



<https://doi.org/10.26898/0370-8799-2024-8-7>

УДК: 575.222.5:575.162

Тип статьи: оригинальная

Type of article: original

Исследование протяженных гомозиготных районов хромосом у кур породы итальянская куропатчатая

✉ Смагдов М.Г.

Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал Федерального исследовательского центра животноводства им. академика Л.К. Эрнста

Санкт-Петербург, Россия

✉ e-mail: mik7252@yandex.ru

Селекция и сопутствующий ей инбридинг составляют основу разведения различных пород кур. С появлением современных молекулярных методов оценки инбридинга стало возможным идентифицировать гены и их функции в гомозиготных районах (РОН) хромосом кур. В настоящем исследовании осуществлен полногеномный анализ гомозиготных районов хромосом у кур породы итальянская куропатчатая с применением SNP чипа Illumina Chicken 60K SNP iSelect BeadChip. В ходе исследования в хромосомах кур выявлено в среднем 177 ± 5 РОН-последовательностей на одну птицу, при этом средний коэффициент инбридинга составил $0,30 \pm 0,01$. Было установлено, что в геноме кур преобладают короткие РОН-последовательности (0,25–2 м.п.н.). РОН-последовательности длиной более 8 м.п.н., свидетельствующие о недавнем инбридинге, составляют не более 2,2%. Определено, что в целом РОН-последовательности плотнее распределены в микрохромосомах кур, исключение составляет хромосома 16, не имеющая РОН-последовательностей. Этот факт обусловлен гетерозиготностью аллелей генов, ответственных за иммунитет и расположенных в микрохромосоме 16. В хромосомах 1, 5 и 14 обнаружены РОН-островки. Гены в РОН-островках ответственны за выклевание перьев (ген *DMD*), состояние иммунитета (гены *TAB3*, *EIF2S3*), массу тела (ген *IL1RAPL1*), pH мяса (гены *EIF2S3*, *APOO*, *KLHL15*), яйценоскость (ген *APOO*), усвоение кормов (ген *SATI*), агрессивность петухов (ген *SLITRK6*), транспорт внутриклеточных компонентов в развивающихся нейронах и защиту гетерохроматина в ядрах клеток нейронов (ген *NDE1*), адаптацию кур к тропическим условиям обитания (ген *CDIN1*). Таким образом, РОН-анализ позволил выделить гены, потенциально селектированные в результате разведения кур породы итальянская куропатчатая.

Ключевые слова: полногеномный анализ, однонуклеотидный полиморфизм, инбридинг, РОН, РОН-островки, куры

Study of extended homozygous chromosome regions in Italian partridge breed of chickens

✉ Smaragdov M.G.

*All-Russia Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding –
Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry*

Saint Petersburg, Russia

✉ e-mail: mik7252@yandex.ru

Selection and accompanying inbreeding are the basis for breeding chicken breeds. With the advent of modern molecular methods for assessing inbreeding, it has become possible to iden-

tify genes and their functions in the homozygous regions (ROH) of chicken chromosomes. In this study, a genome-wide analysis of homozygous regions of chromosomes in Italian partridge chickens was carried out using an SNP chip Illumina Chicken 60KSNPiSelectBead-Chipchip. An average of 177 ± 5 ROH-sequences per chicken were identified in the chicken chromosomes, and the average inbreeding coefficient was 0.30 ± 0.01 . It was determined that the chicken genome is dominated by short ROH-sequences of 0.25–2 Mbp. ROH-sequences longer than 8 Mbp indicating recent inbreeding account for no more than 2.2%. It was found that, in general, ROH-sequences are more densely distributed in chicken microchromosomes, with the exception of chromosome 16, which does not have ROH-sequences. This fact is due to the heterozygosity of the alleles of the genes responsible for immunity, located in microchromosome 16. ROH-islands were found in the chicken chromosomes 1, 5, and 14. The genes in ROH-islands are responsible for feather pecking in chickens (*DMD* gene), immune status (*TAB3*, *EIF2S3* genes), body weight (*IL1RAPL1* gene), pH of meat (*EIF2S3*, *APOO*, *KLHL15* genes), egg production (*APOO* gene), feed uptake (*SAT1* gene), aggressiveness of roosters (*SLITRK6* gene), transport of intracellular components in developing neurons and protection of heterochromatin in the cell nuclei of neurons (*NDE1* gene), adaptation of chickens to tropical living conditions (*CDIN1* gene). Thus, ROH analysis allowed us to identify genes potentially selectable as a result of breeding Italian partridge breed chickens.

