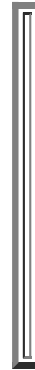


ORO E ARGENTO



Introduzione

In un pollo che non sia totalmente bianco le aree del piumaggio non eumelanizzate contengono feomelanina la quale conferisce un colore che può variare dal mogano scuro al fulvo pallido, potendo diversificarsi in fenotipi intermedi, come il petto salmone della femmina selvatica e il mantello delle femmine frumento. Nel caso del mogano e della colorazione salmone del petto si rammenta che sono in gioco delle varietà di feomelanina: i tricocromi.

Spesso gli allevatori, spinti da pure finalità estetiche, amano introdurre la mutazione argento nella colorazione di base con lo scopo di ottenere un soggetto bianconero. Gli standard traboccano di varietà che differiscono tra loro unicamente per la presenza o per l'assenza di feomelanina: Wyandotte oro orlo nero e argento orlo nero, Brahma fulvo columbia e bianco columbia, Livorno dorata e argentata, Phoenix collo oro e collo argento. La presenza o l'assenza della feomelanina è utile dal punto di vista industriale e commerciale in quanto, essendo i geni S e s⁺ legati al sesso, all'atto della schiusa si possono agevolmente separare maschi e femmine.

1. Il locus S

Tra i caratteri legati al sesso il gene dell'**argento S** e il suo allele **oro s⁺** furono tra i primi a essere studiati. Essi **interferiscono solo con la sintesi della feomelanina** e non con quella dell'eumelanina. Questo postulato risulta chiaro se analizziamo un gallo dorato in cui sia stato introdotto il gene S dell'argento oppure il gene I del bianco dominante: nel primo caso si verifica un piumaggio detto *silver duckwings* (argento ali d'anatra), nel secondo caso otteniamo la varietà *pile* (bianco spalle rosse). Non è stato facile arrivare alla comprensione del meccanismo d'azione del gene S, in quanto l'effetto è **fortemente influenzato da geni modificatori**.

Solo nel 1912 Sturtevant e Davenport stabilirono che i due alleli si trasmettono col sesso e arguirono che generalmente S è dominante su s⁺. L'incompleta dominanza del primo sul secondo a volte rende difficile identificare la presenza dell'allele S. Inoltre, l'entità della dominanza posseduta da S sembra variare a seconda degli incroci, per cui nello stabilire i rapporti di dominanza dovrebbero senz'altro essere **implicati alcuni geni modificatori**. Notando l'incapacità di S a sopprimere completamente la feomelanina, questo gene fu anche denominato **gene fesso**.

Anche se s⁺ è stato generalmente considerato responsabile del pigmento rosso, il suo ruolo specifico nella feomelanizzazione è ancora sconosciuto. Talora la comparsa di pigmento rosso in femmine S/W in quantità tale da riuscire quasi a mascherare l'espressione dell'argento, suggerisce che s⁺ non svolge un ruolo critico nella sintesi della feomelanina.

Il locus S **potrebbe condizionare la disponibilità di gruppi sulfidrilici**, per cui l'allele S potrebbe **inibire l'incorporazione dei sulfidrilici durante la fase terminale della sintesi feomelanica**. In uno studio ultrastrutturale condotto da Brumbaugh nel 1971 e che riguardava il momento della formazione di piume S e s⁺, si è visto che il locus S non esplica nessun effetto apparente sull'eumelanogenesi; inoltre, i melanociti sono presenti in numero normale nelle piume in via di sviluppo delle aree bianche non feomelaniche; queste cellule pigmentarie svolgono attivamente il loro compito di sintesi melanica e contengono numerosi premelanosomi semplici o composti, con poca o nulla feomelanina depositata sulla matrice. Che le piume argentate siano dotate di un sistema pigmentario competente era stato già dimostrato anni addietro da Cohen (1959).

Un intervento degli ormoni sessuali sull'espressione dell'argento e dell'oro fu suggerita da Nickerson nel 1946: i maschi castrati di Campine argento con piumaggio femminile depositavano pigmento rosso sulle piume in rigenerazione, piume che avevano perso il loro *pabulum* di estrogeni derivati dal testosterone attraverso l'aromatasi. I suoi studi furono inficiati dal piumaggio femminile preesistente alla castrazione, seguito com'è ovvio da un piumaggio maschile, sul quale appunto si era osservata l'inversione del pigmento. Studi successivi hanno dimostrato che **ambedue gli ormoni sessuali, maschile e femminile, sono implicati nell'indurre la sintesi feomelanica** e da culture in vitro di melanociti si è visto che gli

estrogeni sono in grado di ripristinare la capacità a produrre feomelanina da parte di cellule che altrimenti avrebbero prodotto solo eumelanina.

È molto interessante il fatto che **l'argento non è in grado di mascherare il color salmone** sia della femmina selvatica che delle femmine frumento. Questo spiega la persistenza del petto salmone nelle femmine dorate di varietà argento, come Dorking grigio argento 🐣🐣, Combattente Inglese Moderno argento ali d'anatra, e spiega anche il piumaggio particolare della femmina Faverolles salmone 🐣🐣. L'aggiunta di Co, possibilmente associato a Db e a Ml, è in grado di alterare il pigmento salmone, che può così venir facilmente soppresso da S.

