

# 快慢羽鸡的翼羽长度与相关基因表达分析

白少川, 张乐超, 杜小龙, 郭艳丽, 王 涛, 高启萌, 王德贺, 李兰会

(河北农业大学 动物科技学院, 河北 保定 071001)

**摘要:** *PRLR* 和 *SPEF2* 基因重复是鸡快慢羽表型的分子基础, 为探究羽型的分子调控机制, 本试验量测了 19 和 21 胚龄 (E) 的快慢羽坝上长尾鸡和太行鸡主翼羽和覆主翼羽长度, 采用 RT-qPCR 检测鸡胚翅羽 *PRLR*、*SPEF2*、*BMP2* 和 *FST* 的表达变化。结果显示 19E 时坝上长尾慢羽鸡主翼羽比覆主翼羽长 1.35 mm ( $P<0.05$ ), 慢羽表型不明显; 而此时太行慢羽鸡主翼羽长于覆主翼羽 0.42 mm ( $P>0.05$ ), 慢羽表型明显。*PRLR* 和 *SPEF2* 在 2 个品种慢羽鸡的表达均显著高于快羽鸡 ( $P<0.05$ ), 分别在 1.4 和 2.0 倍以上; *SPEF2* 在 21E 坝上长尾快慢羽鸡表达均显著高于 19E ( $P<0.05$ )。*BMP2* 表达在坝上长尾慢羽鸡中显著高于快羽鸡 ( $P<0.05$ ), 而在不同胚龄太行快慢羽鸡中则无显著差异 ( $P>0.05$ ); *FST* 在 19E 坝上长尾慢羽鸡中表达量最低 ( $P<0.05$ ), 而太行鸡 19E 的慢羽鸡表达量最高 ( $P<0.05$ )。综上, 太行鸡在 19E 已表现慢羽表型, 而坝上长尾鸡的慢羽表型在 21E 才呈现; 推测 *PRLR* 和 *SPEF2* 在慢羽翅羽毛囊中的高表达, 以及 *BMP2* 和 *FST* 在太行鸡和坝上长尾鸡翅羽毛囊中的差异表达, 参与慢羽表型的形成。本试验的研究发现为阐明鸡羽型形成的分子调控提供理论依据。

**关键词:** 鸡; 羽型; 基因表达; 羽长

中图分类号: S831.2

文献标志码: A

开放科学 (资源服务) 标识码 (OSID):



## Analysis of the length of flight feathers and expression of related genes of early and late-feathering chickens

BAI Shaochuan, ZHANG Lechao, DU Xiaolong, GUO Yanli, WANG Tao, GAO Qimeng, WANG Dehe, LI Lanhui

(College of Animal Science and Technology, Hebei Agricultural University, Baoding 071001, China)

**Abstract:** Duplication of *PRLR* and *SPEF2* genes are the molecular basis of chicken early and late feather phenotype. In order to explore the molecular regulation mechanism of feather type, the length of main wing feather and overlying main wing feather of Bashang long-tailed chickens and Taihang chickens were measured at 19 and 21 embryonic age (E), and the expression changes of *PRLR*, *SPEF2*, *BMP2* and *FST* were detected by RT-qPCR. The results showed that the main wing feather of Bashang long-tailed late feathered chickens was 1.35 mm longer than that of overlying main wing feather at 19E ( $P<0.05$ ). The main wing feather of Taihang late feathered chickens was 0.42 mm longer ( $P>0.05$ ), displaying the obvious late feathered phenotype. The expression of *PRLR* and *SPEF2* in two late feathered chickens were significantly higher than that in early feathered chickens ( $P<0.05$ ). The expression

收稿日期: 2022-03-18

基金项目: 河北省自然科学基金 (C2021204087)。

第一作者: 白少川 (1997—), 男, 河北赞皇人, 硕士研究生, 从事家禽遗传育种研究。E-mail: 964224274@qq.com

通信作者: 李兰会 (1972—), 女, 河北枣强人, 副教授, 从事家禽遗传育种研究。E-mail: lanhuili13@163.com

本刊网址: <http://hauxb.hebau.edu.cn>

of *SPEF2* in 21E Bashang long-tailed early and late feathered chickens was significantly higher than that in 19E ( $P<0.05$ ). The expression of *BMP2* in Bashang long-tailed late feathered chickens was significantly higher than that in early feathered chickens ( $P<0.05$ ). But there was no significant difference in Taihang early and late feathered chickens of different embryonic ages ( $P>0.05$ ). The expression of *FST* was the lowest in 19E Bashang long-tailed late in chicken ( $P<0.05$ ), while the expression of Taihang chicken was the highest at 19E ( $P<0.05$ ). In conclusion, Taihang chickens showed late feathering phenotype at 19E, while Bashang long-tailed chicken showed late feathering phenotype at 21E. It is speculated that the high expression of *PRLR* and *SPEF2* in the feather follicles of late feathering and the differential expression of *BMP2* and *FST* in the feather follicles of Taihang chicken and Bashang long-tail chicken are involved in the formation of late feathering phenotype. The findings of this experiment provide a theoretical basis for clarifying the molecular regulation of chicken feather formation.

