulterar i en mörkröd fjäderfärg (Smyth, 1990).

Det tredje begränsade locuset Db är en ofullständigt dominant autosomal gen och har förmågan att helt hämma fördelningen av svart till stjärt- och flygfjädrar hos den svart-röda tuppen. Dess uttryck kan modifieras genom närvaron av vissa gener på E-locuset och kan ses hos rasen Villafrantina (Stevens, 1991).



Figur 1. Visar Co-locusets begränsningar av pigmentering på fjäderdräkten till stjärtfjädrarna, vingspetsarna och nacken hos en White Sussex höna (Bild av Alpha från Flickr).

C-locus

C-locuset kontrollerar produktionen av det svarta pigmentet, eumelanin. Detta innebär att en höna som har genotypen C kommer att kunna producera svart pigment. Däremot kommer en homozygot höna för den recessiva allelen c helt att sakna det svarta pigmentet och får istället en vit fjäderdräkt. Det är den recessiva allelen c som bland annat ger raserna Plymouth Rock, Wyandotte, Sussex, Frizzles, Japanese Bantam och Silkie deras vita fjäderdräkt (se Figur 2). Allelen c har en epistatisk (påverkar uttrycket av en annan gen) effekt på loci E, B och S, vilket gör att en mutation sker och melanosomerna saknar tyrosinas och kan då inte producera pigmentet melanin. Man känner till fyra alleler; C^+ (vildtyp som tillåter färg), c (recessiv vit), c^a (albino) och c^{re} (rödögd) (Stevens., 1991). Brumbaugh (1983) hittade den tredje allelen c^a och det visade sig att den skiljer sig från c genom att vara mer extrem. Allelen för c påverkar endast fjädrarna medan c^a påverkar både skinnet och iris i ögat. Den fjärde allelen c^{re} liknar c, men hönsen har röda ögon istället för mörkt pigmenterade ögon (Brumbaugh *et al.*, 1983). Ordningen för dominans är $C^+ > c > c^{re} > c^a$ (Stevens, 1991).

I-locus

Det mest kända exemplet för epistasi hos den domesticerade hönan är den andra vita genen I som är dominant (Stevens, 1991) och orsakas av en 9-baspar insättning i exon 10 på *PMEL17*-genen. Vilket gör att homozygota (I/I) inte kan uttrycka eumelanin och visar därför en vit fjäderdräkt (Kerje *et al.*, 2004) som är karakteristisk för Vit Leghorn (se Figur 2). Höns homozygota för vildtypsallelen (i) kan uttrycka många olika färger på fjäderdräkten (Nätt *et al.*, 2006). Den har även en viktig roll hos flera mönsterfärgade raser som till exempel Old English och Modern Red Pile Game. Locuset för genen I hämmar produktionen av det svarta pigmentet och är epistatisk till C och E. En höna som har genotypen CE_i/CE_i får en helsvart fjäderdräkt, medan en höna med genotypen Ce^+i/Ce^+i får en svart-röd fjäderdräkt likt den röda djungelhönan. Har hönan CEI/CEI får den en hel vit fjäderdräkt som hos Vit Leghorn på grund av den epistatiska effekten av I/I. Skulle hönan istället ha genotypen Ce^+I/Ce^+I kommer den att få en vit och röd fjäderdräkt som kallas för Pile. Detta på grund av att I-genen har en epistatisk effekt på det svarta pigmentet, eumelanin, men inte det röda feomelaninet (Stevens, 1991).



Figur 2. (A) Den dominanta I-genen som ger Vit Leghorn sin karakteristiska färg (bild av luagh45 från Flickr), (B) Den recessiva allelen c som ger den vita Silkien sin karakteristiska färg (bild av Lennart Tange från Flickr).

S-locus

Däggdjurens könskromosomer benämns X och Y, där honan bär XX och hanen på XY. Hos fåglar, där ibland höns, är det honan som är det heterogametiska könet och deras könskromosomer benämns istället, Z och W. Hanen bär på ZZ och honan på ZW (Ohno, 1960).

