

НАУЧНЫЙ ОБЗОР

УДК 575.852

**ПРОИСХОЖДЕНИЕ, ГЕНЕТИКА И ОСОБЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИИ
ГЕНОМА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУР**

¹Мельников Н.П., ¹Багыбаева А.М., ¹Исагулов Т.Е., ¹Мельникова Т.В.,
¹Джарбанова А.Д., ²Булах А.В., ¹Безрукова А.Н., ³Мусина Г.Ш., ¹Джамалова Г.А.

¹ТОО «Научно-диагностический центр «Animal Expert Group», Алматы;

²ТОО «UniVet Distribution», Астана;

³ТОО «Научно-производственный центр «UniVet», Алматы, e-mail: a.bagybaeva@aeg-lab.kz

Аннотация. Увеличение производства продукции куроводства обеспечивается путем совершенствования генетических качеств кур, улучшения условий их кормления и содержания. Поэтому изучение генетики сельскохозяйственных кур актуально и имеет большое значение. Научное теоретическое исследование направлено на изучение молекулярно-генетического потенциала генома кур. Результаты работы показали, что вопрос о происхождении кур на данном этапе все еще остается предметом споров, так как каждая из двух теорий (моно- и полифилетическая) актуальна в научных работах. В статье раскрыты ключевые особенности, характерные для кариотипа и генома кур; проанализированы особенности эволюции генома кур. Кариотип кур существенно отличается от кариотипов млекопитающих и содержит хромосомы, называемые макро- и микрохромосомами, которые заметно различаются по размерам. Гаплоидное содержание генетического аппарата в геноме кур равно $1,2 \times 10^9$ пар оснований ДНК. Средний размер макрохромосом составляет примерно 130 Мб, микрохромосом, на который приходится 30% генома кур, – 12,5 Мб. Таким образом, геном кур в 3 раза меньше генома млекопитающих за счет существенного уменьшения содержания повторов, псевдогенов и сегментарных дупликаций, а расширение и сокращение мультигенных семейств являются основным фактором независимой эволюции млекопитающих и птиц. Итоги работы могут быть использованы в селекции для повышения общей изменчивости, продуктивности, плодовитости, приспособляемости кур к условиям промышленного содержания, а также для улучшения резистентности.

Ключевые слова: *Gallus gallus domesticus*, сельскохозяйственные куры, генетика кур, кариотип кур, происхождение кур, молекулярная генетика кур, молекулярная эволюция кур

Работа финансировалась ТОО «Научно-производственный центр UniVet» (договор № 01 от 06.03.2023 г.) по программе исследований на базе ТОО «Научно-диагностический центр Animal Expert Group» (номер гос. регистрации 0123РКД0014 от 27.03.2023 г. НЦГНТЭ РК).

**ORIGIN, GENETICS AND EVOLUTIONARY FEATURES
OF THE GENOME OF FARM CHICKENS**

¹Melnikov N.P., ¹Bagybaeva A.M., ¹Isagulov T.E., ¹Melnikova T.V.,
¹Dzharbanova A.D., ²Bulakh A.V., ¹Bezrukova A.N., ³Musina G.S., ¹Jamalova G.A.

¹LLP «Scientific and Diagnostic Center “Animal Expert Group”, Алматы;

²LLP «UniVet Distribution», Алматы;

³LLP «Scientific and Production Center UniVet», Алматы, e-mail: a.bagybaeva@aeg-lab.kz

Annotation. Increase in hen breeding production is provided by improving the genetic qualities of chickens, improving their feeding and housing conditions. Therefore, the study of genetics of agricultural chickens is relevant and of great importance. The essence of scientific theoretical research is aimed at studying the molecular genetic potential of the chicken genome. The results of the work showed that the question of the origin of chickens at this stage is still a matter of debate, since each of the two theories (mono- and polyphyletic) is relevant in scientific papers. The article reveals the key features characteristic of the karyotype and genome of chickens; the peculiarities of chicken genome evolution are analyzed. The karyotype of chickens differs significantly from mammalian karyotypes and contains chromosomes that differ markedly in size and are called macro- and microchromosomes. The haploid content of the genetic apparatus in the chicken genome is 1.2×10^9 DNA base pairs. The average size of macrochromosomes is approximately 130 Mb, while microchromosomes, which account for 30% of the chicken genome, are 12.5 Mb. Thus, the chicken genome is three times smaller than the mammalian genome due to a significant reduction in the content of repeats, pseudogenes and segmental duplications, and the expansion and reduction of multigene families is the main factor in the independent evolution of mammals and birds. Practical significance of the results of the work can be used in breeding to increase their general variability, productivity, fertility, adaptability of chickens to the conditions of industrial housing, as well as to improve resistance.

Keywords: *Gallus gallus domesticus*, agricultural chickens, chicken genetics, chicken karyotype, origin of chickens, molecular genetics of chickens, molecular evolution of chickens

The work was financed by the LLP «Scientific and Production Center UniVet» (agreement No. 01 dated 03/06/2023) under the research program based on the LLP «Scientific and Diagnostic Center “Animal Expert Group”» (state registration number 0123RKD0014 dated 03/27/2023 NCSTE RK).

Теоретические исследования в поиске прогрессивных знаний в области изучения генома сельскохозяйственных кур позволяют разрабатывать и усовершенствовать программы по селекции и разведению кур, нацеленные на повышение продуктивных качеств с одновременным улучшением устойчивости к стрессам и болезням.