Frequentemente l'argento si è dimostrato ipostatico nei confronti del nero esteso e del bianco, e forse questo comportamento è in parte dovuto all'azione soppressiva sulla sintesi feomelanica. Probabilmente questo fatto riveste scarsa importanza nelle colorazioni nere, ma pare che il gene S sia un **ingrediente standard della Plymouth Rock barrata**. Sebbene un soggetto bianco recessivo possa essere dotato sia di S che di s⁺, l'argento si dimostra molto importante nel genotipo di un soggetto con bianco dominante.

Sia l'argento che l'oro si esprimono facilmente nel piumino di un pulcino con restrizione columbia, e ciò è dovuto in gran parte alla presenza del gene Co. Nessuno dei due alleli si esprime invece nei pulcini con genotipo E, in quanto la colorazione bianco crema del ventre rappresenta la mancata migrazione (o la mancata messa in funzione) degli eumelanoblasti, e non è espressione di S.

Argento e oro si possono facilmente identificare nel piumino e⁺ 🐣🐣, e^{bc} e probabilmente e^s, con certezza senz'altro minore nel piumino dei pulcini e^b, specie delle varianti più scure. È quasi impossibile separare l'argento e l'oro in pulcini e^{wh} e e^y se non è contemporaneamente presente Co.

Prima di procedere all'analisi separata degli alleli del locus S, vale la pena di precisare un gene al quale non è stato finora dato un simbolo ma che svela bene la sua presenza in alcune situazioni cromatiche che altrimenti rimarrebbero prive di un'esatta interpretazione. La sua azione è invocata da Gankema per la Livorno argento *spalle rosse*.

2. Rosso autosomico

Rosso autosomico

Il primo a suggerire il termine di rosso autosomico fu Hutt nel 1949. L'espressione di questo gene è indipendente da quella dell'oro legato al sesso. I maschi omozigoti per l'argento, quindi S/S, possono mostrare il rosso autosomico al dorso e alle piccole copritrici alari, come è

osservabile nella variante cromatica dei cosiddetti **Galli argentati spalle rosse**: Livorno, Faverolles, Combattente Inglese *golden duckwings* e nei tipi non standardizzati di frumento argentato e frumento argentato blu. La presenza di questo gene è stata ipotizzata anche per i soggetti **pile meglio colorati**, nei quali dorso e piccole copritrici sono ricchi in rosso profondo, un rosso color sangue. Anche Kimball nel 1960 seguì il cammino aperto da Hutt, ipotizzando che questo rosso particolarmente intenso, insensibile al gene dell'argento, sia dovuto a un intensificatore del rosso.

3. Argento

S - silver

**Legato al sesso, incompletamente dominante, allele di s^+ e di s^{al}
Gruppo di associazione V - cromosoma Z**

L'argento inibisce la produzione del pigmento rosso, ma non ha effetto sul nero. I pulcini dotati di questo allele possono essere bianchi, crema, grigio argento oppure neri; possono portare dei segni dorsali su sfondo bianco.

Il gene S è presente in molte razze. Essendo legato al sesso, può dar luogo a differenti espressioni fenotipiche: la gallina è sempre emizigote per cui sarà o dorata o argentata, mentre il gallo può essere S/S, quindi argentato, oppure S/ s^+ per cui ha una tinta intermedia tra il dorato e l'argentato, in quanto **S non domina su s^+ in modo netto**, perlomeno nelle razze con piumaggio normale, non da gallina.

La contemporanea presenza dei geni dell'argento e dell'oro in soggetti neri o bianchi può essere stabilita solo attraverso incroci. **L'argento è un gene molto utile se incorporato in una colorazione bianca**, essendo in grado di ridurre le chiazze di pigmento che talora trapelano - meglio sarebbe *trapiumano* - parzialmente, anche se la sintesi feomelanica è in teoria bloccata. Può inoltre liberare le spalle dai riflessi ottone in maschi bianchi. Anche la presenza dell'oro può risultare utile, in quanto contribuisce notevolmente a migliorare i riflessi verdi del piumaggio nero.

Spesso gli allevatori impiegano maschi neri con tracce di rosso su spalle e mantellina nell'erronea convinzione che questo rosso possa migliorare i riflessi verdi. Ma attenzione, non si tratta della stessa cosa, in quanto le piume rosse residue sono solo espressione di un'eterozigosi per il gene E. Non deve destare meraviglia il fatto che, **nella maggior parte dei casi testati**, Wyandotte bianca, Plymouth Rock barrata e Ancona sono portatrici dell'argento, mentre Minorca, Sumatra e Langshan nere sono dotate dell'oro.

Stando allo standard [notare l'allitterazione! [\[1\]](#)], **il maschio Faverolles salmone** deve possedere il triangolo dell'ala bianco, per cui è necessaria la presenza dell'argento, capace di trasformare l'abituale oro di quest'area del piumaggio. A parte la mantellina che è quasi argento, più precisamente giallo paglia, la restante livrea è nera o mogano chiaro. Fu Kimball a dimostrare che ciò è dovuto agli intensificatori del rosso in grado non solo di rendere vana l'azione dell'argento a livello del dorso, delle spalle e delle piccole copritrici, ma che addirittura sono in grado di incrementare l'intensità della pigmentazione rossa in queste aree. Per cui il maschio di Faverolles salmone è un ottimo esempio di varietà argento dotata di una buona dose di rosso autosomico.

