

УДК: 575.174.4

DOI:10.52419/issn2072-2419.2026.1.323

## АНАЛИЗ ГОМОЗИГОТНЫХ РАЙОНОВ В ГЕНОМЕ КУР ПОРОДЫ КИТАЙСКАЯ ШЕЛКОВАЯ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ГЕНОВ, ВЛИЯЮЩИХ НА АДАПТАЦИОННЫЕ КАЧЕСТВА ПТИЦЫ

Дементьева Н.В.\* – канд. биол. наук, зав. лаборатории молекулярной генетики (ORCID 0000-0003-0210-9344); Щербаков Ю.С. – канд. биол. наук, мл. науч. сотр. (ORCID 0000-0001-6434-6287); Николаева О.А. – аспирант (ORCID 0000-0003-3828-1111); Вахрамеев А.Б. – вед. зоотехник (ORCID 0000-0001-5166-979X); Митрофанова О.В., канд. биол. наук, вед. биолог (ORCID 0000-0003-4702-2736)

Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л. К. Эрнста»

\*dementevan@mail.ru

**Ключевые слова:** гомозиготные районы, полногеномное секвенирование, китайская шелковая порода кур, следы селекции, ROH

**Key words:** homozygous regions, whole genome sequencing, Chinese Silkie chicken breed, selection traces, ROH

**Финансирование:** Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-16-00174, <https://rscf.ru/project/24-16-00174/>, с использованием популяций кур «Генетической коллекции редких и исчезающих пород кур» (ВНИИГРЖ, Санкт-Петербург, Пушкин).

Поступила: 01.12.2025

Принята к публикации: 05.03.2026

Опубликована онлайн: 01.04.2026



### РЕФЕРАТ

Гомозиготные районы в геноме являются маркерами регионов, испытывающих селекционное давление. Предположительно в этих регионах находятся гены, отвечающие за проявление целевых признаков отбора. В нашей работе было проведено полногеномное генотипирование с 30-кратным покрытием ДНК, выделенной из крови кур породы китайская шелковая (n=20), содержащихся в ЦКП «Генетическая коллекция редких и исчезающих пород кур» (ВНИИГРЖ, г. Санкт-Петербург - Пушкин). Цель данного исследования – выявление в исследуемой выборке регионов гомозиготности с поиском в этих регионах генов, связанных с адапционными свойствами и иммунной резистентностью. После фильтрации в анализе использовались 10593367 SNP. Обнаружены гомозиготные районы на первой, третьей, четвертой, седьмой и девятой хромосомах. Выявлено 9 регионов, которые суммарно содержат 40 генов. Нами были аннотированы 25 генов, из которых в текущем исследовании будут рассмотрены гены, которые прямо или опосредовано оказывают влияние на адапционные свойства кур и иммунный ответ: ген *HAAO*, на хромосоме 3; гены *ATP5G3*, *ATF2*, *WIPF1*, *SCRN3*, *CIR1*, *OLA1* на хромосоме 7. Функциональная аннотация этих генов показала их связь с адаптивными и физиологическими процессами у кур. Ген

НААО выполняет ряд функций, среди которых реакция на тепловой стресс. Гены *ATF2*, *ATP5G3*, *OLA1*, *WIPF1*, *SCRN3* и *CIR1* формируют район, связанный со стресс-реактивностью, иммунным ответом, митохондриальной функцией и клеточным гомеостазом. Эти гены регулируют энергетический обмен, окислительный стресс, воспалительные сигналы, заживление тканей и межклеточную коммуникацию. Совокупно они отражают значимость метаболической устойчивости, иммунной защиты и стресс-адаптации для фенотипических особенностей изучаемой популяции. Предположительно, гомозиготное состояние вышеперечисленных генов имеет влияние на выносливость и высокую приспособленность к разным условиям жизни китайских шелковых кур.