Цель исследования – изучение эволюционного развития и молекулярно-генетического потенциала генома сельскохозяйственных кур.

Задачи исследования: изучение гипотез о происхождении сельскохозяйственных кур; раскрытие ключевых особенностей, характерных для кариотипа и генома сельскохозяйственных кур; анализ особенностей эволюции генома сельскохозяйственных кур.

Материалы и методы исследования

Работа выполнена на основе теоретических исследований. С марта по ноябрь 2023 года проводились поиск и анализ научной литературы по исследуемой теме. Всего для работы над статьей на цифровых отечественных и международных платформах (Web of Science, Scopus, Научная электронная библиотека и др.) изучено и проанализировано за период с 1868 по 2023 год более 580 научных трудов, из которых 48 были использованы в нашей работе.

Результаты исследования и их обсуждение

Класс птиц расположен на филогенетическом древе в эволюционном промежутке между пресмыкающимися и млекопитающими [1] и насчитывает более 10 тыс. видов, но к сельскохозяйственным относят только 8 [2]. Среди сельскохозяйственных птиц особое место занимают куры, которые принадлежат к отряду *Galliformes* (Курообразные), семейству *Phasianidae* (Фазановые), роду *Gallus* (Джунглевые куры; отличаются наличием гребня и сережек), виду *Gallus gallus* (Банкивская джунглевая курица) [2].

Сельскохозяйственное куроводство обеспечивает рынок диетическими продуктами питания – мясом и яйцами [3]. Ежегодно в аграрном секторе экономики для производства мяса выращивается более 71 млрд птиц [4]. В мире производится мяса бройлеров более 103,4 млн т [5], яиц – более 80 млн т [6].

Согласно данным Продовольственной и сельскохозяйственной организации (FAO), мировая популяция кур составляет более 34,4 млрд голов, из которых больше половины (около 56%) приходится на Азию. В мире насчитывается более 1 600 пород кур. Куры составляют около 92% мирового

поголовья домашней птицы, за ними следуют утки (5%) и индейки (2%). Куроводство, таким образом, обеспечивает мировое производство мяса птицы на 89% и яиц на 92% [4].

В Казахстане численность поголовья сельскохозяйственных птиц на 01.01.2023 г. составила 49,9 млн голов [7], из которых на конец 2021 г. почти 72,2% сосредоточено в пяти областях Казахстана – Алматинской 25,7%, Акмолинской – 19,7%, Костанайской – 10,1%, Северо-Казахстанской – 8,4%, Восточной-Казахстанской – 8,3% [8]. Производство же яиц в Казахстане на 01.01.2023 г. составило 5052,2 млн шт., при этом на долю куриных приходится 99,5% [7].

Следует отметить, что потребление мяса на душу населения из года в год, согласно данным ФАО, увеличивается, на первом месте стоит потребление мяса кур [4]. По оценкам, мясо кур удовлетворяет более 30% всех потребностей в животном белке [9].

Устойчивое развитие промышленного птицеводства (бройлерного, яичного) основано на интенсивном производстве [10], где поголовье варьирует от нескольких тысяч до нескольких миллионов голов, содержится в закрытых помещениях (напольное, клеточное содержание) с автоматическими системами кормления и поения [11], с очень высокой плотностью (33 кг м² или выше) [12]. Наличие кормов (зерно, соя и семена масличных культур) часто зависит от внешних производителей [11]. Использование воды (как в производстве кормов, так и в птицеводстве) является значительным [13] и составляет при производстве куриного мяса и яиц 4325 и 3265 м³ т⁻¹ соответственно [14].

Увеличение производства продукции куроводства как одной из скороспелой отрасли животноводства обеспечивается путем усовершенствования генетических хозяйственно полезных качеств кур, улучшения условий их кормления и содержания [15]. Поэтому изучение генетики сельскохозяйственных кур (лат. *Gallus domesticus*) актуально и имеет большое значение для устойчивого улучшения программ селекции и разведения кур [16].

Контролируемая человеком искусственная эволюция сельскохозяйственных кур в условиях промышленного куроводства направлена [2] на улучшение резистентности и на повышение общей изменчивости кур (особенно массы и формы тела), повышение продуктивности и плодовитости кур при одновременном снижении затрат кормов на производимую куроводческую продукцию, приспособляемость кур к условиям промышленного содержания за счет изменений в физиологии и в поведении кур,

в последнем случае – за счет снижения их пугливости при контакте с человеком.

Происхождение и одомашнивание сельскохозяйственных кур

Вид сельскохозяйственных кур (*Gallus gallus domesticus*) является современным потомком динозавров и первым амниотом, не относящимся к млекопитающим [17]. Современные птицы (*Ornithurae*) произошли от динозавров-терапод [18] в середине мезозойской эры [19].

Как видно из рисунка 1, Археоптерикс (обозначен звездочкой) считается первой известной птицей, жившей примерно 150 млн лет назад [19]. Эволюционное развитие генома курицы протекает отдельно от геномов млекопитающих и длится приблизительно в течение 310 млн лет [19].

Происхождение домашней курицы, в том числе и с точки зрения географического обитания, было предметом споров с тех пор, как Дарвин впервые предположил теорию монофилетического происхождения кур. Согласно теории Дарвина, индийская красная джунглиевая курица (*Gallus gallus*) является единственным предком всех домашних кур [20].