Le osservazioni sulle femmine di Wyandotte nana argento orlo nero, cioè *silver laced* 🍷 - 🍷, indicano che il piumaggio adulto, finché perdura la deposizione, è incline a tingersi di **ruggine** cui si associa del nero nella parte centrale della piuma. Inoltre, le femmine di parecchi ceppi hanno aspetto rugginoso a carico delle remiganti secondarie mentre i maschi sono dotati di pigmento rosso alle spalle. Si può aggiungere che alcuni maschi bianco columbia, come Brahma, Sussex e Wyandotte, posso presentare un biondo sabbia sulle copritrici alari, particolarmente su quelle più prossime al tronco. Per cui l'allevatore deve possedere un'estrema cura nonché una buona dose d'esperienza al fine di mantenere l'argento il più puro possibile tutte le volte che seleziona un gruppo di riproduttori. Allevando Wyandotte nane con disegno pluriorlato argento, Carefoot ha potuto osservare che le migliori femmine argento provenivano da maschi con un triangolo dell'ala il più corretto possibile. Spesso in questa sede è presente un tratto sporco di ruggine disposta tra l'argento e il nero nella parte centrale delle secondarie, che sono quelle che danno origine al triangolo dell'ala. Sono proprio i maschi senza questa ruggine a garantire i discendenti migliori.

L'effetto dell'argento può ridursi con l'avanzare dell'età: galline molto anziane, e solamente per questo motivo, possono gradualmente sviluppare parecchia ruggine. È ovvio che questa situazione è molto meno importante di quanto lo sia in un soggetto giovane destinato a una mostra. La strada migliore per assicurare una bella progenie argento è quella di disporre di galline che, anche se vecchie, sono indenni da ruggine.

L'argento non è solo in grado di eliminare l'oro: **cambia un piumino color tannino in bluastro**. Essendo l'argento il più delle volte in grado di eliminare l'oro, gli allevatori dispongono di due variazioni su un tema: l'impiego di maschi argento con femmine oro può produrre drammatici miglioramenti nella qualità della progenie argentata, progenie che sarebbe rimasta inferiore alla controparte oro. Dal momento che maschi argento omozigoti generano solo figlie argentate, se queste ereditano dalla madre dorata qualche gene utile non legato al sesso, si verifica un miglioramento della linea argentata.

Carefoot è ricorso a questo postulato per **ottenere femmine di Wyandotte nana pluriorlato**

argento a partire da femmine anch'esse pluriorlate, ma oro, accoppiando le dorate con un Brahma nano *dark* [2], procedendo poi alla graduale eliminazione di tutte le caratteristiche non appartenenti alla Wyandotte. Questa metodica può essere applicata a qualunque varietà oro, purché si disponga di un gruppo numeroso di femmine dorate di elevata qualità.

Per conferire al bianco un particolare splendore dovuto all'argento si può incrociare il Combattente Inglese argento ali d'anatra con un bianco dominante. È facile prevedere cosa può scaturire a carico del piumaggio. Attenti solamente alla colorazione dei tarsi, problema del quale parleremo nel capitolo apposito.

4. Oro

s⁺ - gold

**Legato al sesso, recessivo, allele di S e di s^{al}
Gruppo di associazione V - cromosoma Z**

Il gene dell'oro è **necessario per la sintesi della feomelanina**. I pulcini forniti di questo gene sono camoscio, rossi, fulvi, oppure neri, magari con segni dorsali su sfondo camoscio oppure rosso. È un gene obbligatoriamente presente in tutte le varietà con feomelanina, quindi nelle colorazioni fulve, rosse, brune, dorate, limone, perniciate.

5. Albinismo imperfetto

s^{al} - imperfect albinism

**Legato al sesso, recessivo, allele di s⁺ e di S
Gruppo di associazione V - cromosoma Z**

Per il locus S è stata proposta l'esistenza di un terzo allele, s^{al}, responsabile dell'albinismo imperfetto legato al sesso, subordinato ai primi due alleli. [Se ne parlerà](#) a proposito del piumaggio bianco. Sebbene i dati relativi a questo allele siano probanti per la sua appartenenza al locus S, pare che la sua presenza in tale sede sia in grado di creare degli strani *compagni di stanza*.

Il gene s⁺, e il suo allele incompletamente dominante S, si esprimono solo nella parte non-eumelanizzata delle piume, mentre s^{al} è **in grado di ridurre sia la feomelanina che l'eumelanina, con effetto maggiore sull'eumelanina**. La descrizione ultrastrutturale del premelanosoma argento fornita da Brumbaugh differisce nettamente da quella di Boissy

relativa all'albinismo legato al sesso, altrimenti detto *imperfetto*. Se è corretta l'affermazione di Brumbaugh secondo cui s^+ è deputato all'incorporazione dei sulfidrilici in modo da spingere e commutare la biosintesi verso la feomelanogenesi, allora il ruolo dell'allele s^{al} è difficile da immaginare. L'albinismo legato al sesso avrebbe una distanza di 1,2 unità crossover dal locus S, e una simile distanza, che è piccola, non invalida la possibilità che si tratti di alleli. Gli incroci finora eseguiti non hanno potuto risolvere il problema alla radice, per cui bisognerebbe considerare una tale situazione come legata ad **alleli multipli e non come alleli presenti a turno**.




6. DIFFERENZE NELL'ESPRESSIONE DELLA FEOMELANINA

Sono già stati citati alcuni geni in grado di diluire o di cambiare il colore della feomelanina. Il gene Co di restrizione del nero impartisce alla feomelanina una tonalità arancio rosso, Db la trasforma in arancio marrone, il gene ig conferisce una sfumatura limone. Il gene Di diluisce la feomelanina e il mogano Mh le impone una tinta rosso-marrone, specie se sono contemporaneamente presenti e^{wh} oppure e^y . L'azione dei suddetti geni verrà analizzata più avanti. Per ora ci soffermeremo su di una serie allelica non da tutti accettata.