S-locuset var en av de första könsbundna generna som studerades av Sturtevant (1912) och som visade sig kontrollera fjäderdräktsfärgen silver (S) och dess vildtysallel guld (s^+) hos våra höns (Gunnarsson *et al.*, 2007). I ett försök av Gunnarsson *et al.*, (2007) med hjälp av en molekylärgenetisk studie kom man fram till att *SLC45A2* på Z-kromosomen är den orsakande genen för det könsbundna S-locuset hos höns. S är ofullständig dominant för vildtypen s^+ och genen upptäcktes på tuppens könskromosom. Det har visat sig att S-allelen inte har någon påverkan på pigmentet eumelanin men däremot har en hämmande effekt på feomelanin (Gunnarsson *et al.*, 2007; Sheppy, 2011). Ett exempel är Silver och Gold Duckwings. Får tuppen genotypen S/s^+ blir de Gold Duckwings tupp, får de genotypen S/S blir de Silver Duckwings tupp. På tupparnas annars röda eller orangefärgade fjäderdräktsområden får Gold Duckwings istället en mer orange och krämgul nyans medan Silver Duckwings tupp får en silvervit nyans på fjäderdräkten. Hönorna av antingen Silver eller Gold Duckwings bär bara anlag för en av tuppens könskromosomer, vilket ger dem en silvergrå nyans på sina ving-, hals- och ryggfjädrar (se Figur 3), (Sheppy, 2011).



Figur 3. Visar färgerna hos en Silver Duckwings tupp (A) och höna (B) (bild av Will Thomas från Flickr).

Bl-locuset och Lavendelgenen

Det blå locuset (Bl) karakteriserar "Blue Andalusian" rasen (se Figur 4) och är en ofullständigt dominant gen. Bateson och Punnett (1906) upptäckte att om man parar en "Blue Andalusian" hane med en hona av samma ras och färg så resulterade det inte bara i helt blåa avkommor utan man fick istället en fjärdedel svarta, hälften blåa och en fjärdedel med blå-vita fjädrar. Orsaken till att man fick dessa färger var att den blåa fjäderdräktsfärgen var heterozygot Bl/bl⁺ medan den svarta (bl⁺/bl⁺) och blå-vita (Bl/Bl) fjäderfärgen var homozygot (Bateson *et al.*, 1906; Stevens, 1991).

Pärlgrå-genen (lavendel = lav) är autosomal recessiv och är en pigmentgen som skapar utspädning av både det svarta pigment eumelanin och det röda pigment feomelanin. Röda fjädrar blir "buff" (matt gul) och svarta fjädrarna blir grå i färgen. Lav är karakteristiskt hos rasen Porcelain Mille Fleur (Brumbaugh *et al.*, 1972).



Figur 4. Bl-locusest karakteriserar Blue Andalusian (bild av Костюшко från Wikimedia Commons).

Gener som styr mönster

Många av de alleler som bestämmer fjäderdräktsens mönster samspelar med andra gener för att ge hönan dess specifika fenotyp. I dagsläget finns det lite information om vart man kan lokalisera dessa gener på specifika kromosomer och även vilka mekanismer som ligger bakom olika mönster är ännu oklart i de flesta fall. Till mönster inom fjädrar hos höns räknas bland annat randigt, fläckigt och paljett, där bland annat könskromosomerna kan spela en roll (Stevens, 1991).

Randiga fjädrar ("Barring")

Två loci som bildar mönster av pigment är, den könsbundna randiga genen (B) och den autosomalt randiga (Ab), där B är ett vanligt fjäderdräktsmönster hos höns (Crawford, 1990). Den könsbundna genen för randiga fjädrar var en av de gener som undersöktes tidigt av Spillman (1908) och är ofullständigt dominant. Raser som är karakteriserade av B-mönstret är bland annat

Barred Scots Grey och Plymouth Rocks (se Figur 5). Med B inhiberas utfällningen av melanin då den är epistatisk till E-genen, vilket ger upphov till bildning av vita band på vanligtvis en svart bakgrund. Enligt Stevens (1991) är det inte förvånande då B är ofullständigt dominant att den homozygota hanen (B/B) kommer att få bredare vita band än den hemizygota (individ som har en viss gen i endast ett exemplar) honan (B/W). Den heterozygota hanen (B/b) kommer däremot att ha ett mönster som är mer likt den hemizygota honans. B är dominant till den icke-randiga genen b och därför skulle en tupp med genotypen BE/BE bli randig, medan en tupp med genotypen bE/bE skulle få en helsvart fjäderdräkt (Stevens, 1991).