Keywords: genome – wide analysis, single nucleotide polymorphism, inbreeding, ROH, ROH-islands, chickens

Для цитирования: Смарагдов М.Г. Исследование протяженных гомозиготных районов хромосом у кур породы итальянская куропатчатая // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2024. Т. 54. № 8. С. 67–74. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2024-8-7>

For citation: Smaragdov M.G. Study of extended homozygous chromosome regions in Italian partridge breed of chickens. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* = *Siberian Herald of Agricultural Science*, 2024, vol. 54, no. 8, pp. 67–74. <https://doi.org/10.26898/0370-8799-2024-8-7>

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interest

The author declares no conflict of interest.

Благодарность

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных» № FGGN-2024_0015.

Acknowledgements

The research was carried out within the framework of the state assignment of the FSBSI "All-Russia Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding" No. FGGN-2024_0015.

ВВЕДЕНИЕ

Существующее в мире разнообразие пород кур – следствие одомашнивания птиц как из Индии, так и из Юго-Восточной Азии. Поэтому кур можно рассматривать как перспективный объект для генетических исследований. При выведении пород кур применялась селекция, неизбежно приводящая к инбридингу. С появлением современных молекулярных методов анализа генома животных стала осуществима более точная оценка инбридинга. Инбридинг приводит к возникновению гомозиготных районов в хромосомах, которые

получили название «регионы высокой гомозиготности» (runs of homozygosity, ROH).

В настоящем исследовании был использован полногеномный анализ кур породы итальянская куропатчатая (ИК) с применением чипа однонуклеотидного полиморфизма (SNP) Illumina Chicken 60K SNP iSelect BeadChip, который позволяет генотипировать геном кур по 60 тысячам SNP. Для выявления гомозиготных SNP-последовательностей генома кур было использовано программное обеспечение detectRUNS [1].

Следует отметить, что при сканировании генома животных применяют два подхо-

да – последовательное и рамочное сканирование. Показано, что последовательное сканирование позволяет более полно выявлять ROH-последовательности [2]. Поэтому в настоящем исследовании был применен именно такой метод сканирования генома. У животных ROH-анализ широко используют при оценке инбридинга. В результате многочисленных исследований обнаружено явление, названное ROH-островки. Они образуются из одних и тех же ROH-последовательностей, встречающихся у многих животных анализируемой популяции. Предполагают, что ROH-островки формируются благодаря интенсивному инбридингу¹. Таким образом, гены в ROH-островках являются мишенью инбридинга, и, анализируя их функции, можно оценить направление селекции при выведении породы кур.

Задачи исследования:

- 1) выявить ROH-последовательности в хромосомах кур породы ИК;
- 2) определить их число, длину и распределение в хромосомах;
- 3) оценить коэффициент инбридинга, исходя из данных по ROH;
- 4) обнаружить ROH-островки в хромосомах кур;
- 5) определить функции генов в ROH-островках.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Итальянская куропатчатая – порода кур яичного типа, произошедшая от аборигенных итальянских пород. Представители данной породы имеют средние размеры, характеризуются куропатчатым оперением, широким, длинным и глубоким телом. Яйценоскость птиц за 52–56 нед жизни составляет 162–185 яиц. Масса яиц 52-недельных кур 56–62 г. Живая масса кур 1,8–2,5 кг, петухов – 2,3–3,0 кг.

Для проведения исследования были случайным образом отобраны 19 кур из популяции, находящейся в генетической коллекции редких и исчезающих пород кур (Всероссий-

ский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных). В исследовании использовали только аутосомы. Контроль качества генотипирования осуществляли с помощью программного обеспечения PLINK 1.9². На первом этапе контроля качества были удалены SNPs с показателем качества (QS) менее 0,7. Затем в SNPs-данных животных оставили не более 5% негенотипированных SNPs, а также удалили SNPs с частотой минорных аллелей (MAF) менее 0,01. В результате проведения контроля качества получено 53 780 SNPs.

Последовательное ROH-сканирование генома кур осуществляли по следующим параметрам:

- 1) последовательные прогоны по аутосомам с использованием 20 SNP;
- 2) минимальный размер ROH-последовательностей принят равным 250 т.п.н. (тысяч пар нуклеотидов);
- 3) максимальное расстояние между ROH-последовательностями принято равным 1 Мб;
- 4) гетерозиготные SNPs в ROH-последовательностях запрещены.