6.1. Scurente della feomelanina

Dk - Dk^l - dk⁺ - darking

**Serie allelica ipotetica con rapporto di dominanza $Dk > Dk^l > dk^+$
Gruppo di associazione sconosciuto**

Kimball, senza poter addurre dati probanti, ha affermato l'esistenza di una serie allelica in grado di scurire la feomelanina. L'allele più dominante della serie - Dk, *darking* - sarebbe presente nello *Spangled Game* (Combattente pagliettato), in alcune varietà perniciate e nella Cornish fagianata, o scura, o *dark* [3]  -  - . L'allele Dk^l è presente nella Livorno perniciata scura (la lettera elle minuscola sta per Leghorn), che gli Statunitensi apprezzano molto. Secondo Jeffrey, a scurire questa varietà interverrebbe il mogano. L'allele più recessivo dk⁺ è stato proposto per la sottospecie indiana del Gallo Rosso della giungla, *Gallus gallus murghi*.

6.2. Effetto quantitativo - Geni soppressori

Gli studi relativi alle basi genetiche dell'intensificazione feomelanica hanno cercato di attribuire delle differenze ben precise ai numerosi geni in causa difficilmente identificabili. Parecchie osservazioni sono state fatte sulla Rhode Island Red (RIR) che presenta linee da esposizione molto scure, nonché linee più chiare con pigmentazione d'intensità variabile e impiegate a scopi alimentari.

Per comprendere il meccanismo dell'espressività e dell'ereditarietà di una feomelanogenesi così mutevole, sono state utilizzate 3 razze: RIR, New Hampshire (NH) e Orpington Fulva (OF), che dal punto di vista cromatico rappresentano rispettivamente la forma scura, intermedia e chiara. Fu misurata l'intensità feomelanica nel reincrocio [4] di ceppi parentali puri con F₁ e con F₂ ricorrendo alla determinazione della densità ottica dell'estratto dell'intera piuma.

Non fu possibile identificare l'effetto di geni singoli, concludendo pertanto che deve esistere **un'ereditarietà di tipo quantitativo nella maggior parte dei casi che manifestano una differente intensità feomelanica**. Le differenze tra RIR e NH pare siano dovute all'azione additiva di un gene, ma l'OF era portatrice di geni soppressori della feomelanina che in parte erano dominanti o epistatici sui geni pigmentari di RIR e NH. Tali **geni soppressori** potrebbero essere Di e Cb trovati nella Minorca fulva.

6.3. Sistemi genici separati per melanine e tricocromi

Quando gli estratti di piuma intera furono separati con la cromatografia, le frazioni marroni della feomelanina, che compongono la parte maggiore del pigmento, apparvero nuovamente ereditate poligenicamente. I risultati hanno suggerito che **sistemi genici separati controllano le differenze qualitative fra tricocromi e melanine**.

6.4. Azione degli estrogeni

Tutti i maschi dei gruppi in studio erano più scuri delle femmine corrispondenti, ad eccezione dei maschi NH puri. È stata inoltre riscontrata la presenza del gene dell'impiumamento lento K, legato al sesso, nei soggetti con feomelanina più scura, e si è confermato che il tasso di estrogeni è in grado di ridurre la densità della feomelanina in più del 57% dei soggetti più chiari. Ciò spiega l'**antagonismo tra una maturità sessuale precoce e una colorazione rossa più intensa**: pertanto, le tardone sono più scure. Si è giunti anche a concludere che un piumino più scuro alla nascita sarebbe predittivo di un piumaggio adulto maggiormente pigmentato.

Il sospetto che gli estrogeni siano in grado di ridurre l'intensità della feomelanina non può non sorgere osservando le Barbuta Belghe Quaglia: i maschi hanno un mantello fulvo rossiccio 🐣🐣, mentre le femmine sono nettamente più chiare, talora slavate. Naturalmente questa mia osservazione richiederebbe uno studio appropriato per chiarire l'intima causa di questa netta differenza tra i due sessi. In questo caso è troppo semplicistico attribuire l'attenuazione della feomelanina agli estrogeni, in quanto si tratta di un fenotipo piuttosto costante, mentre nello studio che stiamo analizzando il tasso di estrogeni si è dimostrato capace di ridurre la feomelanina all'incirca nel 57% dei soggetti più chiari.

Riporto ancora quanto riferito in precedenza, tanto per non perdere il filo di questo discorso che è molto intricato: **ambidue gli ormoni sessuali, maschile e femminile, sono implicati nell'indurre la sintesi feomelanica** e da culture in vitro di melanociti si è visto che gli estrogeni sono in grado di ripristinare la capacità a produrre feomelanina da parte di cellule che altrimenti avrebbero prodotto solo eumelanina

7. Applicazioni pratiche di quando l'oro è sostituito dall'argento

Negli uccelli, a differenza di quanto accade nei mammiferi, è la femmina a determinare il sesso della discendenza. I cromosomi sessuali non servono solo a determinare il sesso. Essi portano diversi geni come ogni altro cromosoma ma, per rendere più facile la comprensione del problema, possiamo affermare che in pratica la gallina possiede un solo gonosoma. Incrociando 2 soggetti, il fenotipo rischia di non essere identico nella discendenza maschile e femminile, in quanto nelle femmine manca un cromosoma sessuale Z sul quale sono presenti parecchi geni che ci interessano quotidianamente. La discendenza può variare a seconda che siano il padre oppure la madre a portare un particolare gene sui gonosomi.