#### ВВЕДЕНИЕ / INTRODUCTION

Селекция в искусственно сформированных популяциях направлена на закрепление хозяйственно значимых фенотипов, однако её последствия наиболее отчетливо проявляются на уровне генома. Одним из наиболее информативных индикаторов селекционного давления являются районы гомозиготности (runs of homozygosity, ROH), которые отражают историю инбридинга и могут включать гены, связанные с характерными признаками изучаемой породы [1-3]. Считается, что протяжённость ROH-фрагментов отражает давность формирования гомозиготных участков: длинные регионы свидетельствуют о недавнем инбридинге, тогда как короткие указывают на более древние события [4]. Для китайских шелковых кур характерны сниженное генетическое разнообразие и высокий уровень инбридинга, проявляющиеся в большом количестве ROH разной длины [5]. Эта порода известна со времён Китая XII века и обладает рядом уникальных признаков — пушистым оперением без крючков, напоминающим кошачий мех, оперенными голеньями, полидактилией и выраженной гиперпигментацией тканей. Особенности меланиновой пигментации связаны с повышенным содержанием белка в мышцах и низким уровнем жира, а также с антиоксидантными и глюкозосвязывающими свойствами мяса [5-6]. Специфической особенностью породы является «шелковистое» оперение, которое характеризуется нарушением аппарата сцепления крючков и бородок пера [7]. Был идентифицирован кандидатный ген *PDSS2*, влияющий на структуру пера [8]. К характеристикам породы также отно-

сятся такие морфологические особенности, как полидактилия. Ранее был идентифицирован кандидатный ген *LMBR1*, влияющий на этот признак у кур [9].

Разнообразие фенотипических и физиологических свойств делает китайских шелковых кур ценным объектом для изучения генетических механизмов пигментации, адаптации и метаболизма [10–11].

Цель настоящего исследования - выявление ROH-регионов в геноме китайских шелковых кур и поиск генов, потенциально связанных с адаптационными свойствами и иммунным ответом.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ / MATERIALS AND METHODS

У кур, породы китайская шелковая в возрасте 52 недель были отобраны образцы крови из подкрыльцовой вены (n=20). Выделение ДНК проводилось стандартным методом с использованием фенольной экстракции. Чистоту и концентрацию ДНК образцов оценивали на спектрофотометре NanoDrop 2000c (ThermoFisher Scientific Inc., США).

Образцы с хорошим качеством ДНК направлялись на полногеномное секвенирование с 30-кратным покрытием. В результате было детектировано 11788716 SNP. Оценку качества и фильтрации ридов проводили в программах FastQC и FastP. В качестве референсного генома был взят геном из международной базы Ensembl *Galus\_gallus\_gca000002315v5.GRCg6a*.

Для фильтрации SNP использовались параметры: --maf 0.05, --geno 0.02, --hwa 0.0001, в результате чего в анализе осталось 10 593 367 SNP. Для исключения влияния пола, исключались SNP на половых хромосомах.

Анализ ROH-регионов проводили при помощи программного обеспечения PLINK 1.9 и пакета detectRuns в среде программирования R по следующим параметрам: размер окна – 150 SNPs; порог перекрытия окна – 0,1; минимальное количество SNPs в регионе – 200; максимальное количество гетерозиготных SNPs в окне – 1. Границы выявленных ROH-регионов определяли по сборке референсного генома GRCgба. Для обнаружения перспективных генов-кандидатов проводили аннотирование генов в рамках обнаруженных районов в геномном браузере Ensembl.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ / RESULTS

В результате полногеномного поиска ассоциаций у кур породы китайская шелковая обнаружены гомозиготные районы на первой, третьей, четвертой, седьмой и девятой хромосомах. В общей сложности в этих ROH-регионах сосредоточены 40 генов, из которых аннотированы 25 и представлены в таблице 1.

На первой хромосоме ген *FBXO18* участвует в поддержании целостности генома, действуя как антирекомбинагенная хеликаза, что можно отнести к процессам гомеостаза и адаптации. Однако, исследований, подтверждающих его влияние на способность к адаптации у птиц, не было обнаружено.