**Keywords:** chicken; feathering type; gene expression; feather length

鸡快羽和慢羽表型与性别相关,并由一对等位基因(K和k+)控制<sup>[1]</sup>。家禽生产中,以主翼羽长于覆主翼羽2 mm以上为快羽,其他情况为慢羽,作为羽型判断标准应用于雏鸡性别鉴定<sup>[2]</sup>,不仅节省人力,还能避免对雏鸡造成伤害,在我国地方鸡自别雌雄配套系生产中广泛应用<sup>[3-5]</sup>。

K基因的大片段重复由*PRLR*和*SPEF2*基因的部分重复*dPRLR-dSPEF2*融合基因构成<sup>[6-7]</sup>,*PRLR*和*dPRLR*反向定位在Z染色体上,分别与*dSPEF2*和*SPEF2*的5'末端以“头碰头”方式连接<sup>[8]</sup>。禽PRLR蛋白存在2个跨膜域<sup>[9]</sup>,与催乳素(PRL)结合后,可以激活JAK2-STAT5信号通路,从而控制靶标基因的表达。*SPEF2*基因主要表达于精子鞭毛中,在精子尾部发育中有至关重要的作用,RNA-seq测序发现该基因在卵巢中也有表达<sup>[10]</sup>,表明在没有纤毛结构的卵巢中该基因可能仍然具有功能。

骨形态发生蛋白(BMPs)对成骨细胞增殖分化、促进骨折愈合有积极作用<sup>[11]</sup>,除此之外BMP可以抑制毛囊的生长,维持毛囊休止期,且在毛囊发育的不同时期表达量不同<sup>[12-13]</sup>,其家族成员BMP2与Shh(Sonic hedge hog)参与调控羽毛的分支<sup>[14]</sup>。牦牛BMP2和*BMPR-1A*能够维持毛囊处于休止状态,Noggin阻断剂抑制BMP2的表达,使毛囊由休止期过渡到生长期<sup>[15]</sup>。卵泡抑制素(FST)作为一种单链糖蛋白对转化生长因子 $\beta$ 超家族许多成员如肌肉抑素和BMP等具有拮抗作用,过表达FST小鼠的肌肉重是野生小鼠的2~3倍<sup>[16]</sup>,FST可通过与BMP2结合抑制其发挥作用,阻断下游信号传导,从而影响毛囊发育<sup>[17]</sup>。

坝上长尾鸡和太行鸡作为河北省优质地方鸡品

种分别于2005年和2015年通过国家品种遗传资源委员会鉴定,被收入《国家畜禽遗传资源品种名录》。两品种鸡存在丰富的羽色遗传资源<sup>[18]</sup>,此外太行鸡*ev21*病毒占位区上游278 bp C>T的T突变型与*ev21*整合紧密连锁<sup>[19]</sup>,但在羽毛形成过程中主翼羽和覆主翼羽长度变化以及羽型相关基因的表达情况未见报道。

鸡毛囊在16胚龄时形态发生基本完成,之后绒羽逐渐形成,最终在胚胎期结束时羽型出现明显的区别。本研究以坝上长尾鸡和太行鸡为研究对象,测量19E和21E坝上长尾鸡和太行鸡主翼羽和覆主翼羽的长度,采用RT-qPCR检测鸡胚翅羽毛囊中*PRLR*、*SPEF2*、*BMP2*和*FST*基因的表达变化,以期探究基因表达对羽型形成的影响,为明确羽型形成的分子调控机制提供理论参考。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验材料

河北农业大学孵化室采集19E和21E坝上长尾鸡鸡胚各16枚,64枚19E和58枚21E太行鸡鸡胚毛囊、肝脏、主翼羽和覆主翼羽;北京全式金公司试剂:EasyPure® Genomic DNA Kit、RNAhold®、EasyPure® RNA Kit、Trans2K® Plus DNA Marker;保定康为世纪公司试剂:Super GelRed和2xES Taq MasterMix(Dye);大连宝生物公司试剂:PrimeScript™ RT reagent Kit with gDNA Eraser;苏州金唯智公司合成引物。