La formula genetica $e^+/e^+ - S/S$ per i galli, $e^+/e^+ - S/W$ per le galline, è espressa fenotipicamente dalla Livorno argento, dal Combattente Inglese *silver duckwings*, dall'Ardenese argentata, dalla Dorking *silver grey* 🐣🐣. Il petto delle femmine resta sempre salmonato. Anche se il soggetto fosse dotato di un allele della serie E diverso da quello posseduto da *Gallus gallus*, l'argento trasformerebbe comunque tutte le parti rosse del mantello, dando luogo alle varianti argentate che, nonostante siano cromaticamente fredde, posseggono un'eleganza particolare 🐣🐣 - 🐣🐣 - 🐣🐣. Ricordiamo tuttavia che fa eccezione a questa regola il mantello delle femmine frumento.

La soppressione dell'oro da parte di S si esprime in modo incompleto nei galli eterozigoti con piumaggio normale, cioè non da gallina: essi sono colorati in giallo chiaro 🐣🐣 - 🐣🐣. Come abbiamo appena detto, il gene dell'argento non ha alcun effetto sul petto salmone delle

femmine dorate. **La completa dominanza dell'argento sull'oro** in una situazione eterozigote si verifica solo nei polli con piumaggio gallina, come la Sebright. Il perché ciò si verifichi non lo so affatto, e finora gli studiosi interpellati non mi hanno fornito alcuna risposta. Ricordiamo che il gene Hf, responsabile nel maschio di questo particolare piumaggio, potrebbe essere presente nel Combattente della Guadalupa [\[5\]](#) (che ha il vizio di attaccare l'uomo), è presente nel Combattente Spagnolo, in alcuni ceppi di Campine e di Amburgo nonché nella Sebright.

I galli con piumaggio effeminato, come vengono anche chiamati alle mostre, hanno una situazione ormonale cutanea sulla quale non mi ripeto [\[vol.II-XXIV-4\]](#). Essendo questa l'unica differenza biochimica rispetto agli altri galli a me nota, ho posto la domanda al Professor Robert Smyth, University of Massachusetts - USA, per sapere se per caso gli estrogeni della cute siano in qualche modo implicati nella completa dominanza dell'argento sull'oro. Alla fine dell'interessantissima relazione vi ritroverete con le idee magari più confuse, specialmente se la lettura è frettolosa. Io posso confessarvi che attraverso il Professor Smyth ho avuto la riconferma che non bisogna ragionare secondo schematismi, ma che dobbiamo adottare l'ottica dello scienziato, che innanzitutto è osservatore, e può ritenersi fortunato se può permettersi di suggerire un'ipotesi interpretativa.

January 24, 1996

Dear Dr Corti:

Congratulations on your resolve to write a poultry genetics book for Italian poultry breeders. In addition, I must apologize for taking so long to get back to you, but I had a busy teaching schedule in the fall, coupled with plans to retire this past December 31. I have also been bothered as to how to answer your question about silver and gold. After additional reading and thought I do not have a definite answer, but will provide you with a few thoughts and observations on the subject.

1. I suspect that the ability of S/s⁺ to suppress gold in the Sebright is related to the presence of a higher level E allele, e.g. birchen, possibly E^R.

24 gennaio 1996

Caro Dr Corti,

Congratulazioni per la sua decisione di scrivere un libro di genetica del pollo per gli allevatori italiani. Devo scusarmi per il ritardo nel risponderle, ma in autunno sono stato impegnato in un programma di insegnamento, unitamente alle previsioni di andare in pensione il 31 dicembre scorso. Inoltre, mi sono trovato a disagio per come poter rispondere alla sua domanda in merito all'argento e all'oro. Dopo essermi ulteriormente documentato e dopo averci meditato, non ho una risposta ben definita, e così le fornirò alcuni pensieri e osservazioni sull'argomento.

1. Sospetto che la capacità di S/s⁺ a sopprimere l'oro nella Sebright è da mettersi in relazione con la presenza di un allele del locus E di livello più elevato, per esempio birchen, probabilmente E^R.

2. According to Carefoot, the Sebright is E^R/E^R Pg/Pg Co/Co Db/Db Ml/Ml, and I know that Co and Db have some important interactions which appear to vary with the E alleles present. The presence of henny feathering is also probably involved, and it may (as you suggest) be in some way related to the altered sex hormone situation in the skin of the henny feathered birds.

3. Basically, **silver is a very leaky gene**. When I started my research career, I was under the assumption that s^+ was a key gene in pheomelanin production. Then I observed S/W columbian-restricted females that showed red pigment in their feathers. Curious, I started selecting the reddest columbian S/W females and bred them to the reddest columbian S/ s^+ males. In two generations my S/ s^+ males were almost totally red, while the S/W female plumage was more red than silver. Probably polygenic (?), but not very many genes involved. I've always wished I had followed up on that work and attempted to determine the genes involved.

4. In a much later study, I had a cross segregating for S and s^+ on a wild type background, I observed two types of male offspring with the silver pyle-zoned plumage quite white in one group, while the other was predominantly red. The s^+/W females also showed differences in the degree of redness of the head and hackle and wing sides. This appeared to be caused by a red enhancing factor, possibly a single gene, but I did not have the space, funding, or time to pursue this observation further.