В ROH-регионе третьей хромосомы был аннотирован ген *НААО*. Ген *НААО* вовлечен в метаболизм триптофана и участвует у птиц в синтезе хинолиновой кислоты (QUIN) из 3-гидроксиантраниловой кислоты, необходимой для поддержки иммунной системы и нормального функционирования нервной системы. Ген *НААО* необходим для синтеза НАД (никотинамидадениндинуклеотида) – критически значимого кофермента для энергетического метаболизма, включенного почти во все метаболические пути, связанные с выработкой энергии. Действие НАД у птиц способствует адаптации к жарким климатическим условиям [12]. В других исследованиях в ответ на тепловой стресс транскриптомный про-

филь печени бройлеров показал повышенный уровень экспрессии *НААО*, что являлось следствием повышенного метаболизма триптофана и производства ниацина [13]. Также фермент *НААО* регулирует содержание промежуточного триптофанового соединения – 5-гидроксииндола, что приводит к образованию более интенсивной желтой окраски абдоминального жира у кур. [14].

В гомозиготном регионе седьмой хромосомы выявлен пул генов, участвующих в регуляции иммунной системы. Иммуномодулирующими функциями обладают белковые продукты гена *ATF2*, которые участвуют в иммунном ответе, реагируя на стресс-индуцированные изменения экспрессии генов [15-16]. Транскрипционно неактивный вариант *ATF2* способен вызывать меланогенез у человека, при этом данный ген у китайской шелковой породы кур может быть связан с темным окрасом мяса и кожи [17]. В иммунный ответ у кур также может быть вовлечен ген *ATP5G3* [18], хотя данный ген главным образом обеспечивает синтез АТФ, так как кодирует субъединицу митохондриальной АТФ-синтазы, что критически важно для энергоснабжения клеток, особенно в условиях иммунной активации [19-20]. Ген *OLA1*, также связанный с митохондриальной функцией, регулирует клеточный ответ на окислительный стресс, влияет на пролиферацию и миграцию эндотелиальных и гладкомышечных клеток аорты [21-22]. Косвенное участие в иммунитете птиц также имеет ген *WIPF1*, который главным образом участвует в организации актинового цитоскелета, но одновременно с этим влияет на развитие тканей и заживление ран [23-24]. *SCRN3* регулируется воспалительными сигналами и участвует в белковой сортировке [25-26]. Экспрессия гена *SCRN3* регулируется провоспалительными сигналами путями, а белковый продукт *SCRN3* участвует в тепловой ноцицепции, что подразумевает физиологический механизм восприятия, передачи и обработки сигналов, поступающих на сенсорные рецепторы боли. [25-26]. Мутантный

вариант гена *CIR1* демонстрирует зависимость от салициловой кислоты экспрессию защитных генов и повышенную устойчивость к биотрофным патогенам [27]. Основная же функция *CIR1* - участие в пути

межклеточной коммуникации - Notch, который запускает плейотропные эффекты и влияет на регуляцию генов в контексте роста и развития клетки [28].

Таблица 1 – Найденные локусы генов в соответствии с указанной хромосомой и районом их расположения

Chr	Регион	Идентификаторы генов
GGA1	1642728-1744426	<i>ENSGALT0000008153</i> , <b><i>FBXO18</i></b> , <i>ANKRD16</i> , <i>GD11</i> , <i>TASOR2</i> , <i>ENSGALT00000053060</i>
GGA3	108318347-108543422	Не обнаружены
	37471654-37550492	<i>RYR2</i> , <i>gga-mir-135b</i>
	33332041-33383830	Не обнаружены
	24173262 - 24252795	<b><i>HAAO (3-hydroxyanthranilate 3,4-dioxygenase)</i></b> , <i>ENSGALG00000052550</i>
GGA4	6235738-62489447	Не обнаружены
	63720064 - 64060662	<i>TUSC3</i> , <i>ENSGALG00000053101</i> , <i>ENSGALG00000048353</i> , <i>SGCZ</i> , <i>gga-mir-383</i>
GGA7	16518016-16977688	<i>ENSGALG00000048418</i> , <b><i>ATP5G3 (ATP synthase, H+ transporting, mitochondrial Fo complex subunit C3)</i></b> , <b><i>ATF2 (activating transcription factor 2)</i></b> , <i>ENSGALG00000026082</i> , <b><i>CHN1 (chimerin 1)</i></b> , <i>gga-mir-1570</i> , <b><i>CHRNA1 (cholinergic receptor nicotinic alpha 1 subunit)</i></b> , <b><i>WIPF1 (WAS/WASL interacting protein family member 1)</i></b> , <b><i>GPR155 (WAS/WASL interacting protein family member 1)</i></b> , <b><i>SCRN3 (secernin 3)</i></b> , <b><i>CIR1 (corepressor interacting with RBPJ, 1)</i></b> , <b><i>SP9 (Sp9 transcription factor)</i></b> , <b><i>OLA1 (Obg like ATPase 1)</i></b>
GGA9	205119430 - 20921299	<i>ENSGALG00000009458</i> , <i>gga-mir-551</i> , <i>ENSGALG00000048084</i> , <i>GOLIM4</i> , <i>ENSGALG00000009468</i> , <i>PDCD10</i> , <i>ENSGALG00000052998</i> , <i>ENSGALG00000054350</i> , <i>ENSGALG00000028207</i> , <i>ENSGALG00000049546</i> , <i>ENSGALG00000051084</i> , <i>ENSGALG00000048817</i>