### 1.2 方法

1.2.1 主翼羽和覆主翼羽的羽长测量 采集坝上长尾鸡和太行鸡右翅第4和第5根主翼羽和覆主翼羽,游标卡尺量测羽长(mm),将第4和第5根羽长的

平均值作为羽长数据。

1.2.2 DNA 和 RNA 提取及 cDNA 的合成 按试剂盒使用说明提取坝上长尾鸡和太行鸡毛囊总 RNA 和肝脏 DNA, 电泳检测 DNA 和 RNA 的完整性; 将 RNA 反转录合成 cDNA, 使用鸡内参引物  $\beta$ -action 检验反转录成功与否。

1.2.3 坝上长尾鸡和太行鸡的羽型鉴定 羽型鉴定参考张秀玲<sup>[20]</sup>的双重 PCR 灰度值法。PCR 反应体系: DNA 模板 1  $\mu$ L, 上下游引物各 0.5  $\mu$ L, 2 $\times$ ES Taq MasterMix 5  $\mu$ L, ddH<sub>2</sub>O 补齐 10  $\mu$ L。PCR 反应程序:

95  $^{\circ}$ C 5 min, 95  $^{\circ}$ C 30 s, 60  $^{\circ}$ C 30 s, 延伸 72  $^{\circ}$ C 40 s, 24 个循环, 72  $^{\circ}$ C 5 min。

1.2.4 RT-qPCR 引物设计 根据 NCBI GenBank 数据库中鸡 *PRLR* (NM\_204854.1)、*SPEF2* (XM\_015277513.1)、*BMP2* (NM\_204358.1)、*FST* (NM\_205200.1)、 $\beta$ -action (L08165.1) 序列, 利用 Primer Premier 5.0 设计引物, 引物要求跨外显子, 并通过 NCBI Primer Blast 检验引物特异性。试验所用引物见表 1。

表 1 试验用引物

Table 1 Primers used in the experiment

引物名称 Primer	引物序列 (5'-3') Sequence for primer	产物长度 /bp Products length	退火温度 / $^{\circ}$ C T <sub>m</sub>
1305-S	CCTCCTTGCCAAACCTTAAT	1 305	60
1305-A	ATCAGCCAGATCCGTCAG		
857-S	ACTTACTGCCAGGGTGTGT	857	60
857-A	AAACTGCTACTCCGCTACTG		
PRLR-S	TGCTGGCATGAGGTATGTTGTT	123	60
PRLR-A	TATTGTAGGCTTTTCAGGAGGT		
SPEF2-S	CTAGCAAGCCTCCTGTCACC	90	60
SPEF2-A	AGCTAGCCACACGTTTCAGT		
FST-S	CTCTACAAGACCGACCTCA	279	60
FST-A	TTTCCCATCTAAGCCACA		
BMP2-S	GGGGTGGAATGACTGGAT	109	60
BMP2-A	AATGGCATGGTTTGTGAG		
$\beta$ -action-S	CTGTGCCCATCTATGAAGGCTA	139	60
$\beta$ -action-A	ATTTCTCTCTCGGCTGTGGTG		

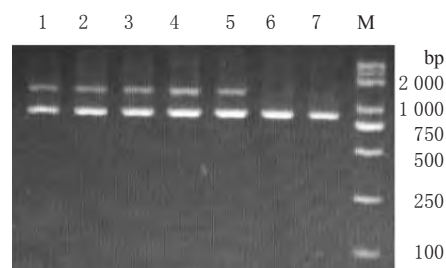
## 1.6 数据分析

采用  $2^{-\Delta\Delta C_t}$  法计算各基因的相对表达量。采用 SPSS 24.0 单因素方差分析两胚龄的快慢羽太行鸡和坝上长尾鸡的主翼羽和覆主翼羽长度差异和羽型相关基因表达变化, 组间差异进行 Duncan 多重比较,  $P < 0.05$  被认为差异显著。

## 2 结果与分析

### 2.1 坝上长尾鸡和太行鸡的羽型鉴定

电泳检测结果仅有 857 bp 扩增的个体为快羽鸡, 除 857 bp 外还存在 1 305 bp 扩增的个体为慢羽鸡, 该片段由慢羽鸡特有的融合基因扩增产生(见图 1)。