2. In accordo con Carefoot, la Sebright è E^R/E^R Pg/Pg Co/Co Db/Db Ml/Ml, e so che Co e Db posseggono alcune importanti interazioni che sembrano variare a seconda degli alleli del locus E presenti. Probabilmente è coinvolta anche la presenza di piumaggio femminile, e (come lei suggerisce) può in qualche modo essere in relazione con l'alterata situazione cutanea dell'ormone sessuale nei soggetti con piumaggio gallina.

3. Fondamentalmente, **l'argento è un gene molto fiacco**. Quando ho cominciato la mia carriera di ricercatore, ero convinto che s^+ fosse il gene chiave nella produzione della feomelanina. A quei tempi ebbi modo di osservare femmine S/W con restrizione columbia dotate di pigmento rosso nel piumaggio. Curioso, ho cominciato a selezionare le femmine columbia S/W più rosse e le ho accoppiate con i maschi columbia S/ s^+ più rossi. In due generazioni i miei maschi S/ s^+ erano quasi totalmente rossi, mentre il piumaggio femminile S/W era più rosso che argento. Probabilmente poligenico(?), ma senza molti geni coinvolti. Ho sempre desiderato proseguire questo lavoro e ho cercato di determinare i geni coinvolti.

4. In un studio molto più tardivo, avevo a disposizione un incrocio che segregava per S e per s^+ su uno sfondo di tipo selvatico, e ho potuto osservare due tipi di discendenza maschile: uno gruppo aveva un piumaggio con disposizione pile argento completamente bianco, mentre l'altro era a predominanza rossa. Anche le femmine s^+/W mostravano differenze nella quantità di rosso alla testa, nonché ai lati della mantellina e delle ali. Sembrò che ciò fosse causato da un intensificatore del rosso, probabilmente un gene singolo, ma non avevo lo spazio, i fondi, o il tempo per proseguire in queste osservazioni.

I apologize for this rambling description of silver-red interactions, but it does demonstrate the complexity of the situation. In summary, it appears that the ability of S to mask s⁺ may involve a number of different genetic mechanisms (and/or genetic factors and interactions).

Good luck on your book, and if I can be of assistance, please let me know.

Mi scuso per questa descrizione, quasi da saltimbanco, sulle interazioni argento-rosso, ma ciò dimostra la complessità della situazione. In sintesi: traspare che la capacità di S a mascherare s⁺ può coinvolgere un certo numero di diversi meccanismi genetici (e/o fattori genetici e interazioni).

Buona fortuna per il suo libro, e, se posso esserle d'aiuto, la prego di farmelo sapere.

Sincerely,

J. Robert Smyth, Jr. - Professor of Animal Genetics

Nella maggior parte delle razze un gallo eterozigote per S non possiede il fenotipo argentato: è colorato di giallo al collo e alla sella, le spalle e la schiena sono rosso oro. Questa è la base genetica del colore **arancio** 🍷 - 🍷, e nel 1905 la Livorno arancio era detta *pernice gialla*. Per l'argentato spalle rosse il discorso è differente, in quanto parrebbe implicato il gene del rosso autosomico, come si è detto a proposito del maschio Faverolles salmone.

Le galline sono obbligatoriamente dorate o argentate, perché il loro genotipo è S/W oppure s⁺/W, trattandosi di alleli legati al sesso. Ne ripareremo più a fondo a proposito del gene ig.

L'opposto del gene S è l'allele s⁺, che ovviamente risulta incompletamente recessivo nella maggior parte delle razze; solo nelle razze con piumaggio gallina la variante arancio non può realizzarsi, poiché in questo piumaggio il gene s⁺ viene dominato completamente da S.

Incrociando un gallo Sebright argento con una femmina oro, si ottengono solo soggetti argento 🍷 - 🍷 - 🍷 - 🍷 - 🍷 - 🍷 - 🍷 - 🍷 - 🍷 - 🍷.

Maschio Sebright argento		Femmina Sebright oro	
S / S		s ⁺ / -	
S = argento, legato al sesso, allele di s ⁺ s ⁺ = oro, legato al sesso, allele del locus S			
50% maschi argento eterozigoti per S 50% femmine argento emizigoti per S tutti i soggetti hanno fenotipo argento		gameti femminili	
		s ⁺	-
gameti maschili	S	S/s ⁺	S/-
	S	S/s ⁺	S/-

Invece lo stesso non accade incrociando un gallo Sebright oro con una femmina argento:

Maschio Sebright oro		Femmina Sebright argento	
s^+ / s^+		$S / -$	
s^+ = oro, legato al sesso, allele del locus S S = argento, legato al sesso, allele di s^+			
50% maschi argento eterozigoti per S 50% femmine oro emizigoti per s^+		gameti femminili	
		S	-
gameti maschili	s^+	s^+ / S	$s^+ / -$
	s^+	s^+ / S	$s^+ / -$

Talora da questi incroci nascono dei soggetti limone 🟡 - 🟡🟡 - 🟡🟡 - 🟡🟡 - 🟡🟡, per cui alcuni allevatori credono che il limone sia una miscela di oro e argento. Questo è del tutto falso! Infatti responsabile della colorazione limone è il gene *ig*, inibitore dell'oro. Il quale, essendo eterozigote in ambedue i genitori argento e oro, non poteva manifestare la sua azione nel genitore dotato di feomelanina.