Примечание: Жирным шрифтом обозначены гены-кандидаты иммунной устойчивости и влияющие на адаптацию к условиям внешней среды; Chr-хромосома.

#### ВЫВОДЫ / CONCLUSION

В ходе анализа данных полногеномного генотипирования, проведенного на ДНК кур породы китайская шелковая, разводимых в рамках ЦКП «Генетическая коллекция редких и исчезающих пород кур» (ВНИИГРЖ, г. Санкт-Петербург – Пушкин) обнаружены гомозиготные районы на первой, третьей, четвертой, седьмой и девятой хромосомах. Выявлено 9

регионов гомозиготности, три из них не содержат гены. Всего в данных регионах было аннотировано 25 генов. Из них к генам, которые опосредовано оказывают влияние на адаптационные свойства кур и иммунный ответ на хромосоме 3 обнаружен ген *HAAO*; на хромосоме 7 - гены *ATF2*, *ATP5G3*, *OLA1*, *WIPF1*, *SCRN3* и *CIR1*. Учитывая, что регионы гомозиготности находятся под селекционным дав-

лением, можно предположить, что у китайских шелковых кур произошло накопление данных генов, что способствовало их высокой приспособленности к разным условиям жизни.

#### ANALYSIS OF HOMOZYGOUS REGIONS IN THE GENOME OF CHINESE SILKIE CHICKENS TO IDENTIFY GENES AFFECTING ADAPTIVE PROPERTIES

**Dementieva N.V.\*** – Candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Molecular Genetics (ORCID 0000-0003-0210-9344); **Shcherbakov Yu.S.** – Candidate of Biological Sciences, Junior Researcher at the Laboratory of Molecular Genetics (ORCID 0000-0001-6434-6287); **Nikolaeva O.A.** – Postgraduate Student Of The Laboratory Of Molecular Genetics (ORCID 0000-0003-3828-1111); **Vakhrameev A.B.** – Leading Livestock Specialist (ORCID 0000-0001-5166-979X); **Mitrofanova O.V.** – Candidate of Biological Sciences, Leading Biologist of the Molecular Genetics Laboratory (ORCID 0000-0003-4702-2736)

Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding — Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry

\*dementevan@mail.ru

**Funding:** The study was supported by grant No. 24-16-00174 from the Russian Science Foundation, <https://rscf.ru/project/24-16-00174/>, using chicken populations from the Genetic Collection of Rare and Endangered Chicken Breeds (VNIIGRZH, St. Petersburg, Pushkin).

