

Identification of Genomic Regions under Selection in Three Commercial Broiler breeds

Faezeh Gharari¹, Saeed Zerehdaran^{1*}, Ali Javadmanesh¹

1- Department of Animal Science, Faculty of Agriculture, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

*Corresponding author zerehdaran@um.ac.ir

<https://doi.org/10.22067/IJASR.2026.97901.1301>

Introduction

Intense artificial selection and long-term breeding programs in broiler chickens have substantially improved economically important traits such as growth rate, feed efficiency, and carcass quality. However, these breeding practices have also led to distinct patterns of genetic variation and the formation of genomic regions under selection. Such regions are reflective of selective pressures acting on biological pathways related to growth, energy metabolism, tissue development, and physiological adaptation. Genomic studies have demonstrated that selection signatures are typically associated with local reductions in genetic diversity, elevated linkage disequilibrium, and fixation of favorable alleles in specific genomic regions. In commercial poultry, intensive selection over the past decades has created populations with high production efficiency, but the underlying genomic architecture of these improvements remains incompletely understood. It is expected that genomic analyses can reveal selection signatures that correspond to traits targeted by breeding programs, providing insight into the molecular mechanisms governing growth, metabolism, immunity, and stress resilience. Despite the importance of this topic, comprehensive genomic information on selection patterns and population structure is limited for many commercial broiler lines. Therefore, this study aimed to i) investigate the genetic structure of several commercial broiler populations, ii) identify genomic regions under recent and population-differentiated selection, and iii) functionally characterize candidate genes associated with production and physiological traits.

Materials and Methods

Whole-genome sequencing data from 29 broiler chickens, representing three commercial populations American, French, and Ross 308, were analyzed. Sequence reads were aligned to the chicken reference genome, and single nucleotide polymorphism (SNPs) were extracted. Quality control, filtering, and phasing were applied to generate high-confidence variant datasets. Population genetic structure was evaluated using principal component analysis (PCA), phylogenetic reconstruction, and model-based clustering approaches. To detect selection signatures, two complementary methods were employed: the within population integrated haplotype score iHS and the between two differential populations Rsb statistic. The iHS analysis enables detection of recent selection within populations, while Rsb identifies genomic regions showing differentiated selection between populations with distinct breeding histories. Candidate genes located within these regions were extracted, followed by functional annotation and pathway enrichment analyses to interpret their biological relevance.

Results and Discussion

Population structure analyses revealed clear genetic differentiation among the three broiler lines, likely reflecting differences in breeding history, composition of ancestral lines, and selection intensity. This observation aligns with previous studies demonstrating that long-term breeding programs can shape genetic

variation and divergence among commercial poultry populations. Selection signature analyses identified multiple genomic regions harboring genes associated with growth, energy metabolism, lipid regulation, muscle tissue development, and immunity. Identified as a common candidate gene across multiple populations, OSBPL8 plays a central role in lipid metabolism and energy homeostasis. Functional studies have linked OSBPL8 to regulation of lipid transport and growth-related metabolic pathways, indicating its potential contribution to rapid growth and feed efficiency in broilers. Functions as a thyroid hormone-binding protein and modulates energy metabolism in muscle tissue. Its regulatory role in thyroid hormone signaling suggests an impact on growth efficiency and metabolic adaptation, which are critical in intensive production systems. Involved in peroxisome biogenesis, PEX14 regulates fatty acid oxidation and cellular lipid metabolism. Selection on this gene may influence energy utilization and overall physiological performance, highlighting the link between organelle function and production traits. Participates in adipocyte proliferation and tissue differentiation. By affecting the development of fat and muscle tissues, ZFPM2 likely contributes to carcass composition and meat quality traits in broilers. In addition to genes directly related to growth and metabolism, several genes associated with tissue development, neural function, and immune response were detected in regions under selection. These findings indicate pleiotropic effects of artificial selection, reflecting the broad impact of breeding programs beyond target production traits. The detection of genes influencing immunity and heat stress is consistent with prior reports showing selection effects on physiological resilience and health-related traits in broiler populations.

Functional enrichment analyses revealed that selected regions are enriched in pathways governing muscle development, energy metabolism, lipid regulation, immune signaling, and neurodevelopment. Such pleiotropic effects suggest that selection for growth and feed efficiency simultaneously impacts multiple biological networks, leading to correlated responses in tissue composition, metabolic adaptation, and physiological performance. The convergence of selection signatures across populations for genes like OSBPL8 highlights conserved targets of breeding programs, whereas population-specific signals reflect differences in breeding strategies and historical selection pressures. Overall, these results indicate that selection signatures in commercial broiler populations are not confined to genes related to rapid growth and feed conversion but extend to molecular pathways involved in tissue development, neural function, and systemic physiological responses. This complexity underscores the integrated nature of genomic responses to selective pressures in modern breeding programs and emphasizes the importance of considering both direct and pleiotropic effects when designing selection strategies.

Conclusion

Commercial broiler lines exhibit distinct genetic structures and contain specific genomic regions under selection. The candidate genes identified in this study are primarily involved in growth regulation, energy metabolism, muscle tissue development, and immune response. Identification and functional characterization of these regions can facilitate genomic selection strategies aimed at improving production efficiency, enhancing physiological resilience, and increasing the sustainability of poultry systems. Furthermore, understanding the pleiotropic effects of selection provides a framework for more precise utilization of genetic diversity in commercial populations and may guide the development of breeding programs that optimize complex traits simultaneously.

Keyword: Broiler chickens, Selection signatures, Genomic analysis, Breeding optimization

شناسایی نواحی ژنومی تحت انتخاب در سه سویه تجاری جوجه گوشتی

فائزه قراری^۱، سعید زره داران^{۲*} و علی جواد منش^۳

تاریخ دریافت: ۱۴۰۴/۱۲/۰۳

تاریخ بازنگری: ۱۴۰۵/۰۲/۰۲

تاریخ پذیرش: ۱۴۰۵/۰۲/۲۶

۱- دانشجوی دکتری گروه علوم دامی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

۲- استاد گروه علوم دامی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

۳- دانشیار گروه علوم دامی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران.

ایمیل نویسنده مسئول: zerehdaran@um.ac.ir

<https://doi.org/10.22067/IJASR.2026.97901.1301>

چکیده

درک مکانیسم‌های ژنتیکی و مسیرهای مولکولی مؤثر در صفات اقتصادی و تطبیقی برای بهینه‌سازی برنامه‌های اصلاح نژادی در جوجه‌های گوشتی امری حیاتی است. در این مطالعه، سه سویه تجاری جوجه گوشتی شامل راس ۳۰۸، فرانسوی و آمریکایی که طی سال‌ها تحت انتخاب مصنوعی برای بهبود صفات رشد و عملکرد تولیدی قرار داشته‌اند، از نظر ساختار ژنتیکی و نشانه‌های انتخاب مورد ارزیابی قرار گرفتند. تحلیل‌های ساختاری شامل PCA، درخت فیلوژنتیک و ADMIXTURE نشان داد که این جمعیت‌ها دارای تمایز ژنتیکی قابل توجهی هستند و تفاوت‌های بین جمعیتی و درون جمعیتی قابل تشخیص است. نتایج مطالعات نشانه‌های انتخاب درون جمعیتی iHS و بین جمعیت Rsb نشان دادند که ژن‌های کاندید متعددی که عمدتاً در مسیرهای مرتبط با رشد، متابولیسم انرژی، تنظیم لیپید و توسعه بافت عضلانی نقش دارند در نواحی تحت انتخاب در این نژادها وجود داشتند. ژن‌های *CRYM*، *LRP1B*، *OSBPL8* و *PEXI4* با متابولیسم لیپید و انرژی و کارایی رشد مرتبط‌اند، در حالی که ژن‌های *FLNC*، *KLHL1* و *ZFPM2* در توسعه و یکپارچگی بافت عضلانی و اسکلتی دخیل هستند. یافته‌ها نشان می‌دهد که انتخاب مصنوعی نه تنها فنوتیپ‌های رشد، توسعه بافتی و متابولیسم را شکل داده، بلکه مسیرهای مولکولی کلیدی مرتبط با توسعه عصبی، تکوین جنینی و عملکرد سیستم ایمنی را نیز تعدیل کرده است. شناسایی این ژن‌ها و صفات تحت انتخاب می‌تواند به عنوان پایه‌ای علمی برای بهینه‌سازی برنامه‌های اصلاح نژادی در جوجه‌های گوشتی تجاری داخل کشور مورد استفاده قرار گیرد و امکان انتخاب هدفمند صفات رشد، کیفیت گوشت، سلامت و عملکرد تولیدی را فراهم سازد.

کلمات کلیدی: جوجه‌های گوشتی، نشانه‌های انتخاب، تحلیل ژنومی و بهینه‌سازی اصلاح نژاد

مقدمه

انتخاب، اعم از طبیعی و مصنوعی، در طول زمان موجب تغییر در ساختار ژنوم جمعیت‌ها شده و ردپاها یا امضاهای متمایزی را در نواحی خاصی از ژنوم برجای می‌گذارد. این امضاهای انتخابی معمولاً با افزایش معنی‌دار فراوانی آلل‌های منتخب، تشدید عدم تعادل پیوستگی ژنتیکی ^۱LD، افزایش هموزیگوتی و کاهش تنوع ژنتیکی در اطراف نواحی تحت انتخاب همراه هستند (Sabeti

^۱ -Linkage Disequilibrium

نژادی در گونه‌های اهلی ایفا می‌کند. (Nielsen et al., 2006; et al., 2006). شناسایی این الگوهای ژنومی نقش مهمی در درک فرآیندهای تکاملی و پیامدهای اصلاح

در صنعت طیور، اعمال برنامه‌های انتخابی هدفمند و بلندمدت طی دهه‌های اخیر، به‌ویژه در سویه‌های تجاری جوجه‌گوشی، منجر به بهبود قابل توجه صفات اقتصادی از جمله وزن بدن، سرعت رشد، کارایی خوراک و کیفیت لاشه شده است (Fu et al., 2019; Qanbari et al., 2016). برنامه‌های اصلاحی که اغلب با شدت انتخاب بالا همراه بوده‌اند، علاوه بر افزایش بهره‌وری، امضاهای ژنومی مشخصی از انتخاب را در ژنوم جوجه‌های گوشی برجای گذاشته‌اند. این امضاها با استفاده از رویکردهای ژنتیک جمعیت و تحلیل‌های مبتنی بر الگوهای هاپلوتیپی قابل شناسایی و تفسیر هستند (Gouveia et al., 2014). سویه‌های تجاری مختلف جوجه‌گوشی، حاصل مسیرها و برنامه‌های انتخابی متفاوت بوده و در نتیجه، تفاوت‌های معناداری در صفات تولیدی، فیزیولوژیکی و ایمنی از خود نشان می‌دهند. سویه راس ۳۰۸ به‌عنوان یک سویه تجاری سریع‌الرشد، به‌طور گسترده در مطالعات ژنتیکی و تغذیه‌ای به‌عنوان مرجع یا استاندارد مورد استفاده قرار گرفته است (Cheema et al., 2003; Ebong et al., 2023). در مقابل، سویه ایندین ریور که عمدتاً در برنامه‌های اصلاحی آسیایی توسعه یافته است، تمرکز بیشتری بر مقاومت به استرس گرمایی، بازده لاشه و توزیع بافت‌های عضلانی دارد (Akter et al., 2022). همچنین سویه‌های فرانسوی نظیر هوبارد که تحت برنامه‌های انتخابی متفاوتی نسبت به نژادهای آمریکایی اصلاح شده‌اند، الگوهای متمایزی در پاسخ به استرس‌های محیطی و عملکرد سیستم ایمنی نشان می‌دهند (Mayahi et al., 2016). مطالعات متعدد حاکی از آن است که تفاوت در زمینه‌ی ژنتیکی و برنامه‌های انتخابی نژادهای مختلف، نه تنها بر صفات عملکردی نظیر وزن بدن BW، افزایش وزن BWG، مصرف خوراک FI و نسبت تبدیل خوراک FCR اثرگذار است، بلکه پاسخ‌های ایمنی، تحمل به استرس حرارتی و ویژگی‌های کیفیت لاشه را نیز تحت تأثیر قرار می‌دهد (Havenstein et al., 2003; Attia et al., 2018; Akter et al., 2022). این تفاوت‌های فنوتیپی بازتابی از انتخاب‌های تجمع‌یافته در طول نسل‌ها بوده و انتظار می‌رود در سطح ژنومی به‌صورت نواحی تحت انتخاب قابل ردیابی باشند. کیفیت لاشه، شامل وزن لاشه، درصد سینه، ران و میزان چربی شکمی، از جمله صفات کلیدی در برنامه‌های اصلاح نژادی طیور محسوب می‌شود (Chabault et al., 2012). شواهد نشان می‌دهد که سویه‌های مختلف جوجه‌گوشی از نظر این صفات تفاوت‌های معنی‌داری دارند و این تفاوت‌ها می‌توانند با تغییرات ژنتیکی انباشته‌شده در نواحی خاصی از ژنوم مرتبط باشند (Benyi et al., 2010; Ebong et al., 2023). افزون بر این، مطالعات ژنومی پیشین نشان داده‌اند که نواحی ژنومی تحت انتخاب در جوجه غالباً شامل ژن‌های مرتبط با رشد، متابولیسم انرژی، پاسخ ایمنی و مقاومت به بیماری‌ها هستند (Stainton et al., 2016; Boschiero et al., 2018; Almeida et al., 2019).