1~3. 坝上长尾慢羽鸡; 4~5. 太行慢羽鸡; 6. 坝上长尾快羽鸡; 7. 太行快羽鸡; M: Marker。

图 1 羽型检测凝胶电泳图

Fig.1 Gel electrophoresis images of feather type detection

不同品种鸡羽型见表 2, 19E 和 21E 坝上长尾鸡快慢羽各有 8 枚, 太行鸡 19E 与 21E 的快羽和慢羽型分别有 22 和 42、13 和 45 枚。

表 2 快慢羽鸡数量

Table 2 Number of early- feathering and late-feathering chickens

品种 varieties	胚龄 Embryo age	羽型 Feather types	
		快羽	慢羽
		Early-feather	Late-feather
坝上长尾鸡	19	8	8
	21	8	8
太行鸡	19	22	42
	21	13	45

## 2.2 快慢羽鸡主翼羽和覆主翼羽长度变化

快慢羽鸡主翼羽和覆主翼羽长度见表 3。19E 坝上长尾和太行慢羽鸡主翼羽分别长于覆主翼羽 1.35 mm ( $P<0.05$ ) 和 0.42 mm ( $P>0.05$ )，太行

慢羽鸡覆主翼羽显著长于坝上长尾鸡 ( $P<0.05$ )；另外，19E 坝上长尾快羽鸡的 2 种羽长均显著短于太行快羽鸡 ( $P<0.05$ )，表明 19E 前的坝上长尾鸡翼羽生长较慢或发育较晚，慢羽表型不明显。

19E 坝上长尾慢羽鸡的主翼羽略长于快羽鸡 ( $P>0.05$ )，21E 时显著短于快羽鸡 ( $P<0.05$ )；19 和 21E 的覆主翼羽均显著长于后者 ( $P<0.05$ )。19 和 21E 太行慢羽鸡的主翼羽均显著短于快羽鸡 ( $P<0.05$ )；19E 覆主翼羽略短于快羽鸡 ( $P>0.05$ )，21E 显著短于后者 ( $P<0.05$ )。由此可知，坝上长尾鸡慢羽表型的形成在于主翼羽生长速度的降低和覆主翼羽生长速度的提高，太行慢羽鸡在 19E 呈现慢羽表型后，其翼羽 21E 基本保持原来的生长态势。

表 3 19 和 21E 快慢羽鸡翼羽长度

Table 3 Length of flight feathers for early and late feathering chickens on 19E and 21E

胚龄 Embryo age	品种 Varieties	主翼羽 /mm Length of the primary		覆主翼羽 /mm Length of the primary covert	
		慢羽	快羽	慢羽	快羽
		Late-feather	Early-feather	Late-feather	Early-feather
19	坝上长尾鸡	5.22 ± 0.41 <sup>g</sup>	4.77 ± 0.37 <sup>gh</sup>	3.87 ± 0.39 <sup>i</sup>	2.95 ± 0.45 <sup>j</sup>
	太行鸡	5.82 ± 0.15 <sup>fg</sup>	7.72 ± 0.25 <sup>e</sup>	5.40 ± 0.12 <sup>fg</sup>	5.91 ± 0.21 <sup>f</sup>
21	坝上长尾鸡	9.85 ± 0.61 <sup>c</sup>	12.94 ± 0.63 <sup>a</sup>	10.98 ± 0.56 <sup>b</sup>	8.59 ± 0.58 <sup>d</sup>
	太行鸡	8.71 ± 0.23 <sup>d</sup>	13.24 ± 0.73 <sup>a</sup>	9.14 ± 0.20 <sup>d</sup>	9.85 ± 0.38 <sup>c</sup>

注：不同小写字母代表组间差异显著 ( $P<0.05$ )，相同小写字母代表差异不显著 ( $P>0.05$ )。

## 2.3 不同胚龄两品种快慢羽鸡羽型相关基因的表达变化

*PRLR* 在 19E 坝上长尾慢羽鸡表达量是快羽鸡的 1.61 倍 ( $P<0.05$ )，2 种羽型在 21E 的表达均显著降低 ( $P<0.05$ )，但羽型间无显著差异 ( $P>0.05$ )。19E 太行慢羽鸡的 *PRLR* 表达约为 19E 快羽鸡和 21E 快慢羽鸡的 4 倍以上 ( $P<0.05$ )，后三者表达无显著差异 ( $P>0.05$ )，太行快羽鸡的 *PRLR* 表达未随鸡胚发育出现显著变化 ( $P>0.05$ )。