#### ABSTRACT

Homozygous regions in the genome serve as markers of areas under selective pressure. These regions likely harbor genes responsible for key production traits targeted in breeding programs. For this study, we performed whole-genome genotyping at 30× coverage on DNA extracted from blood samples of Chinese Silkie chickens (n=20) maintained at the Center for Genetic Collections of Rare and Endangered Chicken

Breeds (Pushkin, St. Petersburg, Russia). Our aim was to identify runs of homozygosity (ROH) in this population and pinpoint genes within them that relate to adaptive traits and immune resilience. After quality filtering, we analyzed 10,593,367 SNPs. We detected ROH on chromosomes 1, 3, 4, 7, and 9, encompassing nine regions that collectively contain 40 genes. Of these, we annotated 25 genes; here, we focus on those that directly or indirectly influence adaptive capacity and immune responses in chickens: *HAAO* gene on chromosome 3, and *ATP5G3*, *ATF2*, *WIPF1*, *SCRN3*, *CIR1*, and *OLAI* genes on chromosome 7. Functional annotation links these genes to adaptive and physiological processes in chickens. The *HAAO* gene contributes to multiple roles, including the heat stress response. Meanwhile, *ATF2*, *ATP5G3*, *OLAI*, *WIPF1*, *SCRN3*, and *CIR1* form a cluster associated with stress reactivity, immune function, mitochondrial activity, and cellular homeostasis. Together, they modulate energy metabolism, oxidative stress, inflammatory signaling, tissue repair, and intercellular communication. This gene set underscores the importance of metabolic robustness, immune defense, and stress adaptation to the distinctive phenotype of the Chinese Silkie population. We posit that homozygosity at these loci enhances the breed's hardiness and adaptability across diverse rearing conditions.

#### СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Kirin M., McQuillan R., Franklin C. S. et al. Genomic runs of homozygosity record population history and consanguinity. *PloS one*. 2010; 5(11):e13996. doi: 10.1371/journal.pone.0013996
2. Dementieva N.V., Kudinov A.A., Larkina T.A., et al. Genetic Variability in Local and Imported Germplasm Chicken Populations as Revealed by Analyzing Runs of Homozygosity. *Animals*. 2020;10. doi:10.3390/ani10101887.
3. Fedorova E.S., Dementieva N.V., Shcherbakov Y.S., Stanishevskaya O.I. Identification of Key Candidate Genes in Runs of Homozygosity of the Genome of Two Chicken