Den andra genen som ger upphov till en randig fenotyp är Ab, och den ger band med mörkare och ljusare pigment vilket bildar ett mer oregelbundet mönster. Detta kan ses hos raserna Pencilled Hamburgs, Gold Silver, Chamois Campines och hos raphöns (Stevens, 1991). Ab beror på en kombinerad effekt av alleller vid Db och Pencillings (Pg) loci medan B styrs av *CDKN2A/B*-genen (Crawford, 1990; Hellström *et al.*, 2010). Anledningen till att man hittar detta randiga mönster hos många vildtypsarter hos höns är på grund av dess kamouflerande egenskaper. Det randiga mönstret beror på B-genen men påverkas även av fjäderns tillväxt, då ett skarpare randmönster bildas vid långsam tillväxt (Stevens, 1991). Genen för B har andra karakteristiska fenotypiska effekter som innefattar utspädning av hudens pigment i ben och näbb och ger även en vit fläck på huvudet som är större hos tuppen än hos hönan. Storleken på den vita fläcken på huvudet kan användas för att bestämma könet på kycklingar vid kläckning (Hellström *et al.*, 2010).

Fläckigt mönster ("Mottling")

Melaninets utfällning förhindras på ett sätt som gör att fjäderspetsarna får avsaknad av pigment och blir vita. Mönstret styrs av den autosomalt recessiva genen mo och man kan hitta den bland annat hos raserna Ancona och Mottled Houdan (Somes, 1980). Somes (1980) har även visat att mo dessutom är ansvarig för det trefärgade mönstret. Raser som har detta trefärgade mönster är bland annat Speckled Sussex, Spangled Old English Game och Belgien Mille Fleur Bantam (se Figur 5). Karakteristiskt är en vit spets med en v-formad svart band medan den resterande fjädern har en buff eller röd-brun färg (Smyth, 1990).

Paljettmönster ("Spangling")

Mönstret styrs av den autosomalt dominant genen Sp. Paljettmönster ger ett paljettliknade eumelaninmönster och är beläget i den yttre kanten på fjädern. Detta mönster är karakteristiskt för Silver Spangled och Gold Spangled Hamburg (se Figur 5). Silver och Guld skiljer sig genom att silver har en vit bakgrundsfärg och svarta paljetter och medan guld har en "gulddaktig" bakgrundsfärg med svarta paljetter (Smyth, 1990).



Figur 5. (A) Plymouth Rocks hena med randigt mönster (bild av Lobi från Wikimedia Commons), (B) Belgien Mille Fleur bantam hena med fläckigt mönster (bild av Frida Kahlo från Flickr), (C) Silver Spangled Hamburg hena med paljett mönster (bild av Oregon Department of Agriculture från Flickr), (D) Gold Spangled Hamburg hena med paljett mönster (bild av Ryan Zierke från Wikimedia Commons).

Samband mellan fjäderdräktsfärg och beteende

Fjäderplockning

Fjäderplockning (FP) innebär att höns pickar eller drar loss fjädrar från en annan individ. FP hos tamhöns är förknippad med kannibalism och är ett svårt välfärdsproblem. Detta kan leda till att hönan får sår på huden, och kan innebära att hon sedan hackas till döds (Blokhuis & Wiepkema, 1998). Mekanismen som ligger bakom förbindelsen mellan fjäderdräktens färggenotyp och risken för att bli offer för FP är ännu inte fastställd (Nätt *et al.*, 2006).

I ett försök av Nätt *et al.*, (2006) användes höns från femte generationen. Hönsen som användes var en korsning mellan den röda djungelhönan och Vit Leghorn. Man ville undersöka tidigare resultat som tyder på att en mutation i fjäderdräktens färggen *PMEL17* skyddar mot utsatthet för FP. Från F4 generationen valdes föräldradjur ut enligt genotyp för att producera *PMEL17* homozygota *i/i* (mörkfärgad) och *I/I* (vitfärgad) avkommor. Hönsen fick sedan växa upp i grupper med antingen två vildtyper *i/i* och en *I/I* eller två *I/I* och en *i/i*, och man registrerade deras beteende. Höns med genotypen *i/i* var mer utsatta för FP och hade sämre fjäder status än *I/I* hönor. Slutsatserna från studien styrker att hönor som är homozygota för vildtypgenen *PMEL17* är mer utsatta för FP än hönor som är homozygota för en icke-funktionell *PMEL17*-allel. Genotyper hos *PMEL17*-genen påverkar även beteendet på olika sätt. Detta kan vara en viktig del av den mekanism som under dessa förhållanden ökar risken för hönor som är homozygota för vildtypen *i/i* att bli offer för FP (Nätt *et al.*, 2006).