В основе теории Дарвина лежали следующие ключевые положения [20]: наличие заметного морфологического сходства между домашней курицей и красной джунглевой птицей; скрещивание этих двух видов дало плодородное потомство, тогда как скрещивание домашних кур с тремя другими видами джунглевых птиц приводило к низкой выживаемости цыплят.

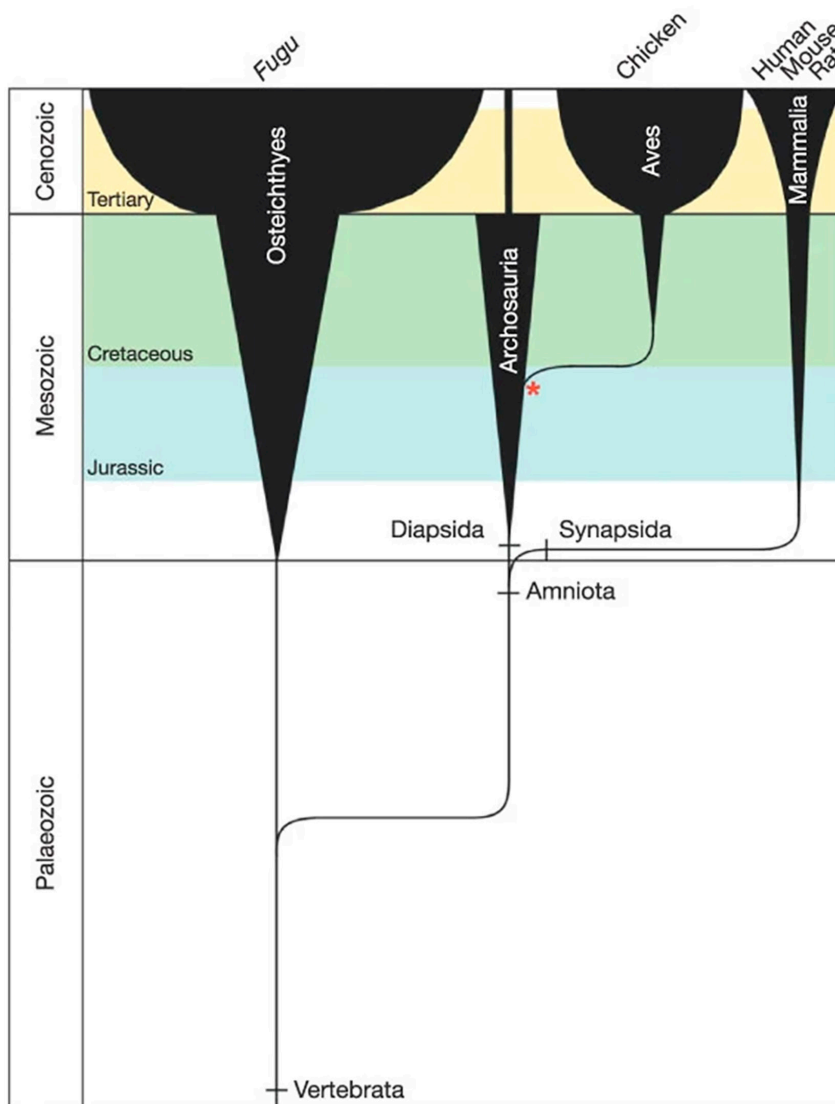


Рис. 1. Эволюция позвоночных с указанием существующих видов, чьи геномы были секвенированы [19]

Альтернативную гипотезу происхождения домашних кур – многовидовое, или полифилетическое, происхождение – впервые предложил Ф. Хатт в своей книге «Генетика домашней птицы» (1949). Он утверждал, что потенциально все четыре диких вида джунглевых птиц могли внести определенный вклад в генетический состав домашней курицы. Свою гипотезу он основывал на том факте, что ряд фенотипов, наблюдаемых у домашних кур, не обнаруживается в популяции красных джунглевых птиц, но присутствует у других видов джунглевых птиц [21].

Одомашнивание кур произошло в Азии примерно к 5400 г. до н.э. или уже к 8000 г. до н.э. [22]. Предположение Дарвина о том, что красная джунглевая курица была ближайшим предком домашней курицы, подтвердилось позже при анализе митохондриальной ДНК. Следовательно, красная джунглевая курица является признанным предком домашней курицы по материнской линии [23].

С момента одомашнивания красной джунглевой птицы (*Gallus gallus*) (примерно с 8000 по 5400 год до н.э.) в Азии [24] домашние куры (*Gallus Gallus domesticus*) подвергались комбинированному воздействию естественного и искусственного отбора. Это привело к заметному генетическому разнообразию по ряду признаков [25]. На современном этапе предполагается, что современная курица (*Gallus gallus domesticus*) была одомашнена от красной джунглевой курицы (RJF) [20], но с некоторым участием еще одного близкородственного вида – серой джунглевой курицы [24]. Также предполагается, что азиатская красная джунглевая курица (*Gallus gallus*) (RJF), обитающая на юго-востоке Азии, является родоначальником всех домашних кур, которая была одомашнена в долине Инда еще в 3200 г. до н.э. [26]. Более поздние археологические раскопки в Китае указывают на наличие более ранних центров приручения [24].

G. gallus, дикий RJF, обитающий в лесах Юго-Восточной Азии и Индии, распространился после одомашнивания в процессе переселения людей в другие части мира, что привело к появлению многих пород кур [27].