به‌منظور شناسایی نشانه‌های انتخاب، آماره‌ها و شاخص‌های متعددی توسعه یافته‌اند که بر اساس سطح مقایسه و نوع الگوی انتخابی، به روش‌های درون‌جمعیتی و بین‌جمعیتی طبقه‌بندی می‌شوند. از جمله روش‌های درون‌جمعیتی، آماره‌ی iHS^1 است که با مقایسه الگوی زوال هموزیگوتی هاپلوتیپی پیرامون آلل‌های مشتق‌شده و اجدادی، امکان شناسایی انتخاب‌های ناقص و اخیر در یک جمعیت را فراهم می‌کند (Voight et al., 2006; Sabeti et al., 2007). در مقابل آماره‌ی Rsb به‌عنوان یک روش بین‌جمعیتی با مقایسه طول و الگوی هموزیگوتی هاپلوتیپی بین دو جمعیت، تفاوت‌های ناشی از برنامه‌های انتخابی متمایز را آشکار می‌سازد (Tang et al., 2007). هر دو آماره‌ی iHS و Rsb مبتنی بر مفهوم EHH^2 بوده و با تحلیل الگوهای هاپلوتیپی و عدم تعادل پیوستگی ژنتیکی، قادر به شناسایی نواحی ژنومی تحت انتخاب هستند. در این مطالعه، ساختار جمعیتی سویه‌های

1 - Integrated Haplotype Score

2 - Extended Haplotype Homozygosity

مورد بررسی با استفاده از تحلیل‌های فیلوژنتیک و تحلیل مؤلفه‌های اصلی^۱ PCA ارزیابی می‌شود. سپس نشانه‌های انتخاب درون جمعیتی و بین جمعیتی به ترتیب با بهره‌گیری از آماره‌های iHS و Rsb شناسایی می‌گردند. در نهایت، به منظور تفسیر عملکردی ژن‌های کاندید واقع در نواحی تحت انتخاب، تحلیل آنتولوژی ژنی انجام خواهد شد. این رویکرد ژنومی با هدف شناسایی و مقایسه مناطق ژنومی تحت تأثیر برنامه‌های انتخابی متفاوت در سویه‌های تجاری جوجه گوشتی به کار گرفته شده است (Fu et al., 2016; Mastrangelo et al., 2023).

مواد و روش‌ها

داده‌های ژنومی

داده‌های توالی‌یابی ژنوم کامل از ۲۹ جوجه گوشتی شامل ۱۳ نمونه از سویه تجاری آمریکایی (ایدین ریور)، ۷ نمونه از یک سویه تجاری فرانسوی (PRJEB40270) و ۹ نمونه از سویه تجاری راس ۳۰۸ (PRJNA413177) جمع‌آوری شد. این داده‌ها با ژنوم مرجع جوجه GRCg6a هم‌تراز گردیدند و واریانت‌های SNP با استفاده از ابزارهای BWA ۰/۷/۱۷ و GATK ۱/۸ شناسایی (Moghadam et al., 2023) و با Beagle ۵/۲ مرحله‌بندی شدند (Bu et al., 2024). تعداد SNP ها بعد از مراحل مختلف کنترل کیفیت در جدول ۱ درج شده است.

جدول ۱- کنترل کیفیت داده‌های ژنومی در سویه‌های مختلف

Table 1- Genomic Data Quality Control Across Breeds

جمعیت population	سویه ۱ آمریکایی American	سویه راس ۳۰۸ ROSS 308	سویه فرانسوی France
تعداد کل حیوان برای هر سویه Total number of animals for each breed	13	9	7
تعداد کل واریانت‌ها Total number of variants	12490685	3282006	11666548
تعداد InDel حذف شده Removed InDels	1299116	237856	1245620
تعداد کل نشانگر ها قبل از کنترل کیفیت Number of markers before quality control	11191569	3044150	10420928
تعداد SNP ها با فراوانی آلل نادر کمتر از ۱٪ The number of SNPs with rare allele frequency less than 0.01	1121447	1158198	1264237
تعداد SNP های خارج از تعادل هاردی واینبرگ The number of SNPs discharge the Hardy Weinberg equilibrium	0	0	0
تعداد SNP ها با نرخ ژنوتایپ گمشده بیشتر از ۱٪ The number of SNPs with a missing genotype rate greater than 0.01	4957516	2717905	1326029
تعداد کل SNP ها بعد از کنترل کیفیت Total number of SNPs after quality control	5837543	2999900	8155685

تحلیل ساختار جمعیت

ساختار جمعیتی با استفاده از تحلیل مؤلفه‌های اصلی PCA و درخت فیلوژنتیک^۲ مورد ارزیابی قرار گرفت. تحلیل PCA با استفاده از نرم‌افزار PLINK ۱/۰۹ انجام شد و نتایج آن در محیط R ۴/۲/۲ برای ترسیم و تفسیر ساختار جمعیتی و واریانس ژنتیکی بین

1- Principal Component Analysis

۲- Phylogenetic tree

سویه‌ها مورد استفاده قرار گرفت (Purcell et al., 2007; Taheri et al., 2022). درخت فیلوژنتیک با اتصال افراد با خویشاوندی بیشتر^۱ بر اساس ماتریس فاصله ژنتیکی ساخته شد و برای این منظور از نرم‌افزار MEGA7 استفاده گردید. پایداری شاخه‌های درخت با انجام ۱۰۰۰۰ تکرار بوتاسترپ ارزیابی شد (Rostamzadeh Mahdabi et al., 2021; Kumar et al., 2018).

شناسایی نشانه‌های انتخاب

نشانه‌های انتخاب با روش درون جمعیتی iHS ^۲ برای هر SNP محاسبه شد (Sabeti et al., 2007). در این روش، ابتدا هموزیگوت هاپلوتیپی گسترش‌یافته EHH ^۳ برای آل‌های اجدادی و مشتق‌شده در هر SNP کانونی برآورد گردید. سپس با انتگرال‌گیری عددی از کاهش EHH در امتداد فاصله ژنومی، مقدار هموزیگوت انتگرال‌گرفته‌شده iHH ^۴ برای هر آل محاسبه شد. آماره‌ی خام iHS به‌صورت لگاریتم طبیعی نسبت iHH آل مشتق‌شده به iHH آل اجدادی تعریف گردید. به‌منظور کنترل اثر فرکانس آل بر مقدار iHS مقادیر خام iHS در بازه‌های فرکانسی استانداردسازی شدند (Voight et al., 2006).

مقادیر استانداردشده‌ی iHS در صدک ۹۹٫۹ (۰/۹۹۹٪) به عنوان کاندید انتخابی در نظر گرفته شدند (Fu et al., 2016; Almeida et al., 2019).

$$\int EHH(x)dx \quad (۱)$$

$$\ln\left(\frac{iHH_A}{iHH_D}\right) \quad (۲)$$

iHH_A برای آل اجدادی، iHH_D برای آل مشتق شده.

$$iHS = \frac{\ln\left(\frac{iHH_A}{iHH_D}\right) - E_p\left[\ln\left(\frac{iHH_A}{iHH_D}\right)\right]}{SD_p\left[\ln\left(\frac{iHH_A}{iHH_D}\right)\right]} \quad (۳)$$

آماره‌ی iHS با استانداردسازی $\ln\left(\frac{iHH_A}{iHH_D}\right)$ نسبت به توزیع تجربی ژنومی در بازه‌های فرکانسی آل محاسبه شد تا میانگین صفر و واریانس یک حاصل شود و مقادیر iHS مستقل از فرکانس آل باشند. بنابراین iHS نشان‌دهنده‌ی غیرعادی بودن الگوی هموزیگوتی هاپلوتیپی اطراف یک SNP نسبت به کل ژنوم است، اما به‌تنهایی یک آزمون معنی‌داری رسمی نیست. در تحلیل، iHS برای SNP هایی با $MAF > 5\%$ محاسبه می‌شود و مقدار iHS در هر SNP بیانگر قدرت شواهد برای انتخاب در همان SNP یا نواحی مجاور آن است.

برای شناسایی نشانه‌های انتخاب در مقایسه بین جمعیتی از شاخص Rsb ^۵ استفاده شد که بر پایه‌ی هموزیگوتی هاپلوتیپی گسترش‌یافته استانداردشده $EHHS$ تعریف می‌شود. برای هر SNP مقدار iES ^۶ محاسبه شد. این شاخص مساحت زیر منحنی

۱ - neighbor-joining

۲ - Integrated Haplotype Score

۳ - Extended Haplotype Homozygosity

۴ - Integrated Haplotype Homozygosity

۵ - relative extended haplotype homozygosity

۶ - integrated EHHS

EHHS را تا فاصله‌ای که EHH به آستانه تعریف شده (معمولاً ۰/۰۵) می‌رسد، نشان می‌دهد. سپس Rsb به صورت استاندارد شده لگاریتم نسبت iES بین دو جمعیت، با استفاده از میانه و انحراف معیار توزیع، تعیین گردید (Taheri et al., 2023). مقادیر Rsb که در صدک ۹۹/۹ (۰/۹۹۹٪) برای جمعیت اول و صدک ۰/۱ (۰/۰۰۱٪) برای جمعیت دوم قرار داشتند، به عنوان مناطق کاندید تحت انتخاب در نظر گرفته شدند.

Rsb شاخص که برای بررسی نشانه‌های نواحی تحت انتخاب در مقایسه بین دو جمعیت به کار گرفته شد، به صورت استاندارد شده لگاریتم نسبت iES (integrated EHHS) با استفاده از میانه و انحراف معیار توزیع محاسبه شد.

$$iES = \int_0^d EHH(x) dx \quad (4)$$

d فاصله ژنومی‌ای است که مقدار EHH به زیر آستانه تعریف شده (معمولاً ۰/۵) کاهش می‌یابد و iES نشان‌دهنده مساحت زیر منحنی EHHS برای هر SNP است.

$$\frac{\ln\left(\frac{iES_{POP1}(S)}{iES_{POP2}(S)}\right) - \text{median}(\ln(iES_{POP1}/iES_{POP2}))}{sd(\ln(iES_{POP1}/iES_{POP2}))} \quad (5)$$

مقادیر مثبت RSB نشان‌دهنده شواهد قوی‌تر انتخاب مثبت در جمعیت اول و مقادیر منفی بیانگر انتخاب مثبت در جمعیت دوم هستند (Tang et al., 2007).

هستی شناسی ژن‌ها

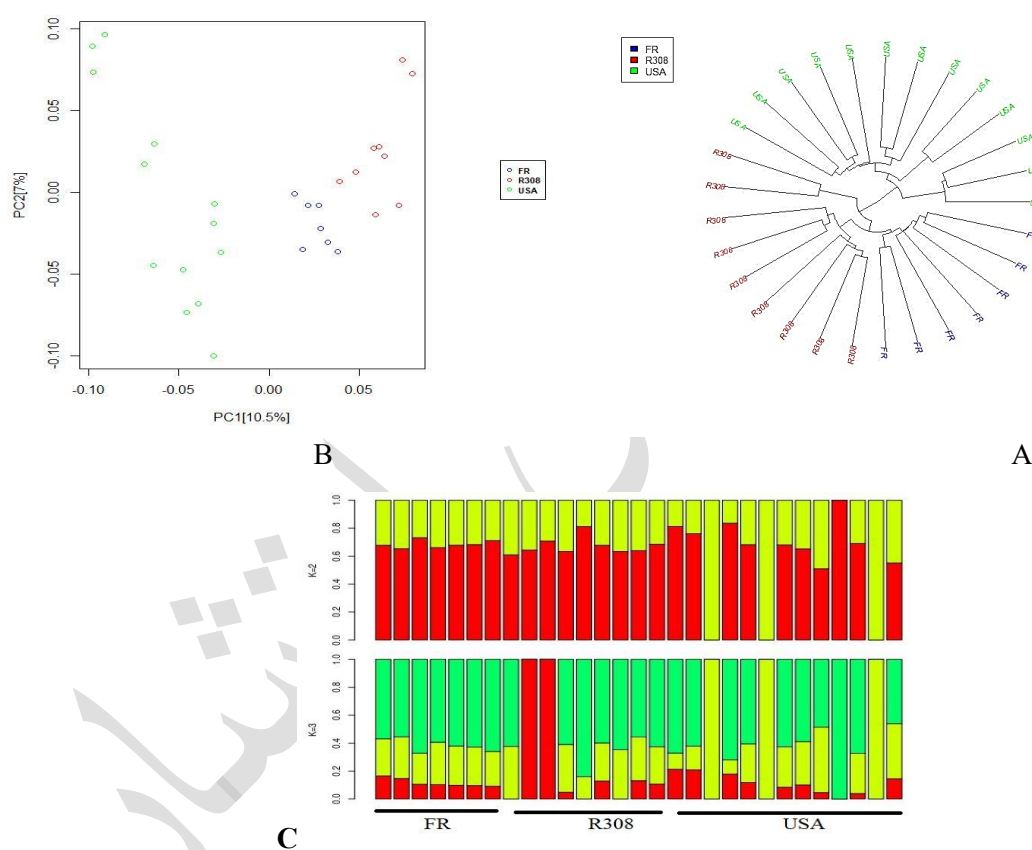
برای بررسی شبکه‌های ژنی و شناسایی مسیرهای موجود در مناطق مورد مطالعه از نرم‌افزار Cytoscape و افزونه نرم‌افزار ClueGo (ورژن 2.5.8) استفاده شد. مسیرهای تحت انتخاب که میزان P-value آن‌ها کمتر از ۰/۰۵ بود، به عنوان مسیرهای معنی دار در نظر گرفته شد. این مسیرها به طور قابل توجهی تفسیرهای بیولوژیکی ژن‌ها را توسعه می‌دهد (Alipanah et al., 2024). برای تجزیه و تحلیل چرخه‌های بیولوژیکی، از پایگاه‌های اطلاعات ژنی آنالین KEGG استفاده شد. KEGG پایگاه داده برای چرخه‌ها می‌باشد که شامل اطلاعات ژنومی، شیمیایی و فنوتیپی است. چرخه‌های KEGG شامل فرآیندهای متابولیکی، پردازش اطلاعات ژنتیکی، پردازش اطلاعات محیط زیست، اطلاعات مسیر سیگنالینگ و فرآیندهای سلولی می‌باشد. بهترین و کامل‌ترین اطلاعات در KEGG مربوط به چرخه‌های متابولیکی است (Aoki-Kinoshita & Kanehisa, 2007).