I en tidigare studie utförd av Keeling *et al.*, (2004) kom hönsen från generation två, där man korsade Vit Leghorn med den röda djungelhönan. Studien visade att hönsen med färgad fjäderdräkt var signifikant mer utsatta för FP än de vita hönsen. En signifikant dominant effekt avslöjade att heterozygota höns (I/i) som var vita eller vit med några få pigmentfläckar var nästan lika skyddade från FP som homozygoter I/I. Från studien dras slutsatsen att offrets fenotyp är avgörande för att stimulera beteendet för FP. Höns med färgad fjäderdräkt är mer utsatt för FP än höns med vit fjäderdräkt. Keeling *et al.*, (2004) påpekade även att fjäderkonditionen hos hönor med färgade fjädrar av genotypen i/i blev sämre om antalet i/i i förhållande till I/I hönor ökat i en grupp. Detta kunde dock inte bekräftas i observationerna av FP i studien av Nätt *et al.*, (2006). En anledning kan vara att studien av Keeling *et al.*, (2004) utfördes på en större grupp hönor, och då Nätt *et al.*, (2006) hade relativt små grupper i försöket kunde det undertryckt några av de mer allvarliga effekterna av FP (Nätt *et al.*, 2006).

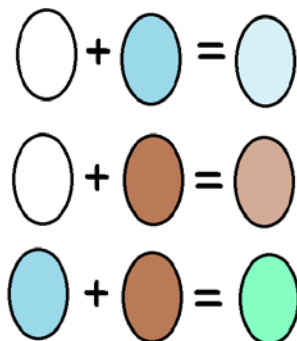
I ytterligare en studie utförd av Bright (2007) studerades FP och hur beteendet påverkades av fjäderdräkts färg hos "Oakham Blue" värphöns (vit, grå och svartfärgade varianter). Det visades att höns med vit fjäderdräkt hade lägre total fjäderpoäng (lägre poäng = lägre skador) än dem svarta eller grå hönsen hade på sina fjäderdräkter (Bright, 2007).

Samband mellan fjäderdräktsfärg och äggskalsfärg

Stor variation av färger och mönster är inte bara begränsad till hönans fjädrar. Jakten på det estetiskt tilltalande eller marknadens krav har lett till att domesticeringen gett en färgvariation i hönans skinn, kött och ägg (Sheppy, 2011). De senaste två decennierna har intresset för färgade ägg ökat i Japan, Västeuropa och Nordamerika. I århundraden har det varit känt att vissa av våra hönsraser lägger blågröna ägg. Färgen äggskalet får beror på andelen pigment av biliverdin IX och zink biliverdin kelat som är grönt och blått pigment och protoforfyrin IX som är svarta och bruna pigment (Kennedy och Vevers., 1976) vid äggskals bildningen (Lukanov, 2014). Andelen pigment bestäms av den dominanta autosomala genen Oocyan (O) och enligt ny forskning har man sett att genen som ansvarig för denna mutation är *SLCO1B3* (Lukanov, 2014).

De olika nyanserna från vitt till mörkbrunt beror på andelen pigment som täcker äggskalets utsida. Med blå färg blir hela äggskalet färgat, vilket innebär att den är lika blå både på in- och utsidan av skalet. Allelen O bestämmer om äggskalet blir blått och upptäcktes första gången i Araucana höns i Sydamerika (Sheppy, 2011). Hönor som lägger blå ägg är heterozygot (O/o⁺) eller homozygot (O/O) (Bartlett *et al.*, 1996). Äggen kan få olika nyanser av blå färg då man korsar rasen med en ras som lägger vita ägg. Korsar man istället in raser med bruna nyanser på sina ägg resulterar det i olika turkosa eller olivgröna nyanser på äggen (se Figur 6), (Sheppy, 2011). För att höns ska kunna lägga vita ägg måste hon vara homozygot för den ressesiva allelen (o⁺ / o⁺) och för bruna ägg måste den ärva gener som ger brunt äggskal (Punnett & Bailey, 1920). I en studie utförd av Punnett och Bailey (1920) korsades Gold Penciled Hamburg (vita ägg) med Chilean hönan (blåa ägg). Detta resulterade i att deras avkommor producerade ägg med både vita