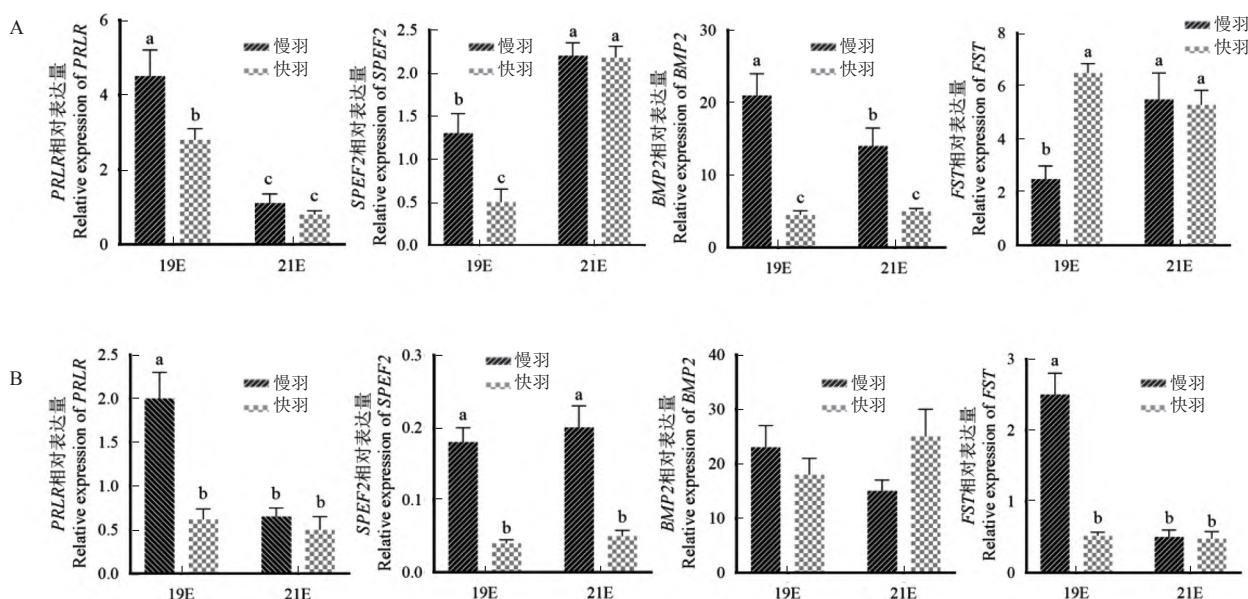
*SPEF2* 在 19E 坝上长尾慢羽鸡的表达为快羽鸡的 2.6 倍 ( $P<0.05$ )，21E 快慢羽鸡均显著升高 ( $P<0.05$ )，且达到相同水平 ( $P>0.05$ )；*SPEF2* 在 19 和 21E 太行慢羽鸡表达均显著高于同胚龄的快羽鸡 ( $P<0.05$ )，但 2 种羽型鸡的表达未随胚龄发生

显著变化 ( $P>0.05$ )。

*BMP2* 在 19E 坝上长尾慢羽鸡表达量显著高于 21E ( $P<0.05$ )，19E 和 20E 慢羽鸡表达量分别为快羽鸡的 4.6 倍和 2.8 倍 ( $P<0.05$ )，而快羽鸡的表达未随胚龄出现显著差异 ( $P>0.05$ )。太行鸡 *BMP2* 的表达量未随胚龄和羽型发生显著变化 ( $P>0.05$ )。

*FST* 在 19E 坝上长尾慢羽鸡的表达显著低于此时快羽鸡和 21E 的 2 种羽型鸡 ( $P<0.05$ )，后三者无显著差异 ( $P>0.05$ )。19E 太行快羽鸡和 21E 快慢羽鸡 *FST* 的表达量无显著差异 ( $P>0.05$ )，而 19E 太行慢羽鸡表达量分别为前三者的 5 倍 ( $P<0.05$ )。





注: 标记不同小写字母代表组间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 相同小写字母代表组间差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