Программа detectRUNS позволяет выявлять ROH-островки. При сканировании ROH-островков гетерозиготные SNP в них были запрещены. В обнаруженных ROH-островках идентичные ROH-последовательности обнаружены не менее чем у 89% кур.

Ранг хромосом вычисляли по следующей формуле:

$$\text{ранг хромосомы } i = \frac{\frac{\text{число ROH в хромосоме } i}{\text{сумма всех ROH}}}{\frac{\text{длина хромосомы } i}{\text{сумма длин 28 хромосом}}}.$$

Коэффициент инбридинга по данным ROH рассчитывали по формуле

$$F_{\text{ROH}} = L_{\text{ROH}} / L_{\text{геном}},$$

где L_{ROH} – суммарная длина ROH-последовательностей в геноме каждой курицы; $L_{\text{геном}}$ – совокупная длина аутосом курицы, покрытых SNPs.

¹Peripolli E., Munari D.P., Silva M.V.G.B., Lima A.L.F., Irgang R., Baldi F. Runs of homozygosity: current knowledge and applications in livestock // Animal Genetics. 2016. Vol. 48. N 3. P. 255–271.

²Purcell S., Neale B., Todd-Brown K., Thomas L., Ferreira M.A.R., Brender D., Maller J., Sklar P., de Bakker P.I.W., Daly M.J., Sham P.C. PLINK: A tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses // American Journal of Human Genetics. 2007. Vol. 81. P. 559–575.

Гены, расположенные в ROH-островках, были идентифицированы с использованием базы данных Ensembl BioMart [3]. Функции генов в ROH-островках определяли на основе материалов научных статей, представленных в PubMed³ и Google Академии⁴.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общая характеристика ROH-последовательностей. В результате ROH-сканирования генома кур породы ИК было обнаружено в среднем 177 ± 5 ROH-последовательностей. На рис. 1 представлено распределение по соотношению числа ROH-последовательностей у курицы и их суммарной длины. На рисунке видно смещение числа кур с этим показателем к большим значениям длин ROH-последовательностей, что свидетельствует о преобладании в геноме многих кур увеличенного по сравнению с остальными

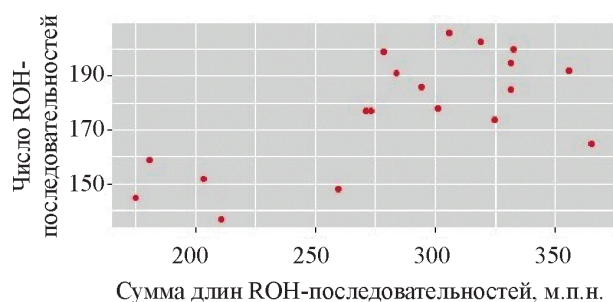


Рис. 1. Распределение кур породы ИК по соотношению суммарной длины и числу ROH-последовательностей

Fig. 1. Distribution of IP breed of chickens by the ratio of total length and number of ROH-sequences

Табл. 1. Число ROH-последовательностей и их доля в пяти классах длин у кур породы ИК
Table 1. Number of ROH-sequences and their proportion in five length classes in chickens of the IP breed

Класс длин, м.п.н.	Число ROH-последовательностей	Доля ROH-последовательностей, %
0,25–2	2633	0,781
2–4	440	0,131
4–8	223	0,066
8–16	59	0,018
> 16	14	0,004

особыми числа ROH-последовательностей. В табл. 1 приведены данные о количественном распределении ROH-последовательностей в зависимости от их длины. Преобладают короткие последовательности длиной от 0,25 до 2 м.п.н. (миллион пар нуклеотидов), крайне редки длинные (более 16 м.п.н.). Такое распределение обусловлено рекомбинацией длинных гомозиготных последовательностей, приводящей к их укорачиванию.

В табл. 2 представлены ранги хромосом, которые характеризуют плотность распределения ROH-последовательностей в хромосомах. Существует тенденция к более плотному распределению ROH-последовательностей в хромосомах промежуточного размера, начиная с хромосомы 10, и в микрохромосомах. Известно, что в микрохромосомах частота рекомбинации в 2,8 раза больше, чем в макрохромосомах⁵, что должно приводить к постепенной фрагментации ROH-последовательностей на более короткие. Таким образом, увеличенная

Табл. 2. Ранг хромосом кур породы ИК

Table 2. Chromosome rank of the IP breed chickens

Ранг	3,459	2,987	2,937	2,751	2,471	2,236	2,074	2,014	1,901	1,883
Хромосома	25	23	22	27	28	17	24	14	18	21
Ранг	1,878	1,809	1,668	1,620	1,484	1,454	1,416	1,400	1,229	1,181
Хромосома	19	20	11	15	12	26	9	10	6	13
Ранг	1,154	1,115	1,041	0,882	0,880	0,879	0,800			
Хромосома	7	8	5	1	2	4	3	16*		

*В хромосоме 16 ROH-последовательности отсутствуют.