نتایج و بحث

ساختار جمعیت

تحلیل PCA نشان داد که مؤلفه‌ی اصلی اول PC1 با سهم ۱۰/۵٪ واریانس، تمایز بین سویه‌ها را مشخص می‌کند در حالی که مؤلفه‌ی اصلی دوم PC2 با سهم ۷٪ واریانس، تفاوت‌های درون سویه‌ای را نشان می‌دهد. این الگو بیانگر وجود تمایز ژنتیکی قابل توجه بین جمعیت‌ها است که می‌تواند ناشی از تفاوت در برنامه‌های اصلاح نژادی باشد (Romanov et al., 2024). این الگوها با یافته‌های قبلی همسو هستند؛ نی و همکاران (Nie et al., 2019) نشان دادند که نژادهای بومی چینی و نژادهای تجاری در PCA به وضوح از هم جدا می‌شوند و این تفکیک بازتاب‌دهنده تفاوت‌های اجدادی است. همچنین عبدالمانوا و همکاران

(Abdelmanova et al., 2021) مشاهده کردند که سویه های تخم گذار Russian White و گوشتی White Cornish در نمودار PCA خوشه های مجزایی تشکیل می دهند که نشان دهنده جهت های انتخابی متفاوت و اهداف اصلاح نژادی متمایز است. درخت فیلوژنتیک نیز نشان داد که سویه های راس ۳۰۸ و فرانسوی در یک خوشه قرار گرفته و خویشاوندی نزدیکی دارند، در حالی که سویه آمریکایی به صورت شاخه ای جداگانه گروه بندی شد. این تفکیک ممکن است به دلیل اشتراک لاین های اجدادی بین سویه راس ۳۰۸ و فرانسوی یا اجرای برنامه های اصلاح نژادی مشترک به ویژه در جمعیت های آمیخته F2 باشد. این نتایج با نتایج ونگ و همکاران (Zhang et al., 2020) مطابقت دارد؛ آن ها نشان دادند که سویه های تجاری، به ویژه آن هایی که خطوط اجدادی مشترک دارند، در درخت های فیلوژنتیک به هم نزدیک هستند، در حالی که جمعیت های ژنتیکی متمایز، شاخه های جداگانه تشکیل می دهند. این خوشه بندی در PCA و درخت فیلوژنتیک نشان دهنده نقش اشتراک اجداد و برنامه های اصلاح نژادی در شکل دهی به ساختار جمعیت ها است.



شکل ۱- ساختار ژنتیکی جمعیت های جوجه گوشتی (A). نمودار PCA نشان دهنده خوشه بندی جمعیت ها (B). تحلیل فیلوژنتیک که روابط تکاملی بین جمعیت ها را نشان می دهد (C). ساختار ژنتیکی بر اساس ADMIXTURE برای K های مختلف برآورد شد

Figure 1– Population genetic structure of the chicken populations. (A) PCA plot showing the clustering of the populations. (B) Phylogenetic analysis depicting the evolutionary relationships among the populations. (C) The genetic structure was estimated using ADMIXTURE for different values of K

تحلیل ADMIXTURE در حالتی که جمعیت فرضی بین گروه ها ۲ در نظر گرفته شود ($K=2$) در سویه های راس ۳۰۸ و فرانسوی الگوی ساختار ژنتیکی مشابهی را نشان دادند، در حالی که برخی نمونه ها از جمعیت سویه آمریکایی الگوی متفاوتی داشته و نشان دهنده سطح بالاتری از اختلاط نژادی هستند. یافته های نی و همکاران (Nie et al., 2019) نشان داد سویه های تجاری

اغلب از چند جمعیت اجدادی سهم دارند. در حالت $K=3$ ، سویه فرانسوی نسبتاً یکپارچه باقیماند، در حالی که نمونه‌های مربوط به سویه‌های راس ۳۰۸ و آمریکایی الگوی اختلاط مشابهی به اشتراک گذاشتند. نکته قابل توجه این است که چند نمونه راس ۳۰۸ دارای الگوی اختلاط متمایز بودند که در PCA و درخت فیلوژنتیک نیز مشهود بود که نشان‌دهنده زیرساخت جمعیتی درون این سویه است. عبدالمانوا و همکاران (Abdelmanova et al., 2021) نیز مشاهده کردند که برخی افراد درون یک سویه الگوی اختلاط منحصر به فردی دارند که می‌تواند ناشی از آمیزش تاریخی یا انتخاب مداوم باشد. به طور کلی، تحلیل مقایسه‌ای نشان می‌دهد که هم تاریخچه اصلاح نژادی و هم اشتراک اجدادی نقش مهمی در شکل‌دهی به ساختار ژنتیکی جمعیت‌های مورد مطالعه داشته‌اند. تنوع مشاهده شده در جمعیت‌های راس ۳۰۸ و آمریکایی تأکید می‌کند که توجه به تفاوت‌های فردی برای برنامه‌های اصلاح نژادی و حفظ تنوع ژنتیکی ضروری است (Nie et al., 2019; Zhang et al., 2020; Abdelmanova et al., 2021).

نشانه‌های انتخاب با استفاده از روش‌های iHS و Rsb

تحلیل نشانه‌های انتخاب با استفاده از رویکردهای درون جمعیتی iHS و بین جمعیتی Rsb الگوهای متمایزی از انتخاب را در سه جمعیت جوجه گوشتی آشکار کرد. بر اساس نتایج حاصل از iHS در مجموع ۸۷ ژن کدکننده پروتئین در جمعیت فرانسوی، ۳۶ ژن در جمعیت راس ۳۰۸ و ۵۹ ژن در جمعیت سویه تجاری آمریکایی به عنوان کاندیدهای تحت انتخاب شناسایی شدند که بیانگر شدت و جهت انتخاب درون جمعیتی میان سویه‌های مورد بررسی است. سه ژن مشترک *OSBPL8* در سویه‌های آمریکایی و فرانسوی *GRHL3* در سویه‌های فرانسوی و راس ۳۰۸ و *GPATCH8* در سویه‌های فرانسوی و آمریکایی نشانه‌های هم‌جهت از انتخاب را نشان دادند. ژن *OSBPL8* که بر روی کروموزم ۱ دو سویه فرانسوی و آمریکایی قرار دارد، به عنوان ژنی مرتبط با تنظیم رشد و متابولیسم لیپیدها در بافت کبد شناخته شده است و مطالعات QTL و eQTL نشان داده‌اند که بیان آن با تغییرات رشد وابسته به سن و تفاوت‌های جنسی در جوجه گوشتی مرتبط است (Johnsson et al., 2018). پژوهش در روی موش نیز نشان می‌دهد که حذف ژن *OSBPL8* موجب افزایش HDL و فسفولیپیدهای پلازما می‌شود، که نقش آن را در هموستاز لیپیدها و مسیرهای متابولیک تأیید می‌کند (Beaslas et al., 2013). در سویه‌های آمریکایی و فرانسوی ژن *OSBPL8* در نواحی QTL‌های مرتبط با رشد بدن و تغذیه شناسایی شد. همچنین ژن *GRHL3* که بر روی کروموزم ۲۳ دو سویه راس ۳۰۸ و فرانسوی قرار دارد، یک فاکتور رونویسی کلیدی در تمایز اپیتلیال و سازمان‌دهی بافت‌ها است و برای یکپارچگی اپیدرمی و توسعه صحیح بافت‌ها ضروری است. بنابراین این ژن می‌تواند با توسعه پوست، پر و سلامت بافتی در طیور مرتبط باشد (Ting et al., 2006; Yu et al., 2003). این ژن در نواحی QTL‌های مرتبط با صفات رشد شناسایی گردید. بعلاوه ژن *GPATCH8* نیز که در کروموزم ۲۷ دو سویه آمریکایی و فرانسوی شناسایی گردید، به عنوان یک فاکتور دخیل در پردازش و اسپلیسینگ RNA شناخته می‌شود. این ژن در مطالعات ژنومی از جمله اسکن‌های انتخاب بین جوجه اهلی و نیاکان وحشی تحت انتخاب در فرایند اهلی‌سازی جوجه گوشتی قرار داشته است (Benbarche et al., 2024; Wu et al., 2023). این موضوع نشان‌دهنده احتمال دخالت این ژن در تفاوت‌های فنوتیپی و پاسخ‌های تطبیقی طی سال‌ها انتخاب مصنوعی می‌باشد. ژن *GPATCH8* در هر دو سویه تحت انتخاب با ضریب iHS منفی قرار داشت، این ژن مرتبط با QTL‌های صفات مرتبط با درصد چربی شکمی، وزن چربی شکمی و چربی لاشه بود. انتخاب منفی روی این ژن در نواحی مرتبط با این صفات نامطلوب نشان می‌دهد که این انتخاب منفی احتمالاً توانسته است تأثیرات نامطلوب این صفات را کنترل کند، که این امر به علت وجود پیچیدگی ژنتیکی صفات کمی است (Alipanah et al., 2025).

در تحلیل بین جمعیتی Rsb مقایسه‌های زوجی بین جمعیت‌های آمریکایی، فرانسوی و راس ۳۰۸ انجام شد. در مجموع، ۳۰۸ ژن به‌عنوان نواحی کاندید تحت انتخاب در مقایسه‌های بین جمعیتی شناسایی گردید که نشان‌دهنده تفاوت‌های قابل توجه در انتخاب و برنامه‌های اصلاح نژادی میان این جمعیت‌ها است. در تحلیل Rsb ژن‌های *FLNC*, *LOC431314*, *KLHL1*, *LRP1B* و مقایسه‌های زوجی شناسایی گردید. همچنین، چندین ژن پیش‌بینی‌شده شامل *LOC107049418*, *LOC107050717*, *LOC112531221* و *LOC121109229* شناسایی شدند. در آنالیز RSB ژن *LRP1B* روی کروموزوم ۷، بین سویه‌های راس ۳۰۸ و فرانسوی تحت انتخاب در سویه راس ۳۰۸ بود و بین سویه آمریکایی و فرانسوی تحت انتخاب در سویه آمریکایی بود. ژن *LRP1B* پروتئینی از خانواده گیرنده‌های LDL است که به لیگاندهای لیپوپروتئینی متصل می‌شود و در متابولیسم لیپیدها نقش دارد (Haas et al., 2011, Príncipe et al., 2021). این ژن در نواحی QTL‌های مرتبط با صفات تولیدی، چربی شکمی، رشد، وزن تخمدان و رنگ پوست بود. گاهی صفات نامطلوب به دلیل همبستگی با صفات مطلوب به صورت ناخواسته تحت انتخاب قرار می‌گیرند. ژن *KLHL1* روی کروموزوم یک بین سویه راس ۳۰۸ با سویه‌های آمریکایی و فرانسوی تحت انتخاب در سویه راس ۳۰۸ بود. ژن *KLHL1* در ساختار و پویایی اسکلت سلولی و تنظیم جریان‌های کلسیم نقش دارد و فقدان آن در موش موجب اختلال در رشد دندریتها و سیناپس‌ها می‌شود (Perissinotti et al., 2015; Aromolaran et al., 2009). وجود ortholog ژن *KLHL1* نشان می‌دهد که این ژن به‌صورت تکاملی محافظت شده است و می‌تواند نقش‌های زیستی مشابهی در تنظیم رشد بافتی و توسعه سلولی طیور داشته باشد (Wu et al., 2004). این ژن در نواحی QTL‌های مرتبط با صفات تولید تخم مرغ، رشد و تغذیه شناسایی شد. ژن *FLNC* نیز روی کروموزوم یک بین سویه راس ۳۰۸ و آمریکایی تحت انتخاب در سویه راس ۳۰۸ بود و بین سویه آمریکایی و فرانسوی تحت انتخاب در سویه آمریکایی بود. این ژن به‌میزان بیشتری در عضله اسکلتی جوجه گوشتی نسبت به مرغ تخم‌گذار بیان می‌شود و نقش مثبت آن در توسعه و هیپرتروفی عضلانی است (Han et al., 2022).