och blå skal. Resultatet visade att Chilean hönan var heterozygot (O/o^+) för blåa äggskal och Gold Penciled Hamburg var homozygot (o^+/o^+) för vita äggskal (Punnett & Bailey, 1920).



Figur 6. Hönor som lägger blå ägg och korsas med hönor som lägger vita ägg ger olika blå nyanser på äggskalet. Hönor som lägger vita ägg och korsas med hönor som lägger bruna ägg ger olika bruna nyanser på äggskalet. Hönor som lägger blå ägg och korsas med hönor som lägger bruna ägg ger turkosa/olivgröna nyanser på äggskalet (Bild av Elin Jonsson).

Diskussion och slutsats

Jag tycker det är fascinerande hur vi har gått från att använda hönsen till religiösa seder, tuffäktning och produktionsdjur (Sheppy, 2011) till att vi idag även använder dem som ett "modedjur" genom att generera nya färger och mönster. Det var därför intressant att ta reda på några av de gener som är inblandade och kan bidra till alla dessa färger och mönster som vi får hos våra domesticerade hönor idag.

Genom litteraturstudiens gång har jag insett att det finns en hel del gener som är med och påverkar hönans färg och mönster på dess fjäderdräkt. Jag har även kommit till insikt under arbetets gång att man bara har hunnit skrapa lite på ytan till alla bidragande faktorer bakom alla dessa färger och mönster. Det man kan konstatera tillsammans med Smyth (1990) och många andra forskare är att pigmenten och då framförallt melanin har en betydande roll i vilken färg eller mönster hönans fjädrar kommer att få, dessutom att fjädrarnas struktur har betydelse. Då melanin syntetiseras till pigmenten eumelanin som ger hönans fjäderdräkt dess svarta eller blåa färg och att feomelanin ger fjädrarna den röd-bruna och gula färgen, och att helt avsaknad av melanin resulterar i vita fjädrar (Stevens, 1991).

Det har visats i flera studier att E-locuset orsakar växlingen mellan eumelanin och feomelanin, men även att det finns specifika gener som hämmar uttrycket av eumelanin och samspelar med E-locuset så som Co, Mh och Db. Det har även visat sig att C- och I-loci är epistatiska och bidrar med den vita fjäderdräkten (Stevens, 1991).

Sturtevant (1912) visade intressanta resultat, att det finns speciella könsbundna gener som S-locuset. Då det kan ge olika färger hos tuppar och hönor beroende på kön. Det var intressant att

Gunnarsson *et al.*, (2007) genom sin forskning har visat att det är den specifika *SLC45A2* genen på Z-kromosomen som är orsaken till det könsbundna S-locuset hos höns. Jag tycker det är fascinerande att det finns så många vackra mönster och att könet kan ha betydande roll för hur mönstret ser ut hos våra höns. Att det finns skillnader på hur breda ränder en tupp respektive en höna kan få med det randiga mönstret B. Men även att det påverkar hur snabbt fjädrarna växer, och resulterar i hur skarpa ränderna individen får. Jag tror även att mönster är bra på grund av dess kamouflerande effekt, då det kan skydda mot olika rovdjur. Ytterligare ett intressant faktum är att B ger en vit fläck på tuppens och hönans huvud och att fläcken blir olika stor beroende på fågelns kön (Hellström *et al.*, 2010). Det måste vara smidigt då man lätt kan könsortera kycklingarna när de är små genom att titta efter storleken på den vita fläcken på deras huvud.