Домашние куры принадлежат к роду *Gallus*, который таксономически включает четыре диких вида джунглевых птиц: красную джунглевую (*Gallus gallus*; RJF), серую джунглирующую (*G. sonneratii*), цейлонскую джунглевую (*G. lafayetii*) и зеленую джунглевую (*G. varius*). Все четыре вида джунглевых птиц обитают в разных географических регионах Южной Азии и имеют

довольно большие различия в морфологии. В настоящее время существует 5 подвидов RJF: *G. g. gallus* (Юго-Восточная Азия RJF) и *G. g. spadiceus*, *G. g. bankiva*, *G. g. murghi* (индийский RJF) и *G. g. Jabouillei*. Эти классификации, в основном, базируются на фенотипических признаках и географическом распределении популяций [28]. В настоящее время на существование красной джунглевой птицы (RJF) все большее влияние оказывают разрушение среды обитания, незаконная охота и потребление хищниками, что может в конечном итоге привести к ее исчезновению [29].

Таким образом, долгая история селекции и исследований сельскохозяйственных кур создала богатую коллекцию генотипического и фенотипического разнообразия в виде пород, линий и семейств со специфическими, продуктивными характеристиками.

В течение прошлого века домашняя курица превратилась в основной источник пищи за счет адаптации генома к специализированным яйцекладкам (несушкам) и быстрорастущим мясным птицам (бройлерам), продуктивность которых намного превосходит продуктивность их диких предков. Большинство современных сельскохозяйственных несушек производят примерно 300 яиц в год, в то время как красная джунглевая курица (RJF) обычно откладывает одну кладку из 5–9 яиц в год. Современные бройлеры быстро достигают массы тела 4–5 кг, а вес взрослого самца красной джунглевой птицы (RJF) – около 1 кг [27]. Коммерческие поставщики бройлеров и несушек производят более 71 млрд голов птицы в год, чтобы удовлетворить текущие мировые потребности потребителей в более 104 млн т мяса и более 1,3 трлн шт. яиц [5]. Как видим, искусственный отбор в процессе одомашнивания кур и последующая специализация на курах мясного (бройлера) и яичного (несушки) типа внесли в молекулярную организацию генома современных сельскохозяйственных кур существенные эволюционные коррективы [30].

Кариотип сельскохозяйственных кур

Кариотип как физическая и генетическая карта генома с низким разрешением строится с учетом системного распределения хромосом (идеограмма). «Хромосомология» вида – это первый шаг в картировании генома. Хромосомы кур изучаются с применением двух методов – окрашивания и картирования известных клонов и использования их в качестве ориентиров для хромосом. Кариотипы птиц существенно отличаются от кариотипов млекопитающих.

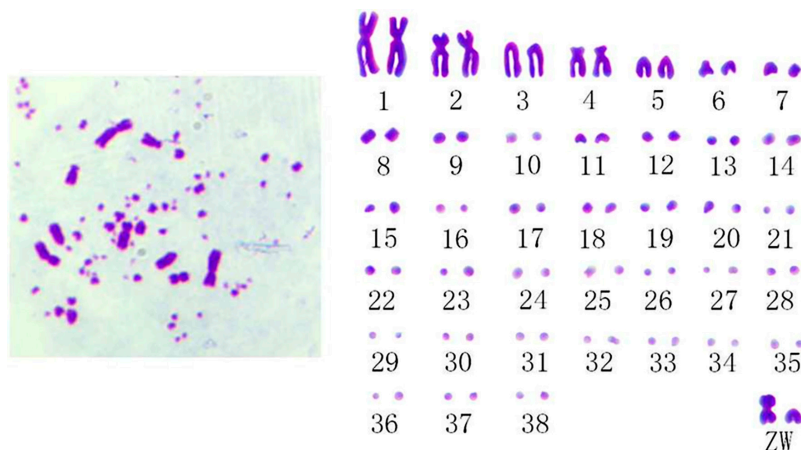


Рис. 2. Кариотип сельскохозяйственных кур (*Gallus gallus domesticus*) [19]

Большинство кариотипов птиц, в том числе и кур, содержат хромосомы, которые заметно различаются по размерам, поэтому их называют макро- и микрохромосомами [31].

Ключевые особенности, характерные для кариотипа сельскохозяйственных кур, следующие.

1. Количество хромосом у кур в составе кариотипа велико:

– диплоидный набор хромосом равен 78 ($2n = 78$), гаплоидный – 39 ($n = 39$) [30, 31].

2. Кариотип домашних кур устроен сложно [32–34], о чем свидетельствует рисунок 2.

3. Диплоидный набор сельскохозяйственных кур, состоящий из 39 пар хромосом ($2n = 78$), включает 38 пар аутосом и 1 пару половых хромосом. Половые хромосомы обозначены буквами Z и W (рис. 2), причем гетерогаметным полом является курица (♀ ZW), гомогаметным – петух (♂ ZZ) [19].

4. Разброс в размерах хромосом – это цитогенетическая особенность кариотипа домашних кур [30].

5. Из 38 пар аутосом к крупным относят 5 хромосом (макрохромосомы), к промежуточным – 5 и к малым по размеру – 28 хромосом (микрохромосомы) [30].