ژن‌های پیش‌بینی‌شده *LOC107049418*, *LOC107050717*, *LOC112531221*, *LOC121109229* و *LOC431314* تا کنون عملکرد تجربی مشخصی در طیور ندارند و انتخاب مثبت مشاهده‌شده در آن‌ها می‌تواند نشان‌دهنده وجود انتخاب در نواحی ژنومی با اهمیت هنوز ناشناخته باشد، که مطالعات آینده باید با تحلیل بیان ژن و مدل‌های عملکردی تکمیل شود (Bello et al., 2023).

جدول ۲- نشانه‌های انتخاب با استفاده از iHS در جمعیت جوجه گوشتی راس ۳۰۸

Table 2. Selection signatures were identified by iHS in Ross308.

کروموزوم CHR	موقعیت Position	IHS	LP	ژن Gene	صفات Traits
1	709335 : 709339	-4.31	4.79	<i>SHANK3</i>	
1	40271861 : 40271875	-5.34	7.04	<i>ACSS3, OTOGL</i>	وزن عضله سینه (BMWT)، سن اولین تخم گذاری (AFE)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTMHW)، مصرف خوراک باقیمانده (RFI)، وزن کل چربی سفید (TWF)
1	56776640 : 56776654	-4.16	4.49	<i>TRIM24</i>	طول شیب بدنه (BSLEN)، میزان چربی لاشه بر اساس ماده خشک (CFC)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTMHW)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)
1	92707246 : 92709612	5.09	6.46	<i>GPR89A</i>	درصد عضله سینه (BRMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن لاشه (CW)
1	107309013 : 107309022	-4.7	5.58	<i>DYRK1A, KCNJ6</i>	شاخص استخوان (BONEIND)، میزان چربی لاشه (CFC)، مصرف خوراک (FI)
3	10135001 : 10135015	-4.28	4.74	<i>ACTR2, CEP68, SLC1A4</i>	طول دوازدهه (DUOL)
3	61274960 : 61274975	5.64	7.77	<i>LOC101752292</i>	مصرف خوراک باقیمانده (RFI)، مساحت استخوان درشت نی (TA)، شکنندگی استخوان درشت نی (TBF)، طول استخوان درشت نی (TI)، وزن عضله ران (TMWT)
4	44392996 : 44393124	-4.24	4.64	<i>BMP2K, G3BP2</i>	مصرف خوراک (FI)، وزن ایلموم (ILW)
4	50430343 : 50430349	5.25	6.83	<i>RASSF6</i>	میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، طول شیب بدن (BSLEN)، وزن عضله ساق پا (DSMWT)، وزن لاشه (CW)
5	34037810 : 34369351	-4.47	5.15	<i>AKAP6, NUBPL</i>	تیترا آنتی بادی علیه آنتی ژن (LTA ABLTA)، درصد چربی شکمی (ABFP)
5	43284625 : 43284649	4.93	6.08	<i>KCNK13, LOC112532490</i>	افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن سنگدان (GIZZWT)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)
7	342023 : 342056	-4.23	4.63	<i>C2orf88, OSGEPL1</i>	وزن تخمدان (OW)
7	15837756 : 15837774	-4.61	5.41	<i>HOXD9, MTX2</i>	طول روده (INTES)، وزن تخمدان (OW)
9	18185214 : 18185232	4.93	6.09	<i>NAALADL2</i>	میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، درصد عضله سینه (BRMP)، وزن بدن (BW)، ماهیچه (MPH) Ph، درصد عضله سینه (BRMP)
10	16310985 : 16311967	-4.59	5.35	<i>LOC112533186, LOC121111648</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، فاکتور ترس (FactorFear)
10	18897481 : 18897498	4.93	6.09	<i>AAGAB, IQCH, MAP2K5</i>	وزن بدن (BW)، مصرف خوراک باقیمانده (RFI)، وزن بطن راست به عنوان درصدی از وزن بدن (RV)
13	9859579 : 9859592	-4.23	4.64	<i>NSD1</i>	(SFWT) وزن چربی پوست (AF)، وزن چربی شکمی (AFE)، سن اولین تخم گذاری
13	11172818 : 11172842	5.77	8.09	<i>SGCD</i>	، (BW) وزن بدن (BRMP)، درصد ماهیچه سینه (BMWT)، وزن عضله سینه (ADG)، میانگین افزایش وزن روزانه
21	993332 : 993354	5.33	7	<i>MEGF6, TP73</i>	وزن سنگدان (GIZZWT)
22	3584148 : 3584155	4.46	5.09	<i>LOC107054988</i>	وزن چربی شکمی (AF)
23	6058084 : 6058096	5.08	6.43	<i>GRHL3, IFNLR1, LOC121112030</i>	افزایش وزن بدن (BWGAIN)
28	1202321 : 1202372	6.05	8.87	<i>LOC100857637</i>	درصد سنگدان (GIZZP)

جدول ۳- نشانه‌های انتخاب با استفاده از iHS در جمعیت جوجه گوشتی آمریکایی
Table 3. Selection signatures identified by iHS in the American broiler population.

کروموزوم CHR	موقعیت Position	IHS	LP	ژن Gene	صفات Traits
1	4250436 : 4250444	6	8.72	<i>PRKCQ</i>	
1	10381443 : 10381457	6.26	9.42	<i>PCLO</i>	عرض قفسه سینه (CHWID)، Ph ماهیچه (MPH)، وزن عضله سینه ای بزرگ (PECMAJW)، تعداد کل گلوبول های خون (TBCC)
1	12577641 : 12577648	-3.97	4.14	<i>MAGI2</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)، سن اولین تخم گذاری (AFE)، عرض ساق پا (TW)
1	38544103 : 38544122	5.62	7.72	<i>NAV3, OSBPL8</i>	وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، مصرف خوراک باقیمانده (RFI)
1	46890992 : 46890998	5.91	8.48	<i>ANKS1B</i>	طول شیب بدن (BSLEN)
1	62507249 : 62507255	5.72	7.98	<i>CALD1</i>	عمق بدن (BDPTH)، طول شیب بدن (BSLEN)، عرض قفسه سینه (CHWID)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)، وزن قلب (HWT)
1	71322697 : 71322697	-4.03	4.25	<i>PPARA</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، سن اولین تخم گذاری (AFE)، درصد چربی درون عضلانی (IFP)، زاویه صفحه تیپا (TIBPA)
1	77163222 : 77163253	6.51	10.2	<i>CD4</i>	درصد عضله سینه (BRMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)
1	84293717 : 84293726	5.76	8.08	<i>TBX19</i>	درصد عضله سینه (BRMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)
1	88554661 : 88554705	6.02	8.75	<i>LOC107055009</i>	درصد عضله سینه (BRMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)
1	147005615 : 147005627	5.59	7.64	<i>GPC6</i>	افزایش وزن بدن (BWGAIN)، محتوای پروتئین لاشه (CPC)
2	16509460 : 16509478	5.7	7.94	<i>GPR158</i>	وزن بدن (BW)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن پا (FTWT)
2	24391304 : 24391328	5.75	8.06	<i>SDHAF3</i>	
2	24611092 : 24697021	5.79	8.16	<i>C1GALT1, COL28A1, RPA3</i>	وزن بدن (BW)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)
2	24768259 : 24784871	5.96	8.59	<i>UMAD1</i>	وزن بدن (BW)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)
2	24803987 : 24953664	6	8.74	<i>GLCC11, ICA1,</i>	وزن بدن (BW)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)
2	58722434 : 58722451	5.85	8.3	<i>CDKAL1 LOC107051651</i>	درصد سینه (BRP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، فاکتور ترس (FactorFear)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)، درصد وزن ساق پا (SHKP)
2	75605258 : 75605296	6.23	9.37	<i>FBXL7</i>	وزن عضله سینه (BMWT)، عرض قفسه سینه (CHWID)، درصد وزن ساق پا (SHKP)
2	80818337 : 80818338	-3.95	4.11	<i>COBL</i>	وزن کل چربی سفید (TWF)، وزن چربی احشایی (VISAT)
2	96417052 : 96417064	-4.52	5.21	<i>LDLRAD4</i>	رنگ گوشت (Mco)، عرض ساق پا (TW)
2	96738935 : 96738949	-3.96	4.16	<i>SPIRE1</i>	رنگ گوشت (Mco)، عرض ساق پا (TW)
2	129913679 : 129916377	-4.12	4.43	<i>ZFPM2</i>	توزیع چربی (FATDIS)، رنگ پوست (SKCOL)
11	17761654 : 17761744	-4.3	4.77	<i>BANP</i>	رنگ گوشت (Mco)
12	4063383 : 4063395	6.26	9.42	<i>ATP2B2</i>	
12	13146516 : 13146533	6	8.72	<i>PTPRG</i>	وزن بدن (BW)، تیترا آنتی بادی علیه آنتی ژن (LTA ABLTA)
13	17483996 : 17484022	-4.02	4.23	<i>TCERG1</i>	وزن چربی شکمی (AF)، سن اولین تخم جوجه (AFE)
24	5396137 : 5396152	-3.94	4.1	<i>DSCAML1, FXYD6</i>	وزن چربی شکمی (AF)، درصد تخمدان (OVP)، وزن تخمدان (OW)
26	2841541 : 2841553	-4.06	4.31	<i>PLXNA2</i>	وزن بورس فابریسیوس (BURSA)، وزن چربی احشایی (VISAT)
27	2373123 : 2373131	-3.98	4.16	<i>GPATCH8</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)، میزان چربی لاشه (CFC)
27	2494138 : 2494138	-4.38	4.92	<i>CD79B, CDC27, LOC107055278</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)، میزان چربی لاشه (CFC)
27	2537562 : 2537574	-4.22	4.61	<i>KANSL1, LOC771308</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)، میزان چربی لاشه (CFC)

جدول ۴- نشانگرهای انتخاب با استفاده از iHS در جمعیت جوجه گوشتی فرانسوی.

Table 4- Selection signatures identified by iHS in the French broiler population.

کروموزوم CHR	موقعیت Position	IHS	LP	ژن Gene	صفات Traits
1	30223544 : 30320423	-4.43	5.04	<i>LOC121106854, LOC124417301, TMEM117, TWF1</i>	فاکتور ترس (FactorFear)، ضخامت چربی زیر جلدی (SCFT)، وزن کل چربی سفید (TWF)، وزن چربی احشایی (VISAT)
1	38190935 : 42466342	5.19	6.69	<i>CAPS2, CCDC107, OSBPL8, PPF1A2</i>	وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، مصرف خوراک باقیمانده (RFI)
1	53101716 : 54701534	5.23	6.78	<i>BPIFCB, LARGE1, LOC121107115, SLC41A2, SYN3</i>	طول شیب بدن (BSLEN)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)، وزن دوازدهه (DUOW)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)، وزن استخوان ران (FEMWT)، رنگ گوشت (Mco)
1	56088419 : 56364051	5.1	6.47	<i>HIPK2, KIAA1549, PARP12, TBXAS1</i>	طول شیب بدن (BSLEN)، میزان چربی لاشه (CFC)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)، وزن استخوان ران (FEMWT)، وزن پا (FTWT)، رنگ گوشت (Mco)
1	59041335 : 60549294	5.31	6.97	<i>FGD4, SLC6A12, SYT10, WNK1</i>	عمق بدن (BDPTH)، طول شیب بدن (BSLEN)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)، وزن استخوان ران (DRUMBWT)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)، وزن استخوان ران (FEMWT)، رنگ گوشت (Mco)
1	110977637 : 110977638	-4.15	4.49	<i>CXorf36, KDM6A</i>	سن اولین تخم گذاری (AFE)، شاخص استخوان (BONEIND)، میزان چربی لاشه (CFC)، درصد لاشه (DRESSP)، مصرف خوراک (FI)
1	144171244 : 144171272	-4.25	4.67	<i>PCCA</i>	سن اولین تخم گذاری (AFE)، محتوای پروتئین لاشه (CPC)، Ph ماهیچه (MPH)
1	144547631 : 145134884	5.12	6.52	<i>IPO5, LOC431250</i>	محتوای پروتئین لاشه (CPC)، ماهیچه Ph (MPH)
1	155528180 : 155681009	5.41	7.2	<i>KLF12, LOC121109410</i>	عمق بدن (BDPTH)، وزن بال (WINGWT)
1	156864236 : 156966740	-4.39	4.95	<i>DACH1</i>	سن اولین تخم گذاری (AFE)، لکه های خون و گوشت در تخم جوجه (EMTSP)
1	168667740 : 168667748	-4.49	5.14	<i>RB1</i>	سن اولین تخم گذاری (AFE)، میزان چربی لاشه بر اساس ماده خشک (CFC)
1	189557060 : 189565408	5.33	7.04	<i>DLG2</i>	وزن بال (WINGWT)
2	31970334 : 31970404	5.11	6.5	<i>LOC121109952</i>	وزن بدن (BW)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)
2	34858998 : 348581045	-4.16	4.5	<i>TBC1D5</i>	وزن کل چربی سفید (TWF)، وزن چربی احشایی (VISAT)
2	97586564 : 97586579	5	6.26	<i>PIEZO2</i>	درصد سینه (BRP)، وزن پا (FTWT)، رنگ گوشت (Mco)، رشد ساق پا (SHKGR)، عرض ساق پا (TW)
2	98776517 : 98777678	-4.46	5.09	<i>PTPRM</i>	عرض ساق پا (TW)
2	135546806 : 135546845	5.42	7.23	<i>ENPP2, TNFRSF11B</i>	توزیع چربی (FATDIS)، رنگ پوست (SKCOL)