- Breeds, Associated with Cold Adaptation. *Biology (Basel)* 2022;11. doi: 10.3390/biology11040547.
4. Dementieva N.V., Shcherbakov Y.S., Stanishevskaya O.I., et al. Large-scale genome-wide SNP analysis reveals the rugged (and ragged) landscape of global ancestry, phylogeny, and demographic history in chicken breeds. *J Zhejiang Univ Sci B*. 2024 Apr 15;25(4):324-340. doi:10.1631/jzus.B2300443.
5. Huang R., Zhu C., Zhen Y. Genetic diversity, demographic history, and selective signatures of Silkie chicken. *BMC genomics*. 2024; 25(1):754. doi: 10.1186/s12864-024-10671-x
6. Prakash A., Singh Y., Chatli M., et al. Review of the black meat chicken breeds: Kadaknath, Silkie, and Ayam Cemani. *World's Poultry Science Journal*. 2023;79(4):879–891. doi: 10.1080/00439339.2023.225032
7. Вахрамеев, А. Б. Экстерьерная оценка кур / А. Б. Вахрамеев, А. В. Макарова. – Дубровицы: Эрнста, 2021. – 227 с. – ISBN 978-5-902483-64-9.
8. Feng C., Gao Y., Dorshorst B. et al. A cis-regulatory mutation of PDSS2 causes silky-feather in chickens. *PLoS genetics*. 2014;10(8):e1004576. doi: 10.1371/journal.pgen.1004576
9. He C., Chen Y., Yang K. et al. Genetic pattern and gene localization of polydactyly in Beijing fatty chicken. *PLoS One*. 2017;12(5):e0176113. doi: 10.1371/journal.pone.0176113
10. Yang X, Ma B, Zhao Q, et al. High temporal-resolution transcriptome landscape reveals the biological process and regulatory genes of melanin deposition in breast muscle of Silkie chickens during embryonic development. *BMC Genomics*. 2025.13;26(1):476. doi:10.1186/s12864-025-11654-2
11. Shao B, Wang Z, Luo P, et al. Identifying insulin-responsive circRNAs in chicken pectoralis. *BMC Genomics*. 2025 Feb 15;26(1):148. doi: 10.1186/s12864-025-11347-w.
12. Jamshed L., Debnat A., Jamshed, S., et al. (2022). An Emerging Cross-Species Marker for Organismal Health: Tryptophan-Kynurenine Pathway. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(11), 6300. doi: 10.3390/ijms23116300
13. Kim D. Y., Han G. P., Lim C., Kim J. M., Kil D. Y. (2023). Effect of dietary betaine supplementation on the liver transcriptome profile in broiler chickens under heat stress conditions. *Animal bioscience*, 36(11), 1632–1646. doi: 10.5713/ab.23.0228
14. Liu X., Men L., Chen Y., et al (2024). Tryptophan Promotes the Production of Xanthophyll Compounds in Yellow Abdominal Fat through HAAO. *Animals: an open access journal from MDPI*, 14(11), 1555. doi: 10.3390/ani14111555
15. Wang Y. (2020). Research Progress on MicroRNAs Involved in the Regulation of Chicken Diseases. *The journal of poultry science*, 57(1), 7–17. doi: 10.2141/jpsa.0190073
16. Bhoumik A., Ronai Z. (2008). ATF2: a transcription factor that elicits oncogenic or tumor suppressor activities. *Cell cycle (Georgetown, Tex.)*, 7(15), 2341–2345. doi: 10.4161/cc.6388
17. Claps G., Cheli Y., Zhang T., et al. (2016). A Transcriptionally Inactive ATF2 Variant Drives Melanomagenesis. *Cell reports*, 15(9), 1884–1892. doi: 10.1016/j.celrep.2016.04.072
18. Wang Y., Miao X., Li H., et al. (2020). The correlated expression of immune and energy metabolism related genes in the response to Salmonella enterica serovar Enteritidis inoculation in chicken. *BMC veterinary research*, 16(1), 257. doi: 10.1186/s12917-020-02474-5
19. Yan W. L., Lerner T. J., Haines J. L., Gusella J. F. (1994). Sequence analysis and mapping of a novel human mitochondrial ATP synthase subunit 9 cDNA (ATP5G3). *Genomics*, 24(2), 375–377. doi: 10.1006/geno.1994.1631
20. Huang Y., Wang L., Bennett B., et al. (2013). Potential role of Atp5g3 in epigenetic regulation of alcohol preference or obesity from a mouse genomic perspective. *Genetics and molecular research: GMR*, 12(3), 3662–3674. doi: 10.4238/2013.September.18.1
21. Zhang J., Rubio V., Lieberman M. W., Shi Z. Z. (2009). OLA1, an Olg-like ATPase, suppresses antioxidant response via

nontranscriptional mechanisms. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 106(36), 15356–15361. doi: 10.1073/pnas.0907213106

22. Lin T. F., Chou C. L., Hsieh C. J., Wu Y. J., Chen Y. C., Wu T. W., Lu S. X., Juang Y. L., Wang L. Y. (2022). Association of Common Variants in OLA1 Gene with Preclinical Atherosclerosis. International journal of molecular sciences, 23(19), 11511. doi: 10.3390/ijms231911511

23. Qian A., Di S., Gao X., et al. (2009). cDNA microarray reveals the alterations of cytoskeleton-related genes in osteoblast under high magneto-gravitational environment. Acta biochimica et biophysica Sinica, 41(7), 561–577. doi: 10.1093/abbs/gmp041

24. Su F., Xiao R., Chen R., et al. (2023). WIPF1 promotes gastric cancer progression by regulating PI3K/Akt signaling in a myocardin-dependent manner. iScience, 26(11), 108273. doi: 10.1016/j.isci.2023.108273

25. Abbasi A. A. (2010). Unraveling ancient segmental duplication events in human genome by phylogenetic analysis of multigene families residing on HOX-cluster paralogs. Molecular phylogenetics and evolution, 57(2), 836–848. doi: 10.1016/j.ympev.2010.07.021

26. Bustin K. A., Shishikura K., Chen I., et al. (2023). Phenelzine-based probes reveal Secernin-3 is involved in thermal nociception. Molecular and cellular neurosciences, 125, 103842. doi: 10.1016/j.mcn.2023.103842