В работе J. Masabanda и M. Schmid отмечено, что из 39 пар хромосом к крупным аутосомам – макрохромосомам – отнесены 10 пар (хромосомы 1–10), к микрохромосомам – 28 пар (хромосомы 11–38), а пара половых хромосом – W и Z – представлены как макрохромосома (хромосома Z) и микрохромосома (хромосома W), последняя из которых имеется у гетерогаметного пола (♀ ZW) [30, 35]. Согласно K. Ladjali и D.W. Burt, 39 пар хромосом включают девять пар (вместе с половыми хромосомами Z и W), цитологически различные макрохромосомы и 30 микрохромосом [10].

Из вышеизложенного можно заключить, что способность различать хромосомы кур является одним из приоритетов в селекционно-генетической работе.

Геном сельскохозяйственных кур и особенности его организации

Гаплоидное содержание генетического аппарата в геноме кур равно $1,2 \times 10^9$ пар оснований ДНК [36] и разделено, как это было отмечено выше, между 39 хромосомами.

На сегодня геном кур изучен на 96% (1,03 Гб) от его прогнозируемого размера, поскольку раскрыты последовательности для всех 10 крупных аутосом, 19 из 28 микрохромосом и обеих половых хромосом [35].

Генетическая карта генома сельскохозяйственных кур включает около 650 молекулярных маркеров [37]. Генетический размер равен 2500–3400 сМ [38].

Средний размер макрохромосом составляет примерно 130 Мб. К микрохромосомам относят хромосомы, размеры которых варьируют в пределах от 0,5 до 1,5 мкм. Средний размер микрохромосом составляет 12,5 Мб, причем самый маленький из них равен 7 Мб. На микрохромосомы приходится 30% генома сельскохозяйственных кур [33].

Тридцать микрохромосом кур содержат около одной трети геномной ДНК, т.е. в них содержится примерно в два раза больше генов, чем в макрохромосомах. Микрохромосомы представляют собой богатую генами ДНК, и в них сосредоточено, по крайней мере, 50% генов. Микрохромосомы демонстрируют высокую скорость рекомбинации, они реплицируются в течение первой фазы S-фазы [39].

По сравнению с макрохромосомами большинство микрохромосом имеют более низкое содержание АТ-пар (A + T) и более высокое – GC-пар (G + C) [40].

Особенности генома сельскохозяйственных кур:

1. Общий размер генома кур по сравнению с геномом млекопитающих небольшой и составляет 1,1 Гб [40], тогда как, например, у мыши он равен 2,5 Гб [41], у человека – 2,9 Гб [42].

2. Хромосомы кур значительно различаются по размеру, поэтому их классифицируют на микро- и макрохромосомы. Согласно соглашению Международного консорциума по секвенированию генома курицы (ICGSC 2004 [19, 43]), хромосомы кур классифицируют на три класса:

– пять макрохромосом (GGA 1-5), в среднем длиной от ~ 50 до 200 Мб;

– пять промежуточных хромосом (GGA 6-10), в среднем длиной от 20 до 40 Мб;

– 28 микрохромосом (GGA 11-38), в среднем длиной примерно 12 Мб.

3. Микрохромосомы кур от общего генома занимают только 18%, но содержат примерно 31% всех генов (ICGSC 2004 [19]), что указывает на плотную генную структуру с короткими межгенными последовательностями, которые в 3–4 раза короче по сравнению с генами макрохромосом [43].

4. Содержание GC выше на микрохромосомах, как и уровень метилирования, за счет увеличения количества сайтов CpG [40].

5. Микрохромосомы реплицируются раньше, чем макрохромосомы [19]. Скорость рекомбинации выше на микрохромосомах (средняя скорость 6,4 сМ/Мб), чем на промежуточных хромосомах (3,9 сМ/Мб) и на макрохромосомах (2,8 сМ/Мб) [19, 43].

6. Микрохромосомы богаты генами, поскольку содержат в два раза больше генов, чем макрохромосомы [19].

7. Карта генетического сцепления кур, созданная для исследования еще в начале прошлого века, в настоящее время включает 2172 генетических локусов с общей длиной около 4000 сМ [44].

7.1. Геном кур с 2400 генами расшифрован в 2004 г. На сегодня исследовано примерно 1000 генов [19, 45].

7.2. Геном кур состоит примерно из одного миллиарда пар ДНК-последовательностей и включает примерно 20 000–23 000 генов [19].

8. Большинство микрохромосом являются акроцентрическими [40].

Особенности эволюции генома сельскохозяйственных кур

Курица имеет общего предка с млекопитающими около 300–350 миллионов лет назад и считается в исследованиях эволюционного процесса ключевым видом. Изучение генома животных в сравнении с гено-

мом кур используется для изучения эволюции конкретных генов или семейств генов либо самой организации генома [23].

Производственно-ориентированный отбор в куроводстве способствовал порождению основных генетических изменений, произошедших у современных сельскохозяйственных кур в процессе эволюции [30].

Эволюционный процесс генома сельскохозяйственных кур описывают следующими ключевыми особенностями [19]:

– геном курицы в 3 раза меньше генома млекопитающих за счет существенного уменьшения содержания повторов, псевдогенов и сегментарных дупликаций;

– низкая скорость транслокаций хромосом в обеих линиях (курица, человек) от последнего общего предка, тогда как внутривидовые перестройки (например, инверсии) встречаются чаще;

– расширение и сокращение мультигенных семейств является, по предположению, основным фактором независимой эволюции млекопитающих и птиц;

– скорость синонимичных замен в геноме кур повышена для генов как в микрохромосомах, так и в субтеломерных областях макрохромосом;

– геном курицы обладает высокой специфичностью обратной транскриптазы от LINE-последовательности;

– в отличие от геномов всех других позвоночных, изученных до сих пор, в геноме курицы не было активных SINEs элементов в течение последних приблизительно 50 млн лет;

– в геноме кур идентифицировано примерно 70 Мб последовательности, которая, с большой вероятностью, функционирует и в геноме человека;

– в геноме птиц примерно 274 генов, которые содержатся в геноме человека, отсутствуют [46].