FP är ett välfärdsproblem och det har gjorts en del forskning där sambandet mellan FP och hönans färg på fjäderdräkten har studerats. Resultaten man fick i försöken från Keeling *et al.*, (2004), Nätt *et al.*, (2006) och Bright (2007) var att man kunde konstatera att höns med färgad fjäderdräkt utsattes betydligt mer FP än höns med vitfärgad fjäderdräkt. Nätt *et al.*, (2006) kom även fram till att de hönor som var homozygota för vildtypgenen *PMEL17* var mer utsatta för FP. Keeling *et al.*, (2004) såg även att fjäderkondition hos hönor med färgade fjädrar av genotypen *i/i* blev i sämre skick om antalet *i/i* i förhållande till *I/I* hönor ökade i en grupp. Detta kunde Nätt *et al.*, (2006) inte styrka och det tror man beror på att det försöket utfördes på mindre grupper. Det skulle ha varit intressant att veta om Nätt *et al.*, (2006) hade fått samma resultat om de hade haft lika stora grupper som Keeling *et al.*, (2004). Efter att ha läst dessa studier tyder det på att färgen spelar in när det gäller FP och det skulle vara intressant att veta varför, och vilken mekanism det är som triggar igång att just färgade höns blir utsatta för FP.

Jag försökte även titta efter om det fanns något samband mellan äggskalets färg och hönans färg på fjäderdräkten. Att till exempel en specifik färg på fjäderdräkten hos hönan ger en viss färg på äggskalet, men har inte kunnat konstatera detta under litteraturstudiens gång.

Slutsatsen man kan dra är att mer forskning skulle behövas på de gener som styr fjäderdräktens färg och mönster för att kunna få en bättre bild över hur de hänger ihop. Då det enligt Stevens (1991) finns lite information om exakt vart man kan hitta generna och att fler finns att upptäcka då det har en betydande roll när det gäller hönans färg och mönster. Samt titta närmare på vilka mekanismer som ligger bakom de olika mönstren hos våra höns. Även mer forskning på beteende i förhållande till olika färger och mönster på fjäderdräkt skulle kunna göras för att studera om det finns några karakteristiska drag för olika färger eller mönster. Detsamma gäller FP och genen *PMEL17*, att titta närmare på varför den verkar trigga igång FP. Jag tycker det skulle vara intressant om mer forskning gjordes på äggskalets färg och om det finns ett samband mellan färgen på hönans fjäderdräkt och vilken färg äggskalet får och vad det beror på.

Referenser

- Bartlett, J. R., Jones, C. P. & Smith, E. J. (1996). Linkage Analysis of Endogenous Viral Element 1, Blue Eggshell, and Pea Comb Loci in Chickens. *Journal of Heredity*, 87(1), pp 67–70.
- Bateson, W. & Punnett, R. C. (1906). Experimental studies in the study of Pshysiology. *Poultry reports to the evolutionary committee of the royal society*, 3, 11-30.
- Blokhuis, H. J. & Wiepkema, P. R. (1998). Studies of feather pecking in poultry. *Veterinary Quarterly*, 20(1), pp 6–9.
- Bright, A. (2007). Plumage colour and feather pecking in laying hens, a chicken perspective. *British Poultry Science*, 48(3), pp 253–263.
- Brumbaugh, J. A., Bargar, T. W. & Oetting, W. S. (1983). A “new” allele at the C pigment locus in the fowl. *Journal of Heredity*, 74(5), pp 331–336.
- Brumbaugh, J. A., Chatterjee, G. & Hollander, W. F. (1972). Adendritic melanocytes: a mutation in linkage group II of the fowl. *The Journal of Heredity*, 63(1), pp 19–25.
- Chedekel, M. R., Subbarao, K. V., Bhan, P. & Schultz, T. M. (1987). Biosynthetic and structural studies on pheomelanin. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Protein Structure and Molecular Enzymology*, 912(2), pp 239–243.
- Crawford, R. D. (1990). *Poultry breeding and genetics*. (New York: Elsevier Science). pp 109-167.
- Farner, D. S. & King, J. R. (2013). *Avian Biology*. Elsevier. ISBN 9781483269429.
- Fumihito, A., Miyake, T., Sumi, S., Takada, M., Ohno, S. & Kondo, N. (1994). One subspecies of the red junglefowl (*Gallus gallus gallus*) suffices as the matriarchic ancestor of all domestic breeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91(26), pp 12505–12509.
- Gunnarsson, U., Hellström, A. R., Tixier-Boichard, M., Minvielle, F., Bed’hom, B., Ito, S., Jensen, P., Rattink, A., Vereijken, A. & Andersson, L. (2007). Mutations in SLC45A2 Cause Plumage Color Variation in Chicken and Japanese quail. *Genetics*, 175(2), pp 867–877.
- Hellström, A. R., Sundström, E., Gunnarsson, U., Bed’Hom, B., Tixier-Boichard, M., Honaker, C. F., Sahlqvist, A.-S., Jensen, P., Kämpe, O., Siegel, P. B., Kerje, S. & Andersson, L. (2010). Sex-linked barring in chickens is controlled by the CDKN2A/B tumour suppressor locus. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 23(4), pp 521–530.
- Keeling, L., Andersson, L., Schütz, K. E., Kerje, S., Fredriksson, R., Carlborg, Ö., Cornwallis, C. K., Pizzari, T. & Jensen, P. (2004). Chicken genomics: Feather-pecking and victim pigmentation. *Nature*, 431(7009), pp 645–646.
- Kennedy, G. Y. & Vevers, H. G. (1976). A survey of avian eggshell pigments. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 55(1), pp 117–123.
- Kerje, S., Carlborg, Ö., Jacobsson, L., Schütz, K., Hartmann, C., Jensen, P. & Andersson, L. (2003). The twofold difference in adult size between the red junglefowl and White Leghorn chickens is largely explained by a limited number of QTLs. *Animal Genetics*, 34(4), pp 264–274.
- Kerje, S., Sharma, P., Gunnarsson, U., Kim, H., Bagchi, S., Fredriksson, R., Schütz, K., Jensen, P., Heijne, G. von, Okimoto, R. & Andersson, L. (2004). The Dominant white, Dun and Smoky Color Variants in Chicken Are Associated With Insertion/Deletion Polymorphisms in the PMEL17 Gene. *Genetics*, 168(3), pp 1507–1518.