2	135750936 : 135750937	-4.18	4.53	DEPTOR	توزیع چربی (FATDIS)، رنگ پوست (SKCOL)
3	28566660 : 28566674	5	6.25	DAAM2, KIF6	تیترا آنتی‌بادی علیه آنتی‌ژن (LTA ABLTA)، میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، تراکم مواد معدنی استخوان (BMD)، درصد عضله سینه (BRMP)
3	83132004 : 83167516	-4.21	4.59	ADGRB3	تیترا آنتی‌بادی علیه آنتی‌ژن (LTA ABLTA)، زاویه صفحه تیپا (TIBPA)
3	92497660 : 92497678	-4.32	4.8	MYTIL	مصرف خوراک (FI)، مساحت استخوان درشت نی (TA)، زاویه صفحه تیپا (TIBPA)، طول استخوان درشت نی (TL)
4	58112965 : 58112982	5	6.25	UNC5C	میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، دمای بدن (BTEMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، لکه‌های خون و گوشت در تخم‌جوجه (EMTSP)
4	70462050 : 70462062	5.51	7.44	LOC124417922	میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، دمای بدن (BTEMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)، وزن استخوان ران (FEMWT)
4	76023680 : 76023693	5.57	7.59	PROM1	میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، دمای بدن (BTEMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن استخوان ران (FEMWT)
4	82154229 : 82657150	5.11	6.49	ZFYVE28A	
4	83986514 : 83986528	5.21	6.72	MAEA, UVSSA	
5	9267694 : 9475627	5.05	6.36	DENND2B	درصد سینه (BRP)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن ران جوجه (DSWT)
6	1152911 : 1152932	-4.14	4.47	FAM13C, LOC777017	درصد تخمدان (OVP)، وزن تخمدان (OW)
6	18742525 : 18989408	5.17	6.63	FRMPD2, GDF10, MAPK8, RBP3, ZNF488	درصد تخمدان (OVP)، وزن تخمدان (OW)
6	19657974 : 19658025	5.45	7.29	LOC121111148	درصد تخمدان (OVP)، وزن تخمدان (OW)
7	13582544 : 13582563	5.05	6.36	PDE1A	وزن بدن (BW)، طول روده (INTES)، وزن تخمدان (OW)
7	23936142 : 23936142	5.23	6.77	LOC101751087	وزن بدن (BW)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن تخمدان (OW)، مصرف خوراک باقیمانده (RFI)
9	6751104 : 6751140	5.99	8.68	LOC107051851	وزن تخم جوجه (EW)
10	12967432 : 12967445	5.07	6.4	ACAN, FANCI	افزایش وزن بدن (BWGAIN)، رنگدانه پر (FPGMT)، مرگ و میر کل (MORT-TOT)
13	12961170 : 12961189	-4.18	4.53	FLT4, TRIM105	وزن چربی شکمی (AF)، سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، وزن چربی پوست (SFWT)
14	12727188 : 12727196	-4.15	4.47	CORO7	رنگدانه پر (FPGMT)، درصد چربی درون عضلانی (IFP)
18	5476988 : 5476997	-4.19	4.56	CA10, CSNK1D	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)
19	5910797 : 5910821	-4.22	4.62	FOXN1, LOC121107269, RPA1	طول دوازدهه (DUOL)، مصرف خوراک (FI)
23	6049931 : 6049933	6.08	8.92	GRHL3, LOC121107463, LOC121112032	افزایش وزن بدن (BWGAIN)
25	2821700 : 2821724	6	7.67	CELF3, PI4KB	
26	1643280 : 1643293	5.05	6.34	PI16, RAB44	

26	1703939 : 1703945	-4.48	5.12	<i>MTCH1, SOX13</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)، وزن دوازدهه (DUOW)
26	3250803 : 3250813	5.54	7.56	<i>RAP1A</i>	وزن بدن (BW)، شکنندگی استخوان درشت نی (TBF)، تراکم مواد معدنی استخوان درشت نی (TBMD)
27	2016371 : 2016429	-4.43	5.03	<i>NSF, TLK2</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)
27	2374024 : 2374133	-4.4	4.97	<i>GPATCH8</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)
28	1571199 : 1571214	-4.3	4.77	<i>RFX2</i>	وزن چربی شکمی (AF)، وزن چربی پوست (SFWT)، عرض قشر استخوان درشت نی (TIBCW)

جدول ۵- نشانه‌های انتخاب با استفاده از Rsb بین جمعیت‌های جوجه گوشتی آمریکایی و راس ۳۰۸ د

Table 5- Selection signatures by RSB between the USA and Ross 308 broiler populations.

کروموزوم CHR	موقعیت Position	RSB	LP	سویه تحت انتخاب Selective breed	ژن Gene	صفات Traits
1	39502 : 39796	4.7	5.59	USA	<i>FLNC, LOC107049418, LOC107050420, LOC107050717, LOC112531221, LOC121109229</i>	
1	709503 : 709568	4.81	5.83	USA	<i>MIR6708, SHANK3</i>	
1	157645975 : 157645983	-4.18	4.54	R308	<i>KLHL1</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، عمق بدن (BDPTH)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن سنگدان (GIZZWT)، طول روده (INTES)
14	6204545 : 6204567	-5.25	6.82	R308	<i>SYNGR3, ZNF598</i>	وزن بدن (BW)، درصد لاشه (DRESSP)
14	12292838 : 12292845	-4.22	4.61	R308	<i>CLCN7</i>	وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)، سفتی پوسته تخم‌جوجه (ESSTIF)، رنگدانه پر (FPGMT)، درصد چربی درون عضلانی (IFP)

17	3055648 : 3055665	-4.13	4.44	R308	<i>COL1A4, LOC112529996</i>	
21	4971331 : 4971343	-4.02	4.23	R308	<i>FHAD1, KAZN</i>	
25	1407999 : 1408012	5.31	6.97	USA	<i>LOC431314</i>	وزن ایلوم (ILW)

جدول ۶. نشانه‌های انتخاب با استفاده از RSB بین جمعیت‌های جوجه گوشتی فرانسوی و آمریکایی
Table 6. Selection signatures by RSB between the French and USA broiler populations.

کروموزوم CHR	موقعیت Position	RSB	LP	سویه تحت انتخاب Selective breed	ژن Gene	صفات Traits
1	39796 : 39799	4.59	5.36	USA	<i>FLNC, LOC107049418, LOC107050420, LOC107050717, LOC112531221, LOC121109229</i>	
1	18629359 : 18629363	3.97	4.15	USA	<i>LOC124417354</i>	درصد چربی شکمی (ABFP)، وزن چربی شکمی (AF)، عرض قفسه سینه (CHWID)، Ph ماهیچه (MPH)، و وزن عضله سینه‌ای بزرگ (PECMAJW)
1	22394051 : 22397762	4.12	4.42	USA	<i>LOC121107027, WASL</i>	Ph ماهیچه (MPH)، وزن عضله سینه‌ای بزرگ (PECMAJW)، ضخامت چربی زیرجلدی (SCFT)، وزن بیضه‌ها (TESTWT)
1	39604500 : 39614995	4.29	4.76	USA	<i>PAWR, SYT1</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن عضله ساق پا (DSMWT)، مصرف خوراک باقیمانده (RFI)
1	40621903 : 40621985	-4.13	4.43	FR	<i>ACSS3</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن عضله ساق پا (DSMWT)، مصرف خوراک باقیمانده (RFI)
1	55062673 : 56090496	-4.17	4.53	FR	<i>HIPK2, PARP12, SPIC, TBXAS1</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، طول شیب بدن (BSLEN)، میزان چربی لاشه بر اساس ماده خشک (CFC)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)
1	56889915 : 56916588	-4.11	4.41	FR	<i>AKR1D1, DENND2A, LOC112533565, LOC124417613</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، طول شیب بدن (BSLEN)، میزان چربی لاشه بر اساس ماده خشک (CFC)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)
1	70144966 : 70144978	4.31	4.79	USA	<i>PHF21B, PRR5</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، عمق بدن (BDPTH)، طول شیب بدن (BSLEN)، میزان چربی لاشه (CFC)، عرض قفسه سینه (CHWID)
1	83924930 : 83925715	4.35	4.85	USA	<i>CCDC181, F5</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، درصد عضله سینه (BRMP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن ران و ساق پا (DRTHW)، درصد چربی درون عضلانی (IFP)
1	110977420 : 110977891	-4.14	4.46	FR	<i>CXorf36, KDM6A</i>	سن اولین تخم‌گذاری (AFE)، شاخص استخوان (BONEIND)، درصد عضله سینه (BRMP)، درصد سینه (BRP)، میزان چربی لاشه (CFC)، عرض قفسه سینه (CHWID)، درصد لاشه (DRESSP)

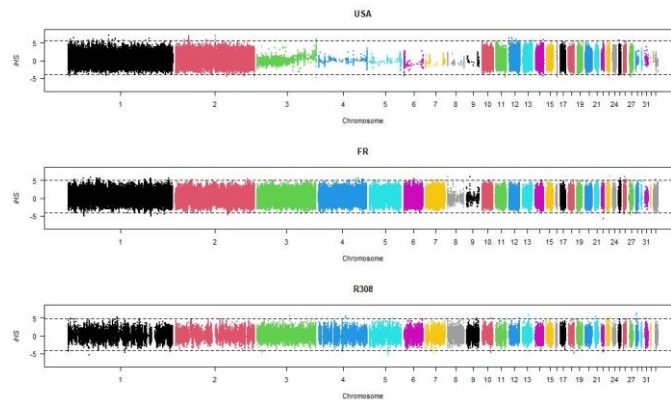
1	155797269 : 156956796	-4.17	4.52	FR	<i>KLF12, DACH1, PIBF1</i>	سن اولین تخم گذاری (AFE)، عمق بدن (BDPTH)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)
1	174360755 : 174361021	4.42	5.02	USA	<i>N4BP2L2, PDS5B</i>	افزایش وزن بدن (BWGAIN)، میزان چربی لاشه (CFC)، طول روده (INTES)، درصد وزن ساق پا (SHKP)
1	178629640 : 178637366	-4.28	4.74	FR	<i>XPO4</i>	افزایش وزن بدن (BWGAIN)، میزان چربی لاشه (CFC)، درصد وزن ساق پا (SHKP)
1	180093884 : 180122969	4.11	4.42	USA	<i>EXPH5, LOC121109181</i>	افزایش وزن بدن (BWGAIN)، میزان چربی لاشه (CFC)، وزن چربی پوست (SFWT)، درصد وزن ساق پا (SHKP)
1	187407279 : 187709992	-4.12	4.41	FR	<i>NOX4</i>	مصرف ماده خشک (DMI)، وزن بال (WINGWT)
1	195633064 : 195633072	4.1	4.39	USA	<i>MAP6, NUP98</i>	
2	16534487 : 16563706	4.02	4.23	USA	<i>GPR158</i>	وزن بدن (BW)، عرض قفسه سینه (CHWID)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن پا (FTWT)
2	28281865 : 28389919	-4.12	4.42	FR	<i>BZW2, ISPD, LOC107052561, LRRC72, SNX13, SOSTDC1</i>	وزن بدن (BW)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن چربی زیرجلدی گردن (SCNF)، وزن کل چربی سفید (TWF)، وزن چربی احشایی (VISAT)
2	32035299 : 32102537	-4.15	4.49	FR	<i>CBX3, HNRNPA2B1</i>	وزن بدن (BW)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن چربی زیرجلدی گردن (SCNF)، وزن کل چربی سفید (TWF)، وزن چربی احشایی (VISAT)
2	33354766 : 33354798	3.97	4.14	USA	<i>CREB5</i>	وزن بدن (BW)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW)، وزن چربی زیرجلدی گردن (SCNF)، وزن کل چربی سفید (TWF)، وزن چربی احشایی (VISAT)
2	50366924 : 50370327	4.3	4.77	USA	<i>SUGCT</i>	عرض قفسه سینه (CHWID)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)
2	56509493 : 56780633	4.35	4.79	USA	<i>ATP9B, SALL3</i>	درصد سینه (BRP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، فاکتور ترس (FactorFear)، تراکم مواد معدنی استخوان ران (FBMD)، درصد وزن ساق پا (SHKP)
2	65413144 : 65413156	4.05	4.29	USA	<i>CDYL, LOC112531764</i>	درصد سینه (BRP)، عرض قفسه سینه (CHWID)، فاکتور ترس (FactorFear)، درصد وزن ساق پا (SHKP)
2	98263775 : 98263798	3.99	4.18	USA	<i>ANKRD12</i>	درصد سینه (BRP)، وزن پا (FTWT)، رنگ گوشت (Mco)، رشد ساق پا (SHKGR)، وزن کل بطن ها به عنوان درصدی از وزن بدن (TV)، وزن بیضه ها (TESTWT)
2	132251970 : 135750937	-4.21	4.6	FR	<i>DEPTOR, ENPP2</i>	توزیع چربی (FATDIS)، رنگ پوست (SKCOL)
2	149109998 : 149101002	4.25	4.68	USA	<i>HSF1L</i>	
7	31461597 : 31461624	4.33	4.82	USA	<i>LRP1B</i>	وزن بدن (BW)، وزن چربی شکمی (AF)، عرض استخوان عضله (HW)، وزن تخمدان (OW)، رنگ پوست (SKCOL)