В мире существует множество фенотипически различимых пород и линий домашних кур, что предоставляет уникальную научно-практическую возможность для изучения истории формирования современных сельскохозяйственных кур и определения признаков отбора, являющегося результатом как процесса одомашнивания, так и воздействия окружающей среды и технологии ведения куроводства на промышленном уровне [47, 48].

Тенденция утраты генетического разнообразия кур отражена в глобальных планах действий ФАО [47].

Куры яичных и мясных пород и линий в промышленном куроводстве становятся все менее разнообразными. Ключевым фактором, влияющим на снижение гене-

тической изменчивости в промышленном куроводстве, является резкое снижение числа пород кур, используемых в селекционных программах. Так, в состав современных промышленных кроссов входят примерно 4–7 (до 10) пород из более чем 1600 известных во всем мире пород, притом что из 1600 известных во всем мире пород 2% уже исчезли, 30% грозит исчезновение, 63% подлежат сохранению, 26% находятся вне зоны риска, а для 41% с тепень риска неизвестна [2].

Заключение

Изучение вопроса происхождения и одомашнивания сельскохозяйственных кур показало, что данный вопрос все еще остается предметом споров, так как до настоящего времени каждая из двух теорий актуальна в научных работах: согласно монофилетической теории (Ч. Дарвин, 1868 г.), индийская красная джунглевая курица является единственным предком для всех домашних кур, а по альтернативной полифилетической гипотезе (Ф. Хатт, 1949 г.) все четыре диких вида джунглевых птиц могли внести определенный вклад в генетический состав домашней курицы. Функциональная аннотация геномов сельскохозяйственных птиц имеет решающее значение для понимания молекулярных механизмов экономически важных и биологически и селекционно сложных признаков, таких как рост, размножение, продуктивность и устойчивость к инфекционным болезням.

При изучении вопросов о происхождении и одомашнивании сельскохозяйственных кур определено, что:

- вид сельскохозяйственных кур (*Gallus gallus domesticus*) является современным потомком динозавров и первым амниотом, не относящимся к млекопитающим;

- одомашнивание кур произошло в Азии примерно к 5400 г. до н.э. или уже к 8000 г. до н.э.;

- современная курица была одомашнена от красной джунглевой курицы, но с некоторым участием еще одного близкородственного вида – серой джунглевой курицы.

Изучение особенностей кариотипа, а также организации и эволюции генома сельскохозяйственных кур показало, что:

- разброс в размерах хромосом – это цитогенетическая особенность кариотипа домашних кур;

- гаплоидное содержание генетического аппарата в геноме кур равно $1,2 \times 10^9$ пар оснований ДНК и разделено между 39 хромосомами;

- хромосомы кур классифицируют на три класса: пять макрохромосом, в сред-

нем длиной от ~ 50 до 200 Мб; пять промежуточных хромосом, в среднем длиной от 20 до 40 Мб, и 28 микрохромосом, в среднем длиной примерно 12 Мб;

- микрохромосомы богаты генами (содержат в два раза больше генов, чем макрохромосомы);

- в результате обширных программ разведения было выведено около 60 пород кур, представляющих четыре различные линии: яичный тип, дичь, мясной тип и бантам (декоративная карликовая порода);

- курица имеет общего предка с млекопитающими около 300–350 млн лет назад;

- ключевым фактором, влияющим на снижение генетической изменчивости в промышленном куроводстве, является резкое снижение числа пород кур, используемых в селекционных программах.

Список литературы

1. The International Ornithologists' Union. [Электронный ресурс]. URL: <https://internationalornithology.org/> (дата обращения: 04.12.2023).
2. Сидоренко Л.И., Щербатов В.И. Биология кур: учеб. пособие. Краснодар: КубГАУ, 2016. 244 с.
3. John Dunham & Associates, Inc. 2022a Poultry and Egg Economic Impact Study. US Poultry and Egg Association. Longboat Key, FL. 2022.
4. Food and Agriculture Organization. [Электронный ресурс]. URL: <https://www.fao.org/> (дата обращения: 05.12.2023).
5. Chicken meat production worldwide from 2012 to 2023 (in 1,000 metric tons). [Электронный ресурс]. URL: <https://www.statista.com/statistics/237637/production-of-poultry-meat-worldwide-since-1990/> (дата обращения: 04.12.2023).
6. Lawal R.A. Martin S.H., Vanmechelen K. The wild species genome ancestry of domestic chickens. BMC Biol. 2020. No. 13. DOI: 10.1186/s12915-020-0738-1.
7. Основные показатели развития животноводства в Республике Казахстан. 2022. [Электронный ресурс]. URL: <https://stat.gov.kz/ru/industries/business-statistics/stat-forest-village-hunt-fish/publications/5100/> (дата обращения: 04.12.2023).
8. Шаймарданов Ж.Н. Сельское, лесное и рыбное хозяйство в Республике Казахстан. Статистический сборник на 2017-2021 годы на казахском и русском языках, 2022. 134 с.
9. Kebede A., Abebe B., Zewdie T. Study on prevalence of ectoparasites of poultry in and around Jimma town // European Journal of Biological Sciences. 2017. No. 9. P. 18-26. DOI: 10.5829/idosi.ejbs.2017.18.26.
10. Goran Gržinić, Agnieszka Piotrowicz-Cieślak, Agnieszka Klimkowicz-Pawlas, Rafał L. Górny, Anna Ławniczek-Wałczyk, Lidia Piechowicz, Ewa Olkowska, Marta Potrykus, Maciej Tankiewicz, Magdalena Krupka, Grzegorz Siebielec, Lidia Wolska. Intensive poultry farming: A review of the impact on the environment and human health // Science of The Total Environment. 2023. Vol. 858. No. 3. P. 160014. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.160014.
11. Mottet A., Tempio G. Global poultry production: current state and future outlook and challenges World's Poul // Sci. J. 2017. Vol. 73. P. 245-256. DOI: 10.1017/S0043933917000071.
12. The EU Poultry Meat And Egg Sector: Main Features, Challenges And Prospects: In-depth Analysis European Parliamentary Research Service. 2019.
13. Kirsi Usva, Sanna Hietala, Jouni Nousiainen, Virpi Vorne, Marja-Liisa Vieraankivi, Marja Jallinoja, Ilkka Leinonen.