- Lukanov, H. (2014). Blue-green coloured eggs in gallus gallus domesticus. *Agricultural Science and Technology*, 6(1), pp 3–10.
- Morejohn, G. V. (1955). Plumage Color Allelism in the Red Jungle Fowl (*Gallus Gallus*) and Related Domestic Forms. *Genetics*, 40(4), pp 519–530.
- Nätt, D., Kerje, S., Andersson, L. & Jensen, P. (2006). Plumage Color and Feather Pecking—Behavioral Differences Associated with PMEL17 Genotypes in Chicken (*Gallus gallus*). *Behavior Genetics*, 37(2), pp 399–407.
- Ohno, S. (1960). Sex chromosomes and microchromosomes of *Gallus domesticus*. *Chromosoma*, 11(1), pp 484–498.
- Prum, R. O. (1999). The anatomy and physics of avian structural colours., 1999. pp 1633–1653.
- Punnett, R. C. & Bailey, P. G. (1920). Genetic studies in poultry. *Journal of Genetics*, 10(4), pp 277–292.
- Sheppy, A. (2011). The colour of domestication and the designer chicken. *Optics & Laser Technology*, 43(2), pp 295–301 (Colour and Design II: Colour in plants and animals - Inspiration for Design).
- Smyth, J. R., Jr., 1990 Genetics of plumage, skin and eye pigmentation in chickens, pp. 109–167 in *Poultry Breeding and Genetics*, edited by R. D. Crawford. Elsevier, Amsterdam.
- Smyth, J. R., Classen, H. L., Malone, G. W. & Moore, J. W. (1980). Genetics of the buttercup plumage pattern. *Poultry Science*, 59(11), pp 2373–2378.
- Smyth, J. R. & Somes, R. G. (1965). A new gene determining the columbian feather pattern. *The Journal of Heredity*, 56(4), pp 151–156.
- Somes Jr, R. G. (1988). International registry of poultry genetic stocks. Storrs Agricultural Experimental Station. Bulletin, 476
- Somes, R. G. (1980). The Mottling Gene, the Basis of Six Plumage Color Patterns in the Domestic Fowl. *Poultry Science*, 59(7), pp 1370–1374.
- Spillman, W. J. (1908). Spurious Allelomorphism: Results of Some Recent Investigations. *The American Naturalist*, 42(501), pp 610–615.
- Stevens, L. (1991). Genetics and Evolution of the Domestic Fowl, *Cambridge University Press*, pp 26-104.