La varietà **pluriorlata argento** 🟡🟡 - 🟡🟡 - 🟡🟡 è anche denominata *inversa*, oppure *dark* che significa scura. Le galline hanno piume in cui l'eumelanina si esprime in disegni ellittici; i galli presentano un petto nero, nel quale il bordo bianco delle piume è tollerato nel Brahma, mentre è previsto nel Wyandotte nano.

La formula genetica nei galli è $e^b / e^b - Pg / Pg - S / S$, nelle galline è $e^b / e^b - Pg / Pg - S / W$.

Proviamo ad accoppiare un soggetto dorato con uno argentato della stessa razza, che non sia però una Sebright. **Il gene S dell'argento è dominante sul gene s^+ responsabile dell'oro, ma in modo incompleto.** L'esperienza insegna che la colorazione dei soggetti eterozigoti, cioè dei galli, è intermedia, né argento né oro, bensì **giallo aranciato**. Quanto alle galline, siccome hanno un solo cromosoma sessuale Z, il loro colore, il loro fenotipo, sarà evidentemente quello del solo gene esistente su questo gonosoma.

Maschio argento		Femmina dorata	
S / S		$s^+ / -$	
s^+ = oro, legato al sesso, allele del locus S S = argento, legato al sesso, allele di s^+			
50% maschi color arancio 50% femmine argentate		gameti femminili	
		s^+	-

gameti maschili	S	S/s ⁺	S/-
	S	S/s ⁺	S/-

Maschio dorato		Femmina argento	
s ⁺ /s ⁺		S/ -	
s ⁺ = oro, legato al sesso, allele del locus S S = argento, legato al sesso, allele di s ⁺			
50% maschi color arancio 50% femmine dorate		gameti femminili	
		S	-
gameti maschili	s⁺	s ⁺ /S	s ⁺ /-
	s⁺	s ⁺ /S	s ⁺ /-

In ambedue i casi il colore delle figlie è inverso rispetto a quello della madre. Questo risultato sembrerebbe aberrante, anche se la genetica lo spiega facilmente. Tutti i galli sono invece di colore intermedio.

Per ottenere in seguito galli dorati o argentati puri bisognerà incrociare i maschi arancio con le galline del colore desiderato.

Maschio arancio		Femmina argento	
S /s ⁺		S/ -	
s ⁺ = oro, legato al sesso, allele del locus S S = argento, legato al sesso, allele di s ⁺			
25% maschi color arancio 25% maschi di colore materno 25% femmine argento 25% femmine dorate		gameti femminili	
		S	-
gameti maschili	S	S/S	S/-
	s⁺	s ⁺ /S	s ⁺ /-

Questi 3 incroci, rappresentati con l'utilissimo quadrato di Punnett, dimostrano che il colore dei discendenti è uguale sia a quello della madre che a quello del padre, e che talora è intermedio. Pertanto è falsa l'affermazione secondo cui sia gallo che gallina trasmettono sistematicamente un tale o un talaltro carattere.

Chi non ha mai sentito dire: “Il gallo trasmette la forma e la gallina il colore.”? Talora è vero, ma non è assolutamente la regola.

Riassunto

Le aree del piumaggio non eumelanizzate contengono feomelanina, salvo il petto della femmina dorata e il mantello delle femmine frumento che contengono una variante della feomelanina, cioè i tricocromi. Le piume feomelaniche hanno una tinta che va dal mogano scuro al fulvo pallido, talora con fenotipi particolari, come il petto salmone e il mantello frumento presentato rispettivamente dai genotipi di base e^+ - e^{Wh} oppure e^v . Il gene dell'argento S e il suo allele oro s^+ furono tra i primi caratteri legati al sesso a essere studiati. Essi non interferiscono con la sintesi dell'eumelanina, ma solo della feomelanina.

Il locus S probabilmente condiziona la disponibilità di gruppi sulfidrilici, per cui l'allele S potrebbe inibire l'incorporazione dei sulfidrilici nella fase terminale della sintesi feomelanica. In uno studio ultrastrutturale condotto su piume S e s^+ in formazione, il locus S dimostra di non esplicare alcun effetto apparente sull'eumelanogenesi. I melanociti sono presenti in numero normale anche nelle aree bianche - o *argento* - delle piume in via di sviluppo. Queste cellule pigmentarie svolgono attivamente il loro compito di sintesi melanica e contengono numerosi premelanosomi semplici o composti, con poca o nulla feomelanina depositata sulla matrice. **Ambedue gli ormoni sessuali, maschile e femminile, sono implicati nell'induzione della sintesi feomelanica** e con culture in vitro di melanociti si è visto che gli estrogeni sono in grado di reinstaurare la capacità a produrre feomelanina da parte di cellule che altrimenti avrebbero prodotto solo eumelanina. L'influsso degli ormoni sessuali sulla sintesi feomelanica è dimostrata anche da un antagonismo tra maturità sessuale precoce e colorazione rossa più intensa: le tardone sono più scure.

Le feomelanine del maschio selvatico e della sua femmina, nonché del genotipo frumento, differiscono per il contenuto in tricocromo, in quanto il petto salmone della femmina di *Gallus gallus* ne contiene una piccola quantità. Sistemi genici separati controllano le differenze qualitative fra tricocromi e melanine.

Generalmente S è dominante su s^+ , ma, notando talora l'incapacità di S a sopprimere completamente la feomelanina, questo gene fu anche denominato **gene fesso**. Questa dominanza incompleta è alla base di un colore intermedio nei galli eterozigoti, purché non dotati di piumaggio gallina. In questo caso sono dorati se omozigoti per l'oro, argentati se eterozigoti, mentre nei galli senza piumaggio femminile lo stato di eterozigosi si palesa con la colorazione arancio.