- Environmental life cycle assessment of Finnish broiler chicken production. Focus on climate change and water scarcity impacts // *Journal of Cleaner Production*. 2023. Vol. 410. DOI: 10.1016/j.jclepro.2023.137097.
14. Mekonnen M.M., Hoekstra A.Y. The Green, Blue and Grey Water Footprint of Farm Animals and Animal Products // *American Journal of Hematology*. 2010.
15. Chaiban C., Robinson T.P., Fèvre E.M., Ogola J., Akoko J., Gilbert M., Vanwambeke S.O. Early intensification of backyard poultry systems in the tropics: a case study // *Animal*. 2020. Vol. 14. P. 2387-2396. DOI: 10.1017/S175173112000110X.
16. Tavárez Marcos, Solis Fausto. Impact of genetics and breeding on broiler production performance: A look into the past, present, and future of the industry // *Animal Frontiers*. 2016. Vol. 6. DOI: 10.2527/af.2016-0042.
17. Philip J. Currie. Celebrating dinosaurs: their behaviour, evolution, growth, and physiology // *Canadian Journal of Earth Sciences*. 2023. Vol. 60. No. 3. P. 263-293. DOI: 10.1139/cjes-2022-0131.
18. Schweitzer M.H., Schroeter E.R., Cleland T.P., Zheng W. Paleoproteomics of Mesozoic dinosaurs and other Mesozoic fossils // *Proteomics*. 2019. Vol. 19. P. 1800251.
19. Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution // *International Chicken Genome Sequencing Consortium*. *Nature*. 2004. Vol. 432. P. 695-716. DOI: 10.1038/nature03154.
20. Darwin C. The variation of animals and plants under domestication. O. Judd & company, New York: ed. Authorized, 1868.
21. Hutt F.B. Genetics of the fowl. McGraw-Hill book co. 1949. Vol. 1. P. 590.
22. Fitzpatrick D.M., Ahmed K. Red roving fowl. *Down Earth*. 2000. Vol. 9. P. 28.
23. Hata A., Nunome M., Suwanasopee T. Origin and evolutionary history of domestic chickens inferred from a large population study of Thai red junglefowl and indigenous chickens // *Sci Rep*. 2021. Vol. 11. P. 2035. DOI: 10.1038/s41598-021-81589-7.
24. Xiang H., Gao J., Yu B., Zhou H., Cai D., Zhang Y., Chen X., Wang X., Hofreiter M., Zhao X. Early Holocene chicken domestication in northern China // *Proc Natl Acad Sci USA*. 2014. Vol. 111. P. 17564-17569. DOI: 10.1073/pnas.1411882111.
25. Li D., Li Y., Li M. Population genomics identifies patterns of genetic diversity and selection in chicken // *BMC Genomics*. 2019. Vol. 20. P. 263. DOI: 10.1186/s12864-019-5622-4.
26. Zeuner Frederick E.A. History of Domesticated Animals. Harper and Row. 1963.
27. Wu M.Y., Forcina G., Low G.W., Sadanandan K.R., Gwee C.Y., van Grouw H. Historic samples reveal loss of wild genotype through domestic chicken introgression during the Anthropocene // *PLoS Genet*. 2023. Vol. 19. No. 1. P. e1010551. DOI: 10.1371/journal.pgen.1010551.
28. Wang M.S., Thakur M., Peng M.S. 863 genomes reveal the origin and domestication of chicken // *Cell Res*. 2020. Vol. 30. P. 693-701. DOI: 10.1038/s41422-020-0349-y.
29. Setianto Johan, Zain B., Sutriyono, Prakoso H. Domestication of red jungle fowl: A case study of the red jungle fowl chick's procurement by the communities in Central Bengkulu, Indonesia // *Biodiversitas*. 2017. Vol. 18. P. 183-189. DOI: 10.13057/biodiv/d180125.
30. Qanbari S., Rubin C.J., Maqbool K. Genetics of adaptation in modern chicken // *PLoS Genet*. 2019. Vol. 15. P. e1007989. DOI: 10.1371/journal.pgen.1007989.
31. Zhen Huang, Zaoyu Xu, Hao Bai, Yongji Huang, Na Kang, Xiaoting Ding, Jing Liu, Haoran Luo, Chentao Yang, Wanjun Chen, Qixin Guo, Lingzhan Xue, Xueping Zhang, Li Xu, Meiling Chen, Honggao Fu, Youling Chen, Zhicao Yue, Tatsuo Fukagawa, Shanlin Liu, Guobin Chang, Luohao Xu. Evolutionary analysis of a complete chicken genome // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2023. Vol. 8. P. e2216641120. DOI: 10.1073/pnas.2216641120.