10	3250139 : 3300542	-4.59	5.41	FR	ETFA, SCAPER, TMEM266	تیترا آنتی بادی علیه آنتی ژن (LTA ABLTA)، وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن
10	9518952 : 9641116	4.29	4.76	USA	SEMA6D	بدن (BWGAIN)، عرض استخوان عضله (HW)
10	16786874 : 16786895	-4.08	4.34	FR	IGF1R	درصد چربی شکمی (ABFP)، فاکتور ترس (FactorFear)
13	2779880 : 2779960	4.19	4.55	USA	LOC101748409	درصد چربی شکمی (ABFP)، میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، وزن چربی شکمی (AF)، سن اولین تخم جوجه (AFE)
13	15250284 : 15253577	-4.17	4.51	FR	PCBD2	میانگین افزایش وزن روزانه (ADG)، سن اولین تخم گذاری (AFE)، وزن قلب (HWT)، وزن ران جوجه (DSWT)
14	4823896 : 4911918	-4.22	4.62	FR	MIR33-2, PEMT, RAI1, SREBF1	وزن بدن (BW)، درصد لاشه (DRESSP)
14	14462739 : 14565808	-4.16	4.49	FR	ACSM4, ANKS4B, CRYM, DNAH3, GLYR1, MAPK8IP3, ZP2	وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)
15	9436006 : 9436064	4.29	4.74	USA	PXN	افزایش وزن بدن (BWGAIN)، رنگدانه پر (FPGMT)، طول ایلئوم (ILLEN)
16	1759334 : 1764798	4.82	5.92	USA	MHCY4, MHCY59	
17	2043608 : 2044047	-4.08	4.36	FR	ARRDC1, RGS3	
19	4330183 : 4330563	-4.09	4.36	FR	LOC121107260, SH2B1	عرض قفسه سینه (CHWID)، مصرف خوراک (FI)
19	5703183 : 5725209	-4.16	4.5	FR	DPH1, MYO1C, RTN4RL1	عرض قفسه سینه (CHWID)، مصرف خوراک (FI)، طول دوازدهه (DUOL)، وزن سنگدان (GIZZWT)
19	5877468 : 5877469	-4.15	4.48	FR	SLC46A1, WDR81	عرض قفسه سینه (CHWID)، مصرف خوراک (FI)، طول دوازدهه (DUOL)، وزن سنگدان (GIZZWT)
21	2949750 : 3136325	4.1	4.38	USA	REER, SAMD11	وزن سنگدان (GIZZWT)
21	3788250 : 3793018	4.07	4.33	USA	PEX14	وزن سنگدان (GIZZWT)
23	3910894 : 3976189	4.03	4.25	USA	EPHA10, MTF1	افزایش وزن بدن (BWGAIN)
24	4676022 : 4785400	-4.1	4.39	FR	CADM1	Ph ماهیچه (MPH)، درصد تخمدان (OVP)، وزن تخمدان (OW)
25	342929 : 345166	4.33	4.84	USA	ATP1A2	
25	734371 : 735120	4.12	4.44	USA	IQGAP3	
25	1981511 : 1981709	5.43	7.36	USA	NUP210L	
26	3950503 : 3950554	4.01	4.22	USA	LOC419888, NRAS	وزن بدن (BW)، طول ایلئوم (ILLEN)، طول ژنوم (JEJL)، Ph ماهیچه (MPH)، درصد طول ساق پا (SHKLP)
26	4982786 : 5029578	4.1	4.39	USA	CCND3, GASTL, USP49	وزن بدن (BW)، شکنندگی استخوان درشت نی (TBF)، تراکم مواد معدنی استخوان درشت نی (TBMD)
27	2056226 : 2060994	4.83	5.88	USA	MEIOC, MRC2	وزن بال (WINGWT)
27	6147667 : 6147693	-4.11	4.4	FR	TUBG1	

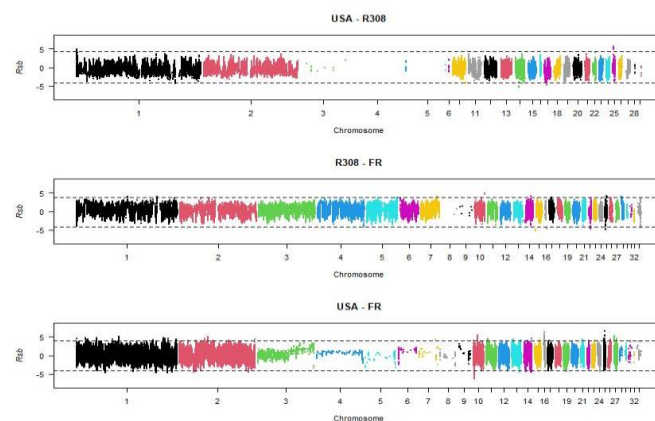
جدول ۷. نشانه‌های انتخاب با استفاده از RSB بین جمعیت‌های جوجه گوشتی فرانسوی و راس ۳۰۸

Table 7. Selection signatures by RSB between the French and Ross 308 broiler populations.

کروموزوم CHR	موقعیت Position	RSB	LP	سو به تحت انتخاب Selective breed	ژن Gene	صفات Traits
1	157645975 : 157645983	3.93	4.07	R308	<i>KLHL1</i>	سن اولین تخم گذاری (AFE)، عمق بدن (BDPTH)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، وزن عضله ران و ساق پا (DRTHMW) وزن سنگدان (GIZZWT)، طول روده (INTES)
7	31432089 : 31434469	4.11	4.41	R308	<i>LRP1B</i>	وزن بدن (BW)، وزن چربی شکمی (AF)، عرض استخوان عضله (HW)، وزن تخمدان (OW)، رنگ پوست (SKCOL)
14	10520014 : 10520035	4.15	4.48	R308	<i>METTL22</i>	وزن عضله سینه (BMWT)، وزن بدن (BW)، افزایش وزن بدن (BWGAIN)، عرض قفسه سینه (CHWID)، رنگدانه پر (FPGMT)، درصد چربی درون عضلانی (IFP)
17	4867315 : 4867342	3.77	3.79	R308	<i>COL27A1</i>	وزن بورس فابریسیوس (BURSA)، وزن بدن (BW)
25	1407999 : 1408026	-4.67	5.52	FR	<i>LOC431314</i>	وزن ایلئوم (ILW)
25	1825080 : 1825092	4.06	4.32	R308	<i>GATAD2B</i>	
28	199323 : 199354	4.03	4.27	R308	<i>LOC112530440</i>	درصد سنگدان (GIZZP)



شکل ۲- نمودار منتهن نشانه های انتخاب مبتنی بر iHS در سه جمعیت جوجه گوشتی
Figure 2- Manhattan plot showing iHS-based selection signals across three broiler populations.



شکل ۳- نشانه های انتخاب RSB در سطح ژنوم در سه جمعیت جوجه گوشتی
Figure 3- Genome-wide RSB signals of selection in three broiler populations

تحلیل هستی شناسی ژن های تحت انتخاب

تحلیل GO ژن های تحت انتخاب نشان داد (جدول ۸) که ۱۶ ژن به طور معنی داری در ۳ عبارت GO غنی شده اند ($p < 0.05$) نشان دهنده مسیرهای بیولوژیکی مرتبط هستند (شکل ۴).

جدول ۸- مسیرهای بیولوژیکی مرتبط با مناطق تحت انتخاب در سویه های مورد بررسی

Table 8- Identified significant biological pathways related to the areas under selection in studied breeds

کد چرخه ID	چرخه Term	سطح احتمال PValue	ژن های در ارتباط با چرخه Associated Genes Found
GO:0003714	transcription corepressor activity	0.0002	<i>CDYL, CRYM, HIPK2, LOC100857637, N4BP2L2, PEX14, RERE, TBX19, ZFPM2</i>
GO:0010842	retina layer formation	0.0003	<i>DSCAML1, HIPK2, LARGE1, PTPRM</i>
GO:0035255	ionotropic glutamate receptor binding	0.0005	<i>DLG2, NSF, SHANK3</i>

مسیر زیستی GO:0003714 *transcription corepressor activity* شامل ژن‌های *CDYL*, *CRYM*, *HIPK2* می‌باشد. مشارکت این ژن‌ها در مسیر GO:0003714 نشان می‌دهد که تغییرات تنظیمی در سطح رونویسی، به‌ویژه از طریق فعالیت سرکوب‌گرها (Si et al., 2008) می‌تواند نقش مهمی در شکل‌گیری صفات اقتصادی و سازگاری در طیور ایفا کند. ژن *CDYL* به‌عنوان یک تنظیم‌کننده اپی‌ژنتیکی شناخته می‌شود که با ایجاد یک پل مولکولی میان کمپلکس Polycomb Repressive Complex 2 (PRC2) و نشانگرهای بازدارنده کروماتینی مانند *H3K27me3* موجب تقویت فعالیت متیل‌ترانسفراز *PRC2* شده و سرکوب هدفمند بیان ژن‌ها را تسهیل می‌کند، مکانیسمی که نقش مهمی در تنظیم ساختار کروماتین و خاموشی ژن‌های تعیین‌کننده سرنوشت سلولی ایفا می‌کند (Zhang et al., 2011). این ژن در نواحی QTL‌های صفات مرتبط با رشد و رفتار شناسایی شد. ژن *CRYM* که کدکننده پروتئین μ -کریستالین است، از طریق اتصال به هورمون‌های تیروئیدی در تنظیم پاسخ به تری‌یدوتیرونین و متابولیسم انرژی در عضلات نقش دارد (Seko et al., 2015). *HIPK2* یک کیناز هسته‌ای وابسته به پاسخ به آسیب DNA، با فسفریله کردن فاکتورهای رونویسی و تنظیم مسیرهای پاسخ به تنش‌های سلولی، در القای ژن‌های واکنش به استرس مؤثر است و می‌تواند بر تعادل بین رشد و مرگ سلولی تأثیر بگذارد (Hailemariam et al., 2010). ژن *PEX14* تنظیم‌کننده یک پروتئین غشایی است که به‌عنوان سکوی اتصال عمل می‌کند و ورود پروتئین‌ها را به داخل گلیکوزوم ممکن می‌سازد، نقش محافظت‌شده ژن *PEX14* در بیوژنز پراکسی‌زوم‌ها نشان می‌دهد که این ژن می‌تواند از طریق تنظیم متابولیسم لیپید و انرژی در طیور نیز اهمیت عملکردی داشته باشد (Madrid & Jardim, 2005). ژن *ZFPM2* در طیور نقش‌های مهم تنظیمی دارد. این ژن هدف مستقیم خوشه *miR-17-92* در سلول‌های چربی جوجه است و کاهش بیان آن باعث افزایش تکثیر سلولی و بالا رفتن نشانگرهای تکثیر مانند *Cyclin D1*، *PCNA* و *Ki67* می‌شود، که نشان‌دهنده نقش مهاری *ZFPM2* در تکثیر سلول‌های بافت‌چربی است (Zhang et al., 2017). علاوه بر این، تحلیل‌های پروتئومیک جنین جوجه نشان داده‌اند که *ZFPM2* با تحلیل اندام جنسی سمت راست در جنین‌های ماده مرتبط است؛ در مراحل اولیه جنینی، هر دو اندام جنسی اولیه^۱ در هر دو طرف بدن تشکیل می‌شوند، اما در جوجه ماده معمولاً اندام جنسی سمت چپ رشد و تمایز می‌یابد و تبدیل به تخمدان می‌شود، در حالی که اندام سمت راست دچار تحلیل می‌شود (Qin et al., 2025).