³<https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/>

⁴<https://scholar.google.com/>

⁵Megens H.J., Crooijmans R.P., Bastiaansen J.W., Hindrik H.H.D., Coster A., Jalving R., Vereijken A., Silva P., Muir W.M., Cheng H.H., Hanotte O., Groenen M.A.M. Comparison of linkage disequilibrium and haplotype diversity on macro- and microchromosomes in chicken // BMC Genetics. 2009. Vol. 10. Art. 86.

частота рекомбинации в микрохромосомах должна приводить к большему их количественному заполнению, чем в макрохромосомах. Следует обратить особое внимание на хромосому 16, в которой ROH-последовательности отсутствуют. В этой хромосоме расположены гены, ответственные за иммунитет, включая комплекс гистосовместимости⁶. Аллели этих генов имеют тенденцию к гетерозиготности. Возможно, этот факт объясняет отсутствие ROH-последовательностей в данной хромосоме. Распределение рангов хромосом является нормальным (тест на нормальность Шапиро–Уилка при $p = 0,05$ подтверждает нормальность распределения). Однако хромосома 25 отличается от среднего значения ранга хромосом на 2,4 стандартного отклонения и может рассматриваться как выскакивающее значение. Таким образом, в целом ROH-последовательности в хромосомах кур породы ИК имеют тенденцию к более плотному распределению в микрохромосомах.

Средний коэффициент инбридинга у кур, рассчитанный на основании данных по ROH, составил $0,30 \pm 0,01$ (максимальное значение – 0,39, минимальное – 0,19). Визуально распределение кур по величине коэффициента инбридинга представлено на рис. 2. На нем видно преобладание кур с коэффициентом инбридинга 0,27–0,35. Таким образом, в популяции кур ИК наблюдается достаточно высокий инбридинг, обусловленный разведением данной породы кур.

Функция генов в ROH-островках. В хромосоме 1 были обнаружены три ROH-островка. Первый расположен в районе 115442689 и 117794006 п.н., встречается у 89% кур. В нем находятся три гена. Ген дистрофина (*DMD*) ассоциирован с выклевыванием перьев [4]. Его функции связаны с иммунной системой, циркадным ритмом и поведением при поиске пищи [5]. Второй ген – TGF-бета-активируемая киназа (*TAB3*) – относится к генам, обуславливающим иммунитет к *Salmonella* и *Campylobacter* [5]. Третий ген – вспомогательный белок рецептора интерлейкина 1,

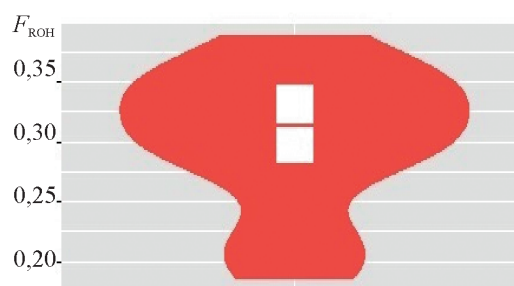


Рис. 2. Распределение плотности коэффициента инбридинга кур породы ИК

Ширина изображения на рисунке вдоль оси x соответствует частоте встречаемости данного значения F_{ROH}

Fig. 2. Distribution of the inbreeding coefficient density of chickens of the IP breed

The image width along the X-axis in the picture corresponds to the frequency of occurrence of a given F_{ROH} value

подобный *ILIRAPL1* у местных китайских пород кур, ассоциирован с массой кур [6].