Gli alleli s^+ e S si esprimono solo nella parte non-eumelanizzata delle piume, mentre

stranamente l'allele dell'albinismo imperfetto s^a è in grado di ridurre sia la feo che l'eumelanina, con effetto maggiore sull'eumelanina. Molto interessante il fatto che l'argento non è capace di mascherare il color salmone sia della femmina selvatica che delle femmine frumento. L'aggiunta di Co, e possibilmente di Db e di Ml, è in grado di alterare il pigmento salmone, tanto da venir facilmente soppresso da S. L'effetto del gene dell'argento può ridursi col crescere dell'età delle femmine.

L'azione del gene S è complicata dall'intervento di geni modificatori capaci talora di alterare profondamente il fenotipo. Tra questi si potrebbe annoverare il **rosso autosomico**, ipotizzato oltre che nei maschi Faverolles salmone anche nei soggetti *pile* meglio colorati, nei quali il dorso e le piccole copritrici sono ricchi di rosso profondo, un rosso sangue. Questo rosso particolarmente intenso è insensibile al gene dell'argento. Esistono geni ben conosciuti capaci di modificare la feomelanina: il gene Co di restrizione del nero le impartisce una tonalità arancio rosso, Db la trasforma in arancio marrone, il gene ig le conferisce una sfumatura limone. Il gene Di diluisce la feomelanina, e il mogano Mh le impone una tinta rosso-marrone, specie se sono presenti e^{wh} oppure e^y . In alcune varietà perniciate e nella Cornish fagianata (detta anche scura o *dark*) è invocata la presenza dell'allele Dk. L'allele Dk^1 sarebbe presente nella Livorno perniciata scura, che gli Statunitensi apprezzano molto. Secondo Jeffrey, a scurire questa varietà interverrebbe il mogano. L'allele più recessivo dk^+ è stato proposto per la sottospecie indiana del Gallo Rosso della giungla, *Gallus gallus murghi*. Negli altri casi di intensificazione della feomelanina, in cui non è stato possibile identificare l'effetto di geni singoli, si è concluso per un'ereditarietà di tipo quantitativo dei geni intensificatori.

[sommario](#)

[top](#)

[avanti](#)



[1] **Allitterazione**: si tratta della ripetizione spontanea o ricercata (come nel nostro caso) di un suono, o di una serie di suoni acusticamente uguali o simili, all'inizio, più raramente all'interno di due o più vocaboli successivi. Come esempio di artificio retorico, frequente presso gli autori latini, è rimasto l'esametro degli *Annali* di Ennio: "O Tite tute Tati tibi tanta tyranne tulisti". Le finalità sono stilistiche o mnemoniche, per cui l'allitterazione non è da confondere con lo scioglilingua, del quale è sorellastra. Di scioglilingua ne conosciamo a bizzeffe, vedi "Sopra la panca la capra campa, sotto la panca la capra crepa", ma vorrei aggiungerne uno francese: "Va-t'en, ta tante t'attend" nonché uno brasiliano: "O rato roeou a roupa do Rei e da Rainha da Russia". Tanto per rimanere in avicoltura, chiudo col francese: "Dina dîna, dit-on, d'un dos d'un dodu dindon", dove *dit-on* è una licenza indispensabile.

[2] Cerchiamo di fare l'orecchio a questa **serie di sinonimi**: pluriorlato argento, silver pencilled, dark, inversa. Ottimo *dark*, che ha per lo più una sola accezione. Abbiamo escluso dai sinonimi il termine *perniciato*, che causa confusione circa il corredo genetico. L'aggettivo *inversa* presuppone una colorazione *dritta*, concetto un po' difficile da decodificare. *Inverso*, secondo un'interpretazione che vedremo a proposito dell'etimologia di *pile*, sarebbe più appropriato per questo colore del mantello.

[3] In questo caso **dark** fa eccezione all'accezione, in quanto l'aggettivo *dark* significa solo scuro, e non sottintende obbligatoriamente un fenotipo dovuto all'azione di S. Non a tutti piace l'aggettivo fagianato attribuito alla Cornish doppio orlo, e nessuno parla di Barneveld fagianata. Ciascuno chiami i suoi polli come vuole, basta che sappia quali sono i geni responsabili della tale e della talaltra varietà.

[4] **Reincrocio** o **Backcross** o **B1**: è un incrocio tra un individuo di genotipo ignoto, e che manifesta generalmente il fenotipo dominante, con un omozigote recessivo, effettuato allo scopo di determinare il genotipo sconosciuto. Si può anche dire che si attua un reincrocio quando un eterozigote di F1 viene accoppiato con uno dei due tipi parentali P1 omozigote recessivo.

[5] **Guadalupa**: dipartimento d'Oltremare (1.703 km²; 387.000 ab.) della Repubblica Francese, formato da un gruppo di isole situate nelle Piccole Antille (America Centrale). Col nome di Guadalupa si designa comunemente la più vasta di queste isole (1.434 km²; 335.000 ab.), composta da due territori (Grande-Terre e Basse-Terre) separati dall'esiguo braccio di mare della Rivière Salée, ma collegati da un ponte. Principali dipendenze sono le isole Marie-Galante, La Désirade, Les Saintes, Saint-Barthélemy e Saint-Martin (divisa con i Paesi Bassi). Il clima è di tipo tropicale, caldo-umido tutto l'anno.