27. Carstens M., McCrindle T. K., Adams N., et al. (2014). Increased resistance to biotrophic pathogens in the Arabidopsis constitutive induced resistance 1 mutant is EDS1 and PAD4-dependent and modulated by environmental temperature. PloS one, 9(10), e109853. doi: 10.1371/journal.pone.0109853

28. Contreras-Cornejo H., Saucedo-Correa G., Oviedo-Boyso J., et al. (2016). The CSL proteins, versatile transcription factors and context dependent corepressors of the notch signaling pathway. Cell division, 11, 12. doi: 10.1186/s13008-016-0025-2

## REFERENCES

1. Kirin M., McQuillan R., Franklin C. S. et al. Genomic runs of homozygosity record population history and consanguinity. PloS one. 2010; 5(11):e13996. doi: 10.1371/journal.pone.0013996
2. Dementieva N.V., Kudinov A.A., Larkina T.A., et al. Genetic Variability in Local and Imported Germplasm Chicken Populations as Revealed by Analyzing Runs of Homozygosity. Animals. 2020;10. doi:10.3390/ani10101887.
3. Fedorova E.S., Dementieva N.V., Shcherbakov Y.S., Stanishevskaya O.I. Identification of Key Candidate Genes in Runs of Homozygosity of the Genome of Two Chicken Breeds, Associated with Cold Adaptation. Biology (Basel) 2022;11. doi: 10.3390/biology11040547.
4. Dementieva N.V., Shcherbakov Y.S., Stanishevskaya O.I., et al. Large-scale genome-wide SNP analysis reveals the rugged (and ragged) landscape of global ancestry, phylogeny, and demographic history in chicken breeds. J Zhejiang Univ Sci B. 2024 Apr 15;25(4):324-340. doi:10.1631/jzus.B2300443.
5. Huang R., Zhu C., Zhen Y. Genetic diversity, historical demographics, and selective signatures of Silkie chicken. BMC genomics. 2024; 25(1):754. doi: 10.1186/s12864-024-10671-x
6. Prakash A., Singh Y., Chatli M., et al. Review of the black meat chicken breeds: Kadaknath, Silkie, and Ayam Cemani. World's Poultry Science Journal. 2023; 79(4):879–891. doi: 10.1080/00439339.2023.225032
7. Vakhrameev, A. B. Exterior evaluation of chickens / A. B. Vakhrameev, A. V. Makarova. – Dubrovitsy: Ernsta, 2021. – 227 p. – ISBN 978-5-902483-64-9.
8. Feng C., Gao Y., Dorshorst B. et al. A cis-regulatory mutation of PDSS2 causes silky-feather in chickens. PLoS genetics. 2014;10(8):e1004576. doi: 10.1371/journal.pgen.1004576
9. He C., Chen Y., Yang K. et al. Genetic pattern and gene localization of polydactyly in Beijing fatty chicken. PLoS One. 2017;12(5):e0176113. doi: 10.1371/