Второй ROH-островок в районе 118294809 и 118993016 п.н. встречается у 89% кур и включает несколько генов. Ген – субъединица белка «цинковых пальцев» (*ZFX*) является активатором транскрипции [7]. Совместно с другими генами *ZFX* модулирует рост стволовых клеток – предшественников хронического миелолейкоза у людей [8]. Репликация вируса NDV, вызывающего заболевание Ньюкасла, зависит от аппарата трансляции белков вируса. Ген – субъединица гамма-фактора инициации трансляции 2 эукариот (*EIF2S3*), расположенный в этом ROH-островке, является претендентом на контролирование вирусной репликации. В исследовании A.P. Del Vesco et al. [9] установлено, что экспрессия генов, зависящих от гена *EIF2S3*, может способствовать дифференциальной устойчивости к NDV, а также пониманию взаимодействия между отключением синтеза белка и контролем над вирусом у кур. У кур породы леггорн гены *EIF2S3*, аполипопротеин (*APOO*) и клоч-подобный белок 15 (*KLHL15*), расположенные в данном ROH-островке, являются генами-кандидатами, участвующими в формировании pH мяса⁷. Также ген *APOO* был ассоциирован с яйценоскостью кур [10, 11].

⁶Miller M.M., Taylor R.L. Brief review of the chicken Major Histocompatibility Complex: the genes, their distribution on chromosome 16, and their contributions to disease resistance // Poultry Science. 2016. Vol. 95. N 2. P. 375–392.

⁷Li X., Liu X., Nadaf J., Bihan-Duval E.L., Berri C., Dunn I., Talbot R., De Koning D.J. Using targeted resequencing for identification of candidate genes and SNPs for a QTL affecting the pH value of chicken meat // G3: Genes, Genomes, Genetics. 2015. Vol. 5, N 10. P. 2085–2089.

Другие гены из этого ROH-островка: спермидин/спермин N1-ацетилтрансфераза 1 (*SATI*), у мясного типа кур участвующий в усваивании кормов⁸, и ген ацил-КоА-тио-эстераза 9 (*ACOT9*), влияющий на pH грудной мышцы кур⁹.

Третий ROH-островок в районе 149990492 и 150459263 п.н. встречается у 94% кур. В этом районе расположен ген *SLITRK6*. Известно, что он связан с генетическим нервным расстройством, названным синдромом Туретта. Установлена его дифференциальная экспрессия в кортексе мозга петухов бойцовой породы Luxi, что может обуславливать их агрессивность [12].

В хромосоме 5 в районе 31004853 и 31434045 п.н. расположен ROH-островок, который встречается у 94% кур. В нем находится взаимодействующая нуклеаза 1 (*CDINI*). Этот ген был ассоциирован с адаптацией кур к тропическим условиям обитания [13].

В хромосоме 14 (GGaluGA102488) SNP гомозиготен у 89% кур. Он находится в гене *NDE1*, который кодирует каркасный (скафолд) белок, важный для развития мозга. Установлена ключевая роль этого гена в защите гетерохроматина в ядрах клеток нейронов [14]. Белок Nde1 относится к высококонсервативным белкам, которые играют важную роль в управляемом динеином транспорте внутриклеточных компонентов в растущих нейронах [15].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, у кур породы ИК было обнаружено в среднем 177 ± 5 ROH-последовательностей. Среди них преобладают последовательности длиной 0,25–2 м.п.н. ROH-последовательности длиной свыше 8 м.п.н., свидетельствующие о недавнем инбридинге, встречаются редко (их доля составляет 2,2%). В целом плотность ROH-последовательностей больше в микрохромосомах кур.

ROH-последовательности распределены в хромосомах неравномерно. В хромосоме 16 ROH-последовательности отсутствуют, что может свидетельствовать об увеличенной ге-