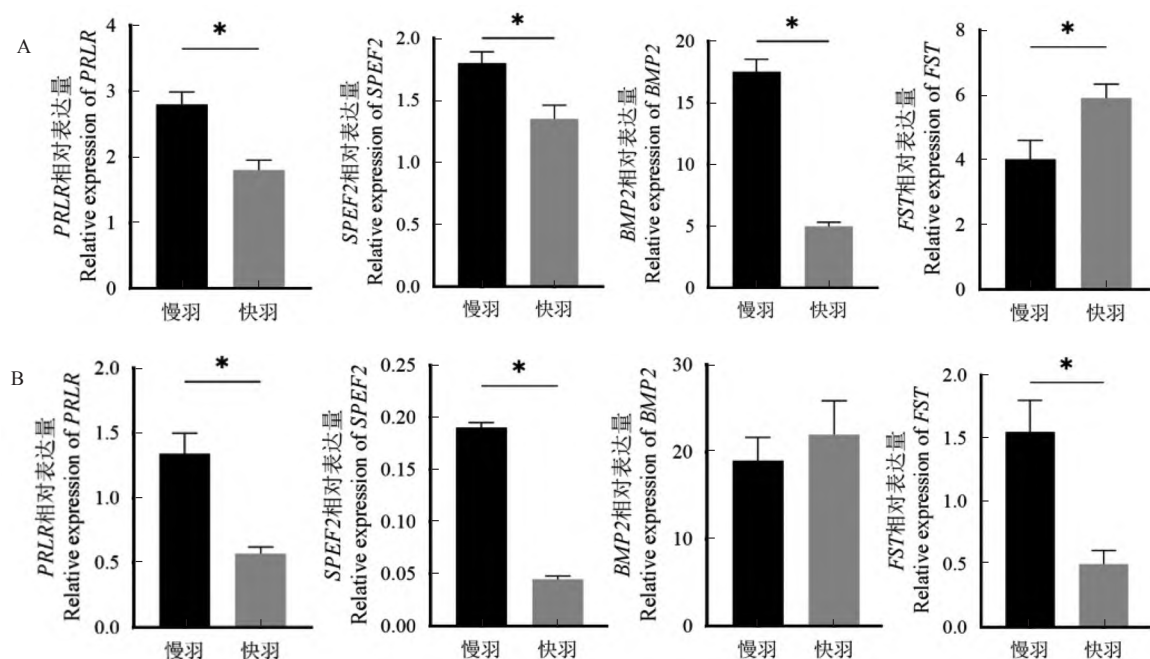
图2 坝上长尾鸡 (A) 和太行鸡 (B) 毛囊中基因的表达

Fig.2 Gene expression in hair follicles of Bashang long-tailed chickens (A) and Taihang chickens (B)

## 2.4 不同品种快慢羽鸡相关基因的表达变化

PRLR 和 SPEF2 在坝上长尾鸡和太行鸡上均表现出慢羽鸡表达显著高于快羽鸡 ( $P < 0.05$ ), 尤其在太行慢羽鸡表达量分别为快羽鸡的 2.3 倍和 4.2 倍; BMP2 在坝上长尾慢羽鸡的表达为快羽鸡的 3.4 倍 ( $P$

$< 0.05$ ), 而太行快慢羽鸡间无显著差异 ( $P > 0.05$ ); FST 在坝上长尾慢羽鸡的表达显著低于快羽鸡 ( $P < 0.05$ ), 而在太行慢羽鸡的表达为快羽鸡的 3.1 倍 ( $P < 0.05$ ) (见图 3)。



注: \* 代表组间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 无标记代表组间差异不显著 ( $P > 0.05$ )。

图3 坝上长尾鸡 (A) 和太行鸡 (B) 不同羽型毛囊中基因的表达

Fig.3 Differences of gene expression in follicles of Bashang Long-tail chicken (A) and Taihang chicken (B) with different feather type

### 3 讨论与结论

#### 3.1 快慢羽鸡主翼羽和覆主翼羽长度变化

配套系生产的商品鸡根据羽型自别雏鸡雌雄,主翼羽长于覆主翼羽 2 mm 以上为快羽,其它为慢羽。娄义州等发现不同日龄武农 1 系乌骨鸡主翼羽和覆主翼羽变异程度存在差异<sup>[21]</sup>,赵彩娟等发现 2 周龄快羽鸡覆主翼羽长度显著大于慢羽鸡<sup>[22]</sup>。本试验对 19E 和 21E 快慢羽坝上长尾鸡和太行鸡的主翼羽和覆主翼羽长度进行测量,发现 19E 前坝上长尾鸡的羽毛发育较晚或生长较慢;19-21E 坝上长尾慢羽鸡 2 种翼羽生长速度快于太行慢羽鸡,但其主翼羽相对于快羽鸡生长受到抑制。坝上长尾鸡的羽型分化时间较太行鸡晚,主翼羽和覆主翼羽生长速度差异是快慢羽表型形成的原因之一。