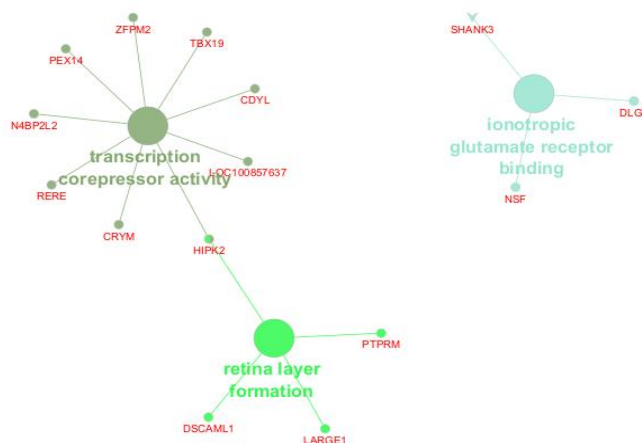
این یافته‌ها نشان می‌دهند که *ZFPM2* ممکن است نقش مهمی در تعیین جنسیت و تمایز غدد جنسی جنینی داشته باشد. بنابراین *ZFPM2* یک تنظیم‌کننده کلیدی رشد بافت و توسعه جنینی در جوجه محسوب می‌شود. ژن *N4BP2L2* نقش مهمی در تنظیم تولید نوتروفیل‌ها و حفظ تعادل مسیرهای تمایز سلول‌های بنیادی خون‌ساز ایفا می‌کند و کاهش بیان آن می‌تواند منجر به اختلال در ایمنی شود (Salipante et al., 2009). ژن *RERE* به‌عنوان یکی از تنظیم‌کننده‌های کلیدی در کنترل بیان ژن‌ها و مسیرهای سیگنال‌دهی وابسته به کروماتین نقش دارد و برای رشد طبیعی جنینی در مهره‌داران ضروری است. اختلال در عملکرد این ژن موجب ناهنجاری از طریق برهم‌زدن تنظیم سیگنال‌دهی رتینوئیک اسید می‌شود (Vilhais-Neto et al., 2010). علاوه بر این، مطالعات مبتنی بر مدل موش نشان داده‌اند که *RERE* در تمایز مهاجرت و بلوغ سلول‌های عصبی نقش دارد که بیانگر عملکرد محافظت‌شده و گسترده این ژن در فرآیندهای رشدی مهره‌داران است (Kim et al., 2014). ژن *TBX19* در جنین جوجه به‌عنوان یک فاکتور رونویسی کلیدی، نقش اساسی در تمایز سلول‌های کورتیکوتروپ و بلوغ عملکردی لوب قدامی هیپوفیز دارد (Proszkowiec-Weglarz et al., 2011).

از سوی دیگر، اصطلاح GO:0010842 مرتبط با تشکیل لایه شبکیه (Okada et al., 2022) مرتبط با ژن های DSCAML1، HIPK2، LARGE1، PTPRM می باشد. چرخه (GO:0010842) Retina layer formation بیانگر فرآیندهای مولکولی و سلولی است که منجر به تشکیل لایه های سازمان یافته شبکیه می شوند. در مطالعه پروفایل بیان فتورسپتورها در جنین جوجه، ژن *DSCAML1* به عنوان یک مولکول چسبندگی سلولی با بیان اختصاصی در زیرجمعیت های فتورسپتوری شناسایی شد و با تنظیم تمایز سلول ها و چیدمان فضایی آن ها، در ایجاد شبکه عصبی و تنوع عملکردی فتورسپتورها مشارکت می کند، می تواند به عنوان یک ژن کلیدی در توسعه شبکه عصبی و عملکرد بینایی طيور مطرح شود (Enright et al., 2015). ژن *PTPRM* با فعالیت فسفاتاز تیروزین گیرنده ای در مسیرهای سیگنال دهی و تمایز سلولی، می تواند بر سازماندهی ساختاری و ویژگی های مورفولوژیکی سلول های شبکیه تأثیرگذار باشد. مطالعه روی گازهای Huoyan نشان داده اند که تنوع های ژنتیکی در این ژن، به ویژه SNP های موجود در ناحیه کدکننده، با تفاوت های فنوتیپی در ساختار پلک و ویژگی های مورفولوژیکی مرتبط است و می تواند به عنوان نشانگر مولکولی برای انتخاب صفات فنوتیپی مورد استفاده قرار گیرد (Zhang et al., 2025). علاوه بر این، ژن *LARGE1* با نقش خود در گلیکوزیلاسیون پروتئین های غشایی مانند α -dystroglycan فرآیندهای اتصال سلول به ماتریکس خارج سلولی و پایداری ساختار شبکه سلولی را تسهیل می کند. بنابراین، عملکرد این ژن در طيور نیز اهمیت دارد، زیرا نسخه های ortholog آن در جوجه وجود دارند و می توانند در تنظیم مسیرهای پساترجمه ای و ساختار پروتئین های غشایی نقش داشته باشند (et al., 2005). این ژن ها به طور هماهنگ در تشکیل لایه های شبکیه، سازماندهی فضایی سلول ها و عملکرد صحیح فتورسپتورها در طيور نقش دارند و نشان می دهند که مسیرهای مولکولی مرتبط با GO:0010842 برای توسعه سیستم بینایی و سلامت شبکیه اهمیت حیاتی دارند.

مسیرهای مرتبط با انتقال گلوتمات، از جمله (GO:0035255) ionotropic glutamate receptor binding، به طور معنی داری غنی شده یافت شدند. این نتایج نشان می دهند که دستگاه انتقال گلوتمات و تعامل لیگاند-گیرنده های یونوتروپیک گلوتمات نقش اساسی در تنظیم نورون ها دارد و اختلال در این مسیرها می تواند به کاهش توان جذب گلوتمات و اختلال در فعالیت گیرنده های iGluRs منجر شود، که پایه انتقال سریع سیناپسی در سیستم عصبی مرکزی را تشکیل می دهند (Zhu et al., 2023). ژن *SHANK3* به عنوان یک پروتئین داربستی پساسیناپسی اهمیت زیادی در توسعه و عملکرد نورون ها دارد. شواهد حاصل از مدل جهش یافته زبرافیش نشان داده که کاهش عملکرد *SHANK3* باعث کاهش بیان *mGluR5* اختلال در پلاستیسیته سیناپسی، و تغییرات در عملکرد سلول های انترواندوکراین سروتونین دار می شود، بدون آنکه ساختار نورونی یا روده ای به طور کلی آسیب ببیند. این یافته ها نشان می دهند که *SHANK3* نه تنها در عملکرد سیستم عصبی مرکزی، بلکه در تنظیم تعامل های نورون-اندوکراین در بافت های جانبی نیز اهمیت دارد. با توجه به تشابه مسیرهای نوروسیناپسی در طيور، این داده ها می توانند اهمیت *SHANK3* در توسعه عصبی و عملکرد سلولی در جوجه های گوشتی را نشان دهند (James et al., 2019). ژن *NSF* یک *ATPase* محافظت شده در یوکاریوت ها است که نقش مرکزی در چرخه وزیکول های سیناپسی بین اگزوسیتوز و اندوسیتوز، آزادسازی ناقل های عصبی و پلاستیسیته سیناپسی دارد. این پروتئین با استفاده از انرژی حاصل از هیدرولیز *ATP* به بازایی و چرخه دهی وزیکول های حامل ناقل های عصبی کمک می کند. علاوه بر این، *NSF* می تواند تعامل مستقیم با گیرنده های نوروترنسمیتر از جمله *AMPA* داشته باشد، که بر تنظیم پلاستیسیته و انتقال سیناپسی اثر می گذارد؛ اختلال در عملکرد *NSF* نیز با بیماری های عصبی متعدد مرتبط است و اهمیت آن در فیزیولوژی نورون ها را نشان می دهد (Yang et al., 2024; Beckers et al., 1989).

مطالعه‌ای در زمینه پویش کل ژنوم GWAS در جوجه‌های Chengkou Mountain چندین SNP مرتبط با مقاومت در برابر ویروس لوکوئوز زیرگروه J (ALV-J) را شناسایی کرد که از جمله آن‌ها ژن *DLG2* بود. تحلیل‌های غنی‌سازی عملکردی نشان داد که *DLG2* به همراه سایر ژن‌های کاندید در مسیرهای مرتبط با تنظیم پاسخ ایمنی، اتصال سلولی و کنترل فرآیندهای تومورزایی نقش دارد، که نشان می‌دهد تغییرات در این ژن ممکن است پاسخ میزبان به عفونت ALV-J و تفاوت‌های فنوتیپی در مقاومت یا حساسیت نسبت به ویروس را در جمعیت‌های طیور تحت تأثیر قرار دهد (Li et al., 2025).

در مجموع، غنی‌شدگی مسیر GO:0035255 و مشارکت ژن‌های *SHANK3*، *NSF* و *DLG2* نشان می‌دهد که این شبکه‌های مولکولی نه تنها در انتقال سریع گلوتامات و پایداری سیناپسی نقش دارند، بلکه می‌توانند بر پاسخ‌های سلولی نورونی، پلاستیسیته سیناپسی و پاسخ ایمنی-عصبی نیز تأثیر بگذارند، که این موضوع از اهمیت بالایی در درک عملکرد عصبی و سازگاری در طیور گوشتی برخوردار است.



شکل ۴- آنولوژی ژن‌های مرتبط با نشانه‌های انتخاب شناسایی شده.

Figure 3- Gene Ontology of genes associated with identified selection signatures.

نتیجه‌گیری کلی

تحلیل‌های ژنتیکی و ساختاری شامل PCA درخت فیلوژنتیک و ADMIXTURE نشان داد که سویه‌های جوجه گوشتی راس ۳۰۸، فرانسوی و آمریکایی دارای تمایز ژنتیکی قابل توجه هستند، به‌طوری که تفاوت‌های بین جمعیتی و درون جمعیتی با وضوح قابل توجهی مشخص شد. این تمایز بازتاب‌دهنده اثرات ترکیبی برنامه‌های اصلاح نژادی، اشتراک لاین‌های اجدادی و اختلاط جمعیتی است. نشانه‌های انتخاب درون جمعیتی iHS و بین جمعیتی Rsb مسیرهای ژنتیکی متعددی را برجسته کردند که تحت انتخاب در طی اهلی‌سازی و برنامه‌های اصلاح نژادی قرار داشته‌اند. ژن‌های شناسایی شده در چند گروه عملکردی کلیدی قرار می‌گیرند؛ رشد و متابولیسم لیپید و انرژی *OSBPL8*، *LRP1B*، *CRYM*، *PEX14*، توسعه بافتی و جنینی *GRHL3*، *RERE*، *DLG2* و تشکیل لایه‌های شبکه‌ای و ساختار سلولی *DSCAML1*، *PTPRM*، *LARGE1* علاوه بر این، ژن‌های پیش‌بینی شده و ناشناخته نشان‌دهنده نواحی ژنومی مهم با پتانسیل اثرات اقتصادی و تطبیقی هستند. این یافته‌ها نشان می‌دهند که اهلی‌سازی و انتخاب مصنوعی نه

تنها تغییرات فنوتیپی در رشد، توسعه بافتی و متابولیسم را شکل داده‌اند، بلکه مسیرهای مولکولی حیاتی مرتبط با توسعه عصبی، تکوین جنینی، ساختار سلولی و عملکرد سیستم ایمنی را نیز تحت تأثیر قرار داده‌اند.

جوجه‌های گوشتی مورد مطالعه سال‌ها تحت برنامه‌های اصلاح نژاد هدفمند قرار داشته‌اند و شناسایی ژن‌ها و صفات تحت انتخاب در آن‌ها می‌تواند پایه‌ای علمی برای بهینه‌سازی برنامه‌های اصلاح نژاد در جوجه‌های گوشتی تجاری داخل کشور نظیر آرین فراهم کند. اطلاعات حاصل از این مطالعه به محققان امکان می‌دهد صفات رشد، متابولیسم، کیفیت گوشت، سلامت و عملکرد تولیدی را به صورت هدفمند انتخاب و کنترل کنند، مسیرهایی را که تحت انتخاب قرار دارند شناسایی کنند و با بهره‌گیری از ژن‌های کلیدی، برنامه‌های اصلاح نژادی کارآمدتر و سریع‌تر طراحی کنند.

سپاسگزاری

این پژوهش با حمایت دانشگاه فردوسی مشهد انجام شده است.