32. Paul D. Waters, Hardip R. Patel, Aurora Ruiz-Herrera, Lucía Álvarez-González, Nicholas C. Lister, Oleg Simakov, Tariq Ezaz, Parwinder Kaur, Celine Frere, Frank Grützner, Arthur Georges, Jennifer A. Marshall Graves. Microchromosomes are building blocks of bird, reptile, and mammal chromosomes // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2021. Vol. 45. DOI: 10.1073/pnas.2112494118.
33. Kiazim L.G., O'Connor R.E., Larkin D.M., Romanov M.N., Narushin V.G., Brazhnik E.A., Griffin D.K. Comparative Mapping of the Macrochromosomes of Eight Avian Species Provides Further Insight into Their Phylogenetic Relationships and Avian Karyotype Evolution // *Cells*. 2021. Vol. 10. P. 362. DOI: 10.3390/cells10020362.
34. Ji Meng, Guan Weijun, Gao Yu-hua, Li Lu, Bai Chun-yu, Ma Yue-hui, Li Xiang-chen. Cultivation and Biological Characterization of Chicken Primordial Germ Cells // *Brazilian Archives of Biology and Biotechnology*. 2016. Vol. 59. DOI: 10.1590/1678-4324-2016150374.
35. Schmid M., Smith J., Burt D. W., Crooijmans R. P. M. A., de Koning D. J., Groenen M. A. M. Third Report on Chicken Genes and Chromosomes // *Cytogenetic and Genome Research*. 2015. Vol. 2. P. 78-179. DOI: 10.1159/000430927.
36. Burt D.W. Origin and evolution of avian microchromosomes *Cytogenet // Genome Res*. 2002. Vol. 96. P. 97-112. DOI: 10.1159/000063018.
37. Cheng H.H. Mapping the chicken genome // *Poult. Sci*. 1997. Vol. 76. P. 1101-1107. DOI: 10.1093/ps/76.8.1101.
38. Zoorob R., Billault A., Severac V., Fillon V., Vignal A., Auffray C. Two chicken genomic libraries in the PAC and BAC cloning systems: organization and characterization // *Anim. Genet*. 1996. Vol. 27.
39. Liu Z., Sun C., Yan Y., Li G., Li X. C., Wu G., Yang N. Design and evaluation of a custom 50K Infinium SNP array for egg-type chickens // *Poultry science*. 2021. Vol. 5. P. 101044. DOI: 10.1016/j.psj.2021.101044.
40. Auer H., Mayr B., Lambrou M., Schlegler W. An extended chicken karyotype, including the NOR chromosome // *Cytogenet Cell Genet*. 1987. Vol. 45. P. 218-221. DOI: 10.1159/000132457.
41. Waterston R.H., Lindblad-Toh K., Birney E. et al. Initial sequencing and comparative analysis of the mouse genome // *Nature*. 2002. Vol. 6915. P. 520-62. DOI: 10.1038/nature01262.
42. Lander E.S., Linton L.M., Birren B., et al. Initial sequencing and analysis of the human genome // *Nature*. 2001. Vol. 6822. P. 860-921.
43. Axelsson E., Webster M.T., Smith N.G., Burt D.W., Ellegren H. Comparison of the chicken and turkey genomes reveals a higher rate of nucleotide divergence on microchromosomes than macrochromosomes // *Genome Res*. 2005. Vol. 1. P. 120-125. DOI: 10.1101/gr.3021305.
44. Groenen M.A. A consensus linkage map of the chicken genome. *Genome Res*. 2000. Vol. 10. P. 137. DOI: 10.1101/gr.10.1.137.
45. Епимахова Е.Э., Закотин В.Е., Скрипкин В.С. Селекция и разведение сельскохозяйственной птицы: учебно-методическое пособие. СПб.: Лань, 2015. № 3. 56 с.
46. Lovell P.V., Wirthlin M., Wilhelm L., Minx P., Lazar N.H. Conserved syntenic clusters of protein coding genes are missing in birds // *Genome Biol*. 2014. Vol. 15. P. 565-592. DOI: 10.1186/s13059-014-0565-1.
47. Глобальный план действий в области генетических ресурсов животных и интерлакенская декларация о генетических ресурсах животных. 2008. 46 с.
48. Pan Z., Wang Y., Wang M., Wang Y., Zhu X., Gu S., Zhong C., An L., Shan M., Damas J., Halstead M.M., Guan D., Trakooljul N., Wimmers K., Bi Y., Wu S., Delany M.E., Bai X., Cheng H.H., Sun C., Yang N., Hu X., Lewin H.A., Fang L., Zhou H. An atlas of regulatory elements in chicken: A resource for chicken genetics and genomics // *Sci Adv*. 2023. Vol. 18. DOI: 10.1126/sciadv.ade1204.