#### 3.2 快慢羽鸡基因表达变化

本试验发现 *PRLR* 基因在慢羽的坝上长尾和太行鸡胚翅羽毛囊中的表达均显著高于快羽鸡,这一结果与 Luo 等发现文昌慢羽鸡与快羽鸡的 *PRLR* 的表达一致<sup>[23]</sup>。Craven 等发现敲除 *PRLR* 的小鼠毛发周期休止期缩短,并提前进入毛囊的生长期<sup>[24]</sup>,提示 *PRLR* 在毛囊激活中起到抑制作用。白春艳等也提出 *PRLR* 对毛囊激活有抑制作用,是慢羽性状的主要候选基因<sup>[25]</sup>,*PRLR* 基因参与调控抑制慢羽鸡的羽毛生长发育。本试验对不同胚龄鸡胚翅羽毛囊 *PRLR* 的表达分析发现,19E 坝上长尾和太行慢羽鸡的表达高于快羽鸡,且高于 21E 快慢羽鸡间差异。另一方面,19E 快羽的坝上长尾鸡的表达高于 21E 的慢羽鸡,而 19E 太行快羽鸡与 21E 的太行快慢羽鸡表达无差异,这与 19E 的慢羽表型坝上长尾鸡未形成而太行鸡已显现,19E 坝上长尾鸡快羽鸡主翼羽和覆主翼羽长度均短于同胚龄坝上长尾慢羽鸡和太行快羽鸡一致,表明 19E 时坝上长尾快羽鸡高浓度的 *PRLR* 抑制快羽鸡毛囊的生长发育。

*SPEF2* 由于存在 ATP/GTP 结合位点和富含脯氨酸的结构域,因此被认为可能与羽毛生长通路中的信号转导有关。本试验发现除 21E 坝上长尾快慢羽鸡外,*SPEF2* 在坝上长尾和太行慢羽鸡中的表达均高于快羽鸡,Zhao 等研究表明,在 1 日龄绿壳快羽和慢羽蛋鸡中 *SPEF2* 的表达一致<sup>[26]</sup>,说明在鸡胚羽毛发育过程中 *SPEF2* 与 *PRLR* 协同作用发挥抑制慢羽羽毛生长的作用。本试验还发现 21E 坝上长尾

2 种羽型鸡的 *SPEF2* 表达均高于 19E,且快慢羽间无差异,这可能与坝上长尾鸡慢羽表型分化较晚或翅羽生长速度的差异有关。

19E 和 21E 坝上长尾慢羽鸡 *BMP2* 表达量均高于快羽鸡,提示 *BMP2* 可能存在抑制毛囊发育的功能,与宋亮丽发现牦牛 *BMP2* 发挥维持毛囊休止状态功能相似<sup>[15]</sup>。但在太行快慢羽鸡中各胚龄之间表达量无差异,可能太行鸡羽型分化完成早,*BMP2* 抑制毛囊发育功能已完成。Liu 等发现 *FST* 可通过与 *BMP2* 结合抑制其发挥作用,阻断下游信号转导,从而影响毛囊发育,*FST* 对 *BMP2* 有拮抗作用<sup>[17]</sup>,试验发现 19E 坝上长尾慢羽鸡 *FST* 表达量低于快羽鸡,说明慢羽鸡中 *FST* 对 *BMP2* 的拮抗作用较低,*BMP2* 能发挥抑制毛囊发育的功能。21E 坝上长尾慢羽鸡 *FST* 显著高于 19E,且与同胚龄快羽鸡之间无差异,此时羽型已经完成分化,表明高水平 *FST* 发挥对 *BMP2* 的拮抗作用,羽毛发育生长加快。同理,19E 太行慢羽鸡中 *FST* 的高表达,也是太行慢羽鸡此时羽型分化完成所致。

本试验通过测量翅羽长度和基因表达定量发现,太行鸡在 19 胚龄已表现慢羽表型,而坝上长尾鸡的慢羽表型在 21 胚龄才呈现;推测 *PRLR* 和 *SPEF2* 在慢羽鸡翅羽毛囊中的高表达,及 *BMP2* 和 *FST* 在太行鸡和坝上长尾鸡翅羽毛囊中的差异表达,参与鸡慢羽表型的形成。

#### 参考文献:

- [1] Serebrovsky A S. Crossing-over involving three sex-linked genes in chickens [J]. The American Naturalist, 1922,56(647):571-572.
- [2] Fang G J, Jia X Z, Li H, et al. Characterization of microRNA and mRNA expression profiles in skin tissue between early-feathering and late-feathering chickens [J]. BMC Genomics, 2018, 19(1):399-410.
- [3] 初芹,张剑,张尧,等.北京油鸡羽速自别雌雄配套系构建及应用研究 [J]. 中国家禽, 2018,40(19):12-16.
- [4] 崔慎坤,乔西波,田春雷,等.寿光鸡快慢羽自别雌雄配套系的建立与应用 [J]. 中国家禽, 2016,38(22):64-66.
- [5] 王海洲,赵纪华,贾晓晖.日照麻鸡快慢羽纯系的选育及自别雌雄效果分析 [J]. 中国家禽, 2016,38(9):54-56.
- [6] Elferink M G, Vallé e A A A, Jungerius A P, et al. Partial duplication of the *PRLR* and *SPEF2* genes at the late feathering locus in chicken [J]. BMC Genomics,