مراجع

- Abdelmanova, A. S., Dotsev, A. V., Romanov, M. N., Stanishevskaya, O. I., Gladyr, E. A., Rodionov, A. N., Vetokh, A. N., Volkova, N. A., Fedorova, E. S., Gusev, I. V., Griffin, D. K., Brem, G., & Zinovieva, N. A. (2021). Unveiling Comparative Genomic Trajectories of Selection and Key Candidate Genes in Egg-Type Russian White and Meat-Type White Cornish Chickens. *Biology*, 10(9), 876. <https://doi.org/10.3390/biology10090876>
- Akter, S., Das, S.C., Chowdhury, M.K., Tactacan, G., Dey, B., Lahiry, A., Afrin, A., Ahmed, T. and Rahman, S., 2022. Influence of Dietary Protease on Growth Performance and Carcass Yield of Indian River Meat Broiler Chickens. *European Journal of Agriculture and Food Sciences*, 4(6), pp.42-48. <https://doi.org/10.24018/ejfood.2022.4.6.563>
- Alipanah M, Gharari F, Mazloom SM. 2025. Comparison of selection signatures among five meat sheep breeds. *Small Rumin. Res*, 249(December 2024), 107524. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2025.107524>
- Alipanah M, Mazloom SM, Gharari F. 2024. Detection of selective sweep in European wild sheep breeds. *3 Biotech*, 14(4), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s13205-024-03964-1>
- Almeida, O.A.C., Moreira, G.C.M., Rezende, F.M., Boschiero, C., de Oliveira Peixoto, J., Ibelli, A.M.G., Ledur, M.C., de Novais, F.J. and Coutinho, L.L. (2019). Identification of selection signatures involved in performance traits in a paternal broiler line. *BMC genomics*, 20(1), 449.
- Aoki-Kinoshita, K., & Kanehisa, M. (2007). KEGG Primer: An introduction to pathway analysis using KEGG, doi: 10.1038/pid. 2007.2. *NCI-Nature Pathway Interaction Database*.
- Aromolaran, K. A., Benzow, K. A., Cribbs, L., Koob, M. D., & Piedras-Renteria, E. S. (2009). Kelch-like 1 protein up-regulates T-type currents by an actin-F dependent increase in $\alpha 1H$ channels via the recycling endosome. *Channels*, 3(6), 402-412. <https://doi.org/10.4161/chan.3.6.9858>
- Atia, Y. A., Al-Harthi, M. A., & Sh. Elnaggar, A. (2018). Productive, physiological and immunological responses of two broiler strains fed different dietary regimens and exposed to heat stress. *Italian Journal of Animal Science*, 17(3), 686-697. <https://doi.org/10.1080/1828051X.2017.1416961>
- Beaslas, O., Metso, J., Nissilä, E., Laurila, P.P., Kaiharju, E., Batchu, K.C., Kaipainen, L., Mäyränpää, M.I., Yan, D., Gylling, H. and Jauhiainen, M., 2013. Osbpl8 deficiency in mouse causes an elevation of high-density lipoproteins and gender-specific alterations of lipid metabolism. *PloS one*, 8(3), e58856. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0058856>
- Beckers, C.J., Block, M.R., Glick, B.S., Rothman, J.E. and Balch, W.E., 1989. Vesicular transport between the endoplasmic reticulum and the Golgi stack requires the NEM-sensitive fusion protein. *Nature*, 339(6223), pp.397-398.

- Bello, S. F., Lawal, R. A., Adeola, A. C., & Nie, Q. (2023). The study of selection signature and its applications on identification of candidate genes using whole genome sequencing data in chicken—a review. *Poultry science*, 102(6), 102657. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2023.102657>
- Benbarche, S., Pineda, J.M.B., Galvis, L.B., Biswas, J., Liu, B., Wang, E., Zhang, Q., Hogg, S.J., Lyttle, K., Dahi, A. and Lewis, A.M. (2024). GPATCH8 modulates mutant SF3B1 mis-splicing and pathogenicity in hematologic malignancies. *Molecular cell*, 84(10), 1886-1903. <https://doi.org/10.1016/j.molcel.2024.04.006>
- Benyi, K., Acheampong-Boateng, O., Norris, D., & Ligaraba, T. J. (2010). Response of Ross 308 and Hubbard broiler chickens to feed removal for different durations during the day. *Tropical Animal Health and Production*, 42(7), 1421-1426.
- Boschiero, C., Moreira, G. C. M., Gheyas, A. A., Godoy, T. F., Gasparin, G., Mariani, P. D. S. C., Paduan, M., Cesar, A.S.M., Ledur, M.C. and Coutinho, L.L. (2018). Genome-wide characterization of genetic variants and putative regions under selection in meat and egg-type chicken lines. *BMC genomics*, 19(1), 83. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4444-0>
- Bu L, Wang Y, Tan L, Wen Z, Hu X, Zhang Z, Zhao Y. Haplotype analysis incorporating ancestral origins identified novel genetic loci associated with chicken body weight using an advanced intercross line. *Genet Sel Evol.* 2024 Dec 20;56(1):78. doi: 10.1186/s12711-024-00946-y.
- Chabault, M., Baéza, E., Gigaud, V., Chartrin, P., Chapuis, H., Boulay, M., Arnould, C., D'Abbadie, F., Berri, C. and Le Bihan-Duval, E. (2012). Analysis of a slow-growing line reveals wide genetic variability of carcass and meat quality-related traits. *BMC genetics*, 13(1), 90.
- Cheema, M. A., Qureshi, M. A., & Havenstein, G. B. (2003). A comparison of the immune profile of commercial broiler strains when raised on marginal and high protein diets. *International Journal of Poultry Science*, 2(5), 300-312.
- Ebong, U. N., Sam, I. M., Essien, C. A., & Okon, L. S. (2023). Estimation of carcass yield from morphometric traits of ROSS 308 strain of broiler chicken raised in humid zone of Nigeria. *AKSU Journal of Agriculture and Food Sciences*, 7(2), 52-61. <http://dx.doi.org/10.61090/aksuja.2023.009>.
- Enright, J. M., Lawrence, K. A., Hadzic, T., & Corbo, J. C. (2015). Transcriptome profiling of developing photoreceptor subtypes reveals candidate genes involved in avian photoreceptor diversification. *Journal of Comparative Neurology*, 523(4), 649-668. <https://doi.org/10.1002/cne.23702>
- Fu, W., Lee, W. R., & Abasht, B. (2016). Detection of genomic signatures of recent selection in commercial broiler chickens. *BMC Genomic Data*. <https://doi.org/10.1186/s12863-016-0430-1>
- Gouveia, J. J. D. S., Silva, M. V. G. B. D., Paiva, S. R., & Oliveira, S. M. P. D. (2014). Identification of selection signatures in livestock species. *Genetics and molecular biology*, 37, 330-342. <https://doi.org/10.1590/S1415-47572014000300004>
- Grewal, P. K., McLaughlan, J. M., Moore, C. J., Browning, C. A., & Hewitt, J. E. (2005). Characterization of the LARGE family of putative glycosyltransferases associated with dystroglycanopathies. *Glycobiology*, 15(10), 912-923.
- Haas, J., Beer, A.G., Widschwendter, P., Oberdanner, J., Salzmann, K., Sarg, B., Lindner, H., Herz, J., Patsch, J.R. and Marschang, P., (2011). LRP1b shows restricted expression in human tissues and binds to several extracellular ligands, including fibrinogen and apoE-carrying lipoproteins. *Atherosclerosis*, 216(2), 342-347. <https://doi.org/10.1016/j.atherosclerosis.2011.02.030>
- Hailemariam, K., Iwasaki, K., Huang, B. W., Sakamoto, K., & Tsuji, Y. (2010). Transcriptional regulation of ferritin and antioxidant genes by HIPK2 under genotoxic stress. *Journal of cell science*, 123(22), 3863-3871. doi: 10.1242/jcs.073627.
- Han, S., Cui, C., Zhao, X., Zhang, Y., Zhang, Y., Zhao, J., ... & Yin, H. (2022). Filamin C regulates skeletal muscle atrophy by stabilizing dishevelled-2 to inhibit autophagy and mitophagy. *Molecular Therapy Nucleic Acids*, 27, 147-164. <https://doi.org/10.1016/j.omtn.2021.11.022>.
- Havenstein, G. B., Ferket, P. R., & Qureshi, M. A. (2003). Growth, livability, and feed conversion of 1957 versus 2001 broilers when fed representative 1957 and 2001 broiler diets. *Poultry science*, 82(10), 1500-1508. <https://doi.org/10.1093/ps/82.10.1500>.

Hudson, N. J., et al. (2017). Data compression can discriminate broilers by selection line, detect haplotypes, and estimate genetic potential for complex phenotypes. *Poultry Science*. <https://doi.org/10.3382/ps/pex151>

James, D.M., Kozol, R.A., Kajiwar, Y., Wahl, A.L., Storrs, E.C., Buxbaum, J.D., Klein, M., Moshiree, B. and Dallman, J.E. (2019). Intestinal dysmotility in a zebrafish (*Danio rerio*) shank3a; shank3b mutant model of autism. *Molecular autism*, 10(1), 3.

Johnsson, M., Henriksen, R., Höglund, A., Fogelholm, J., Jensen, P., & Wright, D. (2018). Genetical genomics of growth in a chicken model. *BMC genomics*, 19(1), 72. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-4441-3>

Kim, B. J., & Scott, D. A. (2014). Mouse model reveals the role of RERE in cerebellar foliation and the migration and maturation of Purkinje cells. *PLoS One*, 9(1), e87518. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0087518>

Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular biology and evolution*, 35(6), 1547-1549. doi:10.1093/molbev/msy096

Li, Y., Tan, M., Yang, G., Xu, Q., Wang, Q., Wang, H., & Lan, X. (2025). *Identification of resistance loci to avian leukosis via genome-wide association analysis in Chengkou Mountain chickens*. *Animals*, 15(10), 1365. <https://doi.org/10.3390/ani15101365>

Madrid, K. P., & Jardim, A. (2005). The *Leishmania donovani* PEX5-PEX14 Association Involves a Novel Protein-Protein Interaction Motif. *Biochem. J.*, 391, 105-114.

Mastrangelo, S., Ben-Jemaa, S., Perini, F., Cendron, F., Biscarini, F., Lasagna, E., Penasa, M. and Cassandro, M., 2023. Genome-wide mapping of signatures of selection using a high-density array identified candidate genes for growth traits and local adaptation in chickens. *Genetics Selection Evolution*, 55(1), p.20.

Mayahi, M., Talazadeh, F., & Abdolshah, M. (2016). Effect of genetic strains (Ross 308, Cobb 500 and Hubbard F15) on immune response against Newcastle disease vaccine in broiler chickens. <https://doi.org/10.15171/ijep.2016.18>

Moghadam, M., Zerehdaran, S., Banabazi, M. H., & Javadmanesh, A. (2023). Identification of SNP markers related to important traits for Iranian native sheep using selection signature. *Journal of Ruminant Research*, 11(4), 73-92. <https://doi.org/10.22069/ejrr.2023.21393.1897>

Nie, C., Almeida, P., Jia, Y., Bao, H., Ning, Z., & Qu, L. (2019). Genome-wide single-nucleotide polymorphism data unveil admixture of Chinese indigenous chicken breeds with commercial breeds. *Genome biology and evolution*, 11(7), 1847-1856. <https://doi.org/10.1093/gbe/evz128>.

Nielsen R. Molecular signatures of natural selection. *Annu Rev Genet.* 2005;39:197–218. doi: 10.1146/annurev.genet.39.073003.112420.

Okada, T., McIlpatrick, S., Hin, N., Aryamanesh, N., Breen, J., & St. John, J. C. (2022). Mitochondrial supplementation of *Sus scrofa* metaphase II oocytes alters DNA methylation and gene expression profiles of blastocysts. *Epigenetics & Chromatin*, 15(1), 12.

Perissinotti, P. P., Ethington, E. A., Almazan, E., Martínez-Hernández, E., Kalil, J., Koob, M. D., & Piedras-Rentería, E. S. (2015). Calcium current homeostasis and synaptic deficits in hippocampal neurons from *Kelch-like 1* knockout mice. *Frontiers in Cellular Neuroscience*, 8, 444.

Price, A. L., Patterson, N. J., Plenge, R. M., Weinblatt, M. E., Shadick, N. A., & Reich, D. (2006). Principal components analysis corrects for stratification in genome-wide association studies. *Nature genetics*, 38(8), 904-909. DOI: 10.1038/ng1847.

Príncipe, C., Dionísio de Sousa, I. J., Prazeres, H., Soares, P., & Lima, R. T. (2021). LRP1B: a giant lost in cancer translation. *Pharmaceutics*, 14(9), 836.

Proszkowiec-Weglarz, M., Higgins, S. E., & Porter, T. E. (2011). Changes in gene expression during pituitary morphogenesis and organogenesis in the chick embryo. *Endocrinology*, 152(3), 989-1000. <https://doi.org/10.1210/en.2010-1021>.

- Purcell, S., Neale, B., Todd-Brown, K., Thomas, L., Ferreira, M.A., Bender, D., Maller, J., Sklar, P., De Bakker, P.I., Daly, M.J. and Sham, P.C., 2007. PLINK: a tool set for whole-genome association and population-based linkage analyses. *The American journal of human genetics*, 81(3), 559-575.
- Qanbari, S., Rubin, C.J., Maqbool, K., Weigend, S., Weigend, A., Geibel, J., Kerje, S., Wurmser, C., Peterson, A.T., Brisbin Jr, I.L. and Preisinger, R., 2019. Genetics of adaptation in modern chicken. *PLoS genetics*, 15(4), e1007989. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1007989>
- Qin, H., Wang, J., Jia, X., Zhi, Y., Sun, L., Zhang, J., Wang, J. and Lu, Y., (2025). Quantitative proteomics analysis of chicken embryos reveals key proteins that affect right gonadal degeneration in females. *Proteomics*, 