терозиготности аллелей генов в ней. Установлено, что средний коэффициент инбридинга у кур составляет $0,30 \pm 0,01$. В хромосомах 1, 5 и 14 выявлены ROH-островки. В них расположены гены, ответственные за иммунитет и поведение (*DMD*), иммунитет к *Salmonella* и *Campylobacter* (*TAB3*), устойчивость к заболеванию Ньюкасла (*EIF2S3*), яйценоскость (*APOO*), усвоение кормов (*SATI*), агрессивность петухов породы Luxi (*SLITRK6*), адаптацию кур к тропическим условиям обитания (*CDINI*) и транспорт внутриклеточных компонентов в растущих нейронах мозга (*NDE1*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Biscarini F., Cozzi P., Gaspa G., Marras G. Detect RUNS of homozygosity and RUNS of heterozygosity in diploid genomes // CRAN (Comprehensive R Archive Network). 2019. October.
2. Smaragdov M.G. Identification of homozygosity-rich regions in the Holstein genome // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2023. Vol. 27. N 5. P. 471–479. DOI: 10.18699/VJGB-23-57.
3. Cunningham F., Allen J.E., Allen J., Alvarez-Jarreta J., Ridwan Amode M., Armean M., Austine-Orimoloye O., Azov A.G., Barnes I., Bennett R., Berry A., Bhai J., Bignell A., Billis K., Boddu S., Brooks L., Charkhchi M., Cummins C., Fioretto L.D.R., Davidson C., Dodiya K., Donaldson S., Houdaigui B.E., Naboulsi T.E., Fatima R., Giron C.G., Genev T., Gonzalez M., Clarke C.G., Gymer A., Hardy M., Hollis Z., Hourlier T., Hunt T., Juettemann T., Kaikala V., Kay M., Lavidas I., Le T., Lemos D., Marugán J.C., Mohanan S., Mush-taq A., Naven M., Ogeh D.N., Parker A., Parton A., Perry M., Piližota I., Prosovetskaia I., Skthivel M.P., Salam A.I.A., Schmitt B.M., Schuilenburg H., Sheppard D., Pérez-Silva J.G., Stark W., Steed E., Sutinen K., Sukumaran R., Sumathipala D., Suner M.M., Szpak M., Thor-mann A., Tricomi F.F., Urbina-Gómez D., Veidenberg A., Walsh T.A., Walts B., Willhoft N., Winterbottom A., Wass E., Chakiachvili M., Flint B., Frankish A., Giorgetti S., Haggerty L., Hunt S.E., Isley G.R., Loveland J., Martin F.J., Moore B., Mudge J.M., Muffato M., Perry E., Ruffier M., Tate J., Thybert D., Trevanion S.J., Dyer S., Harrison P.W., Howe K.L., Yates A.D.,

⁸Lee J., Karnuah A.B., Rekaya R., Anthony N.B., Samuel E.A. Transcriptomic analysis to elucidate the molecular mechanisms that underlie feed efficiency in meat-type chickens // Molecular Genetics and Genomics. 2015. Vol. 290. P. 1673–1682.

⁹Nadaf J., Berri C., Dunn I., Godet E., Bihan-Duva E.L., De Koning D.J. An Expression QTL of closely linked candidate genes affects pH of meat in chickens // Genetics. 2014. Vol. 196. N 3. P. 867–874.

- Zerbino D.R., Flicek P. Ensembl // *Nucleic Acids Research*. 2022. Vol. 50. N 1. Art. D988-D995. DOI: 10.1093/nar/gkab1049.
4. Falker-Gieske C., Bennewitz J., Tetens J. Structural variation and eQTL analysis in two experimental populations of chickens divergently selected for feather-pecking behavior // *Neurogenetics*. 2023. Vol. 24. N 1. P. 29–41. DOI: 10.1007/s10048-022-00705-5.
5. Broom L.J., Kogut M.H. Deciphering desirable immune responses from disease models with resistant and susceptible chickens // *Poultry Science*. 2019. Vol. 98. N 4. P. 1634–1642. DOI: 10.3382/ps/pey535.
6. Wang H., Zhao X., Wen J., Wang C., Zhang X., Ren X., Zhang J., Li H., Muhatai G., Qu L. Comparative population genomics analysis uncovers genomic footprints and genes influencing body weight trait in Chinese indigenous chicken // *Poultry Science*. 2023. Vol. 102. N 11. Art. 103031. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103031.
7. Rhie S.K., Yao L., Luo Z., Witt H., Schreiner S., Guo Y., Perez A.A., Farnham P.J. ZFX acts as a transcriptional activator in multiple types of human tumors by binding downstream of transcription start sites at the majority of CpG island promoters // *Genome Research*. 2018. Vol. 28. N 3. P. 310–320. DOI: 10.1101/gr.228809.117.
8. Zhang X., Wang Y., Lu J., Xiao L., Chen H., Li Q., Li Y.Y., Xu P., Ruan C., Zhou H., Zhao Y. A conserved ZFX/WNT3 axis modulates the growth and imatinib response of chronic myeloid leukemia stem/progenitor cells // *Cellular and Molecular Biology Letters*. 2023. Vol. 28. N 1. Art. 83. DOI: 10.1186/s11658-023-00496-z.
9. Del Vesco A.P., Kaiser M.G., Monson M.S., Zhou H., Lamont S.J. Genetic responses of inbred chicken lines illustrate importance of eIF2 family and immune-related genes in resistance to Newcastle disease virus // *Science Reports*. 2020. Vol. 10. Art. 6155. DOI: 10.1038/s41598-020-63074-96.
10. Cho S., Manjula P., Kim M., Cho E., Lee D., Lee S.H., Lee J.H., Seo D. Comparison of selection signatures between Korean native and commercial chickens using 600k SNP array data // *Genes*. 2021. Vol. 12. N 6. Art. 824. DOI: 10.3390/genes12060824.
11. Liu Z., Yang N., Yan Y., Li G., Liu A., Wu G., Sun C. Genome-wide association analysis of egg production performance in chickens across the whole laying period // *BMC Genetics*. 2019. Vol. 20. N 1. Art. 67. DOI: 10.1186/s12863-019-0771-7.
12. Zhou J., Chang Y., Li J., Bao H., Wu C. Integrating Whole-Genome Resequencing and RNA Sequencing data reveals selective sweeps and differentially expressed genes related to nervous system changes in Luxi gamecocks // *Genes*. 2023. Vol. 14. Art. 584. DOI: 10.3390/genes14030584.
13. Gu L.H., Wu R.R., Zheng X.L., Fu A., Xing Z.Y., Chen Y.Y., He Z.C., Lu L.Z., Qi Y.T., Chen A.H., Zhang Y.P., Xu T.S., Peng M.S., Ma C. Genomic insights into local adaptation and phenotypic diversity of Wenchang chickens // *Poultry Science*. 2024. Vol. 103. N 3. Art. 103376. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103376.
14. Chomiak A.A., Guo Y., Kopsidas C.A., McDaniel D.P., Lowe C.C., Pan H., Zhou X., Zhou Q., Doughty M.L., Feng Y. Nde1 is required for heterochromatin compaction and stability in neocortical neurons // *Science*. 2022. Vol. 25. N 6. Art. 104354. DOI: 10.1016/j.isci.2022.104354.
15. Zhao Y., Oten S., Yildiz A. Nde1 promotes Lis1-mediated activation of dynein // *Nature Communications*. 2023. Vol. 14. N 1. Art. 7221. DOI: 10.1038/s41467-023-42907-x.