journal.pone.0176113

10. Yang X, Ma B, Zhao Q, et al. High temporal-resolution transcriptome landscape reveals the biological process and regulatory genes of melanin deposition in breast muscle of Silkie chickens during embryonic development. *BMC Genomics*. 2025.13;26(1):476. doi:0.1186/s12864-025-11654-2
11. Shao B, Wang Z, Luo P, et al. Identifying insulin-responsive circRNAs in chicken pectoralis. *BMC Genomics*. 2025 Feb 15;26(1):148. doi: 10.1186/s12864-025-11347-w.
12. Jamshed L., Debnat A., Jamshed, S., et al. (2022). An Emerging Cross-Species Marker for Organismal Health: Tryptophan-Kynurenine Pathway. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(11), 6300. doi: 10.3390/ijms23116300
13. Kim D. Y., Han G. P., Lim C., Kim J. M., Kil D. Y. (2023). Effect of dietary betaine supplementation on the liver transcriptome profile in broiler chickens under heat stress conditions. *Animal bioscience*, 36(11), 1632–1646. doi: 10.5713/ab.23.0228
14. Liu X., Men L., Chen Y., et al (2024). Tryptophan Promotes the Production of Xanthophyll Compounds in Yellow Abdominal Fat through HAAO. *Animals: an open access journal from MDPI*, 14(11), 1555. doi: 10.3390/ani14111555
15. Wang Y. (2020). Research Progress on MicroRNAs Involved in the Regulation of Chicken Diseases. *The journal of poultry science*, 57(1), 7–17. doi: 10.2141/jpsa.0190073
16. Bhoumik A., Ronai Z. (2008). ATF2: a transcription factor that elicits oncogenic or tumor suppressor activities. *Cell cycle (Georgetown, Tex.)*, 7(15), 2341–2345. doi: 10.4161/cc.6388
17. Claps G., Cheli Y., Zhang T., et al. (2016). A Transcriptionally Inactive ATF2 Variant Drives Melanomagenesis. *Cell reports*, 15(9), 1884–1892. doi: 10.1016/j.celrep.2016.04.072
18. Wang Y., Miao X., Li H., et al. (2020). The correlated expression of immune and energy metabolism related genes in the response to *Salmonella enterica* serovar Enteritidis inoculation in chicken. *BMC veterinary research*, 16(1), 257. doi: 10.1186/s12917-020-02474-5
19. Yan W. L., Lerner T. J., Haines J. L., Gusella J. F. (1994). Sequence analysis and mapping of a novel human mitochondrial ATP synthase subunit 9 cDNA (ATP5G3). *Genomics*, 24(2), 375–377. doi: 10.1006/geno.1994.1631
20. Huang Y., Wang L., Bennett B., et al. (2013). Potential role of Atp5g3 in epigenetic regulation of alcohol preference or obesity from a mouse genomic perspective. *Genetics and molecular research: GMR*, 12(3), 3662–3674. doi: 10.4238/2013.September.18.1
21. Zhang J., Rubio V., Lieberman M. W., Shi Z. Z. (2009). OLA1, an Obg-like ATPase, suppresses antioxidant response via nontranscriptional mechanisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(36), 15356–15361. doi: 10.1073/pnas.0907213106
22. Lin T. F., Chou C. L., Hsieh C. J., Wu Y. J., Chen Y. C., Wu T. W., Lu S. X., Juang Y. L., Wang L. Y. (2022). Association of Common Variants in OLA1 Gene with Preclinical Atherosclerosis. *International journal of molecular sciences*, 23(19), 11511. doi: 10.3390/ijms231911511
23. Qian A., Di S., Gao X., et al. (2009). cDNA microarray reveals the alterations of cytoskeleton-related genes in osteoblast under high magneto-gravitational environment. *Acta biochimica et biophysica Sinica*, 41(7), 561–577. doi: 10.1093/abbs/gmp041
24. Su F., Xiao R., Chen R., et al. (2023). WIPF1 promotes gastric cancer progression by regulating PI3K/Akt signaling in a myocardium-dependent manner. *iScience*, 26(11), 108273. doi: 10.1016/j.isci.2023.108273
25. Abbasi A. A. (2010). Unraveling ancient segmental duplication events in human genome by phylogenetic analysis of multigene families residing on HOX-cluster paralogons. *Molecular phylogenetics and evolution*, 57(2), 836–848. doi: 10.1016/j.ympev.2010.07.021
26. Bustin K. A., Shishikura K., Chen I., et al. (2023). Phenelzine-based probes reveal Secernin-3 is involved in thermal nociception. *Molecular and cellular neurosciences*, 125, 103842. doi: 10.1016/j.mcn.2023.103842

27. Carstens M., McCrindle T. K., Adams N., et al. (2014). Increased resistance to biotrophic pathogens in the Arabidopsis constitutive induced resistance 1 mutant is EDS1 and PAD4-dependent and modulated by environmental temperature. *PLoS one*, 9(10), e109853. doi: 10.1371/journal.pone.0109853
28. Contreras-Cornejo H., Saucedo-Correa G., Oviedo-Boysó J., et al. (2016). The CSL proteins, versatile transcription factors and context dependent corepressors of the notch signaling pathway. *Cell division*, 11, 12. doi: 10.1186/s13008-016-0025-2