- 2008,9(1):391-398.
- [7] Takenouchi A, Toshishige M, Ito N, et al. Endogenous viral gene *ev2l* is not responsible for the expression of late feathering in chickens [J]. *Poultry Science*, 2018,97(2):403-411.
- [8] 白少川,李楠,王德贺,等.慢羽鸡 *PRLR* 和 *SPEF2* 基因连接方式和融合基因双向转录研究[J].河北农业大学学报,2021,44(3):85-91.
- [9] Paré P, Redes G, Paixao-Cortes V R, et al. Molecular evolutionary insights from *PRLR* in mammals [J]. *General and Comparative Endocrinology*, 2021,309: 113791-113800.
- [10] Papathodorou I, Fonseca N A, Keys M, et al. Expression Atlas: gene and protein expression across multiple studies and organisms [J]. *Nucleic Acids Reserch*, 2017, 46:246-251.
- [11] Yang X M, Mou D G, Yu Q Y, et al. Nerve growth factor promotes osteogenic differentiation of MC3T3-E1 cells via BMP-2/Smads pathway [J]. *Annals of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*, 2022,239:151819-151826.
- [12] Millar S E. Molecular mechanisms regulating hair follicle development [J]. *J of Invest Dermatol*, 2002,118(2):216-225.
- [13] Botchkarev V A, Sharov A A. BMP signaling in the control of skin development and hair follicle growth[J]. *Differentiation*, 2004,72(9/10):512-526.
- [14] Yu M K, Yue Z C, Wu P, et al. The biology of feather follicles [J]. *The Int J Dev Biol*, 2004,48(2/3):181-191.
- [15] 宋亮丽. TGF- $\beta$ 、BMP2 和性激素相关蛋白对牦牛毛囊周期的调控研究[D].兰州:甘肃农业大学,2019.
- [16] Lee S J, McPherron A C. Regulation of myostatin activity and muscle growth [J]. *PNAS*,2001,98(16): 9306-9311.
- [17] Liu N, Yin Y, Wang H Y, et al. Telomere dysfunction impairs epidermal stem cell specification and differentiation by disrupting BMP/pSmad/P63 signaling [J]. *PLoS Genet*, 2019,15(9):e1008368.
- [18] 郭艳丽,李楠,王德贺,等.河北地方鸡羽色候选基因 *SOX10*、*SLC45A2* 和 *Tyr* 变异研究[J].河北农业大学学报,2021,44(4):82-88.
- [19] 葛琳涵,白少川,李雪梅,等.鸡内源性白血病病毒 *ev2l* 与其侧翼区 SNP 位点的连锁关系[J].河北农业大学学报,2020,43(6):101-107.
- [20] 张秀玲.鸡羽速基因型鉴定与快慢羽太行鸡卵巢组织相关基因表达研究[D].保定:河北农业大学,2015.
- [21] 娄义洲,徐寒梅,娄锋,等.武农 I 系乌骨鸡快慢羽系羽毛生长速度与体重关系的研究[J].云南畜牧兽医,2001(4):3-4.
- [22] 赵彩娟,刘小辉,李祥龙,等.羽色和羽型对坝上长尾鸡羽毛生长脱换的影响[J].黑龙江畜牧兽医,2016(5): 123-128.
- [23] Luo C L, Shen X, Rao Y S, et al. Differences of Z chromosome and genomic expression between early- and late-feathering chickens [J]. *Mol Biol Rep*, 2012, 39(5): 6283-6288.
- [24] Craven A J, Ormandy C J, Robertson F G, et al. Prolactin signaling influences the timing mechanism of the hair follicle: analysis of hair growth cycles in prolactin receptor knockout mice [J]. *Endocrinology*, 2001, 142(6): 2533-2539.
- [25] 白春艳,陈强,杨长锁,等.鸡羽速基因与内源禽白血病病毒的关系及其在育种中的应用[J].中国家禽,2011, 33(8):5-8.
- [26] Zhao J, Yao J, Li F, et al. Identification of candidate genes for chicken early- and late-feathering [J]. *Poult Sci*, 2016,95(7):1498-1503.

(责任编辑:李川)