REFERENCES

1. Biscarini F., Cozzi P., Gaspa G., Marras G. Detect RUNS of homozygosity and RUNS of heterozygosity in diploid genomes. *CRAN (Comprehensive R Archive Network)*. 2019. October.
2. Smaragdov M.G. Identification of homozygosity-rich regions in the Holstein genome. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2023, vol. 27, no. 5, pp. 471–479. DOI: 10.18699/VJGB-23-57.
3. Cunningham F., Allen J.E., Allen J., Alvarez-Jarreta J., Ridwan Amode M., Armean M., Austine-Orimoloye O., Azov A.G., Barnes I., Bennett R., Berry A., Bhai J., Bignell A., Billis K., Boddu S., Brooks L., Charkhchi M., Cummins C., Fioretto L.D.R., Davidson C., Dodiya K., Donaldson S., Houdaigui B.E., Naboulsi T.E., Fatima R., Giron C.G., Genez T., Gonzalez M., Clarke C.G., Gymer A., Hardy M., Hollis Z., Hourlier T., Hunt T., Juettemann T., Kaikala V., Kay M., Lavidas I., Le T., Lemos D., Marugán J.C., Mohanan S., Mush-taq A., Naven M., Ogeh D.N., Parker A., Parton A., Perry M., Piližota I., Prosovetskaia I., Skthivel M.P., Salam A.I.A., Schmitt B.M., Schuilenburg H., Sheppard D., Pérez-Silva J.G., Stark W., Steed E., Sutinen K., Sukumaran R., Sumathipala D., Suner M.M., Szpak M., Thor-mann A., Tricomi F.F., Urbina-Gómez D., Veidenberg A., Walsh T.A., Walts B., Will-

- hoft N., Winterbottom A., Wass E., Chakiachvili M., Flint B., Frankish A., Giorgetti S., Haggerty L., Hunt S.E., Isley G.R., Loveland J., Martin F.J., Moore B., Mudge J.M., Muffato M., Perry E., Ruffier M., Tate J., Thybert D., Trevanion S.J., Dyer S., Harrison P.W., Howe K.L., Yates A.D., Zerbino D.R., Flicek P. *Ensembl. Nucleic Acids Research*, 2022, vol. 50, no. 1, art. D988-D995. DOI: 10.1093/nar/gkab1049.
4. Falker-Gieske C., Bennewitz J., Tetens J. Structural variation and eQTL analysis in two experimental populations of chickens divergently selected for feather-pecking behavior. *Neurogenetics*, 2023, vol. 24, no. 1, pp. 29–41. DOI: 10.1007/s10048-022-00705-5.
 5. Broom L.J., Kogut M.H. Deciphering desirable immune responses from disease models with resistant and susceptible chickens. *Poultry Science*, 2019, vol. 98, no. 4, pp. 1634–1642. DOI: 10.3382/ps/pey535.
 6. Wang H., Zhao X., Wen J., Wang C., Zhang X., Ren X., Zhang J., Li H., Muhatai G., Qu L. Comparative population genomics analysis uncovers genomic footprints and genes influencing body weight trait in Chinese indigenous chicken. *Poultry Science*, 2023, vol. 102, no. 11, art. 103031. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103031.
 7. Rhie S.K., Yao L., Luo Z., Witt H., Schreiner S., Guo Y., Perez A.A., Farnham P.J. ZFX acts as a transcriptional activator in multiple types of human tumors by binding downstream of transcription start sites at the majority of CpG island promoters. *Genome Research*, 2018, vol. 28, no. 3, pp. 310–320. DOI: 10.1101/gr.228809.117.
 8. Zhang X., Wang Y., Lu J., Xiao L., Chen H., Li Q., Li Y.Y., Xu P., Ruan C., Zhou H., Zhao Y. A conserved ZFX/WNT3 axis modulates the growth and imatinib response of chronic myeloid leukemia stem/progenitor cells. *Cellular and Molecular Biology Letters*, 2023, vol. 28, no. 1, art. 83. DOI: 10.1186/s11658-023-00496-z.
 9. Del Vesco A.P., Kaiser M.G., Monson M.S., Zhou H., Lamont S.J. Genetic responses of inbred chicken lines illustrate importance of eIF2 family and immune-related genes in resistance to Newcastle disease virus. *Science Reports*, 2020, vol. 10, art. 6155. DOI: 10.1038/s41598-020-63074-96.
 10. Cho S., Manjula P., Kim M., Cho E., Lee D., Lee S.H., Lee J.H., Seo D. Comparison of selection signatures between Korean native and commercial chickens using 600k SNP array data. *Genes*, 2021, vol. 12, no. 6, art. 824. DOI: 10.3390/genes12060824.
 11. Liu Z., Yang N., Yan Y., Li G., Liu A., Wu G., Sun C. Genome-wide association analysis of egg production performance in chickens across the whole laying period. *BMC Genetics*, 2019, vol. 20, no. 1, art. 67. DOI: 10.1186/s12863-019-0771-7.
 12. Zhou J., Chang Y., Li J., Bao H., Wu C. Integrating Whole-Genome Resequencing and RNA Sequencing data reveals selective sweeps and differentially expressed genes related to nervous system changes in Luxi gamecocks. *Genes*, 2023, vol. 14, art. 584. DOI: 10.3390/genes14030584.
 13. Gu L.H., Wu R.R., Zheng X.L., Fu A., Xing Z.Y., Chen Y.Y., He Z.C., Lu L.Z., Qi Y.T., Chen A.H., Zhang Y.P., Xu T.S., Peng M.S., Ma C. Genomic insights into local adaptation and phenotypic diversity of Wenchang chickens. *Poultry Science*, 2024, vol. 103, no. 3, art. 103376. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103376.
 14. Chomiak A.A., Guo Y., Kopsidas C.A., McDaniel D.P., Lowe C.C., Pan H., Zhou X., Zhou Q., Doughty M.L., Feng Y. Nde1 is required for heterochromatin compaction and stability in neocortical neurons. *Science*, 2022, vol. 25, no. 6, art. 104354. DOI: 10.1016/j.isci.2022.104354.
 15. Zhao Y., Oten S., Yildiz A. Nde1 promotes Lis1-mediated activation of dynein. *Nature Communications*, 2023, vol. 14, no. 1, art. 7221. DOI: 10.1038/s41467-023-42907-x.

ИНФОРМАЦИЯ ОБ АВТОРЕ

✉Смарагдов М.Г., кандидат биологических наук, старший научный сотрудник; **адрес для переписки:** Россия, 196625, г. Санкт-Петербург, Тярлево, Московское шоссе, 55а; e-mail: mik7252@yandex.ru

AUTHOR INFORMATION

✉Michael G. Smaragdov, Candidate of Science in Biology, Senior Researcher; **address:** 55a, Moskovskoe shosse, Tyarlevo, Saint Petersburg, 196625, Russia; e-mail: mik7252@yandex.ru

Дата поступления статьи / Received by the editors 25.01.2024
Дата принятия к публикации / Accepted for publication 06.03.2024
Дата публикации / Published 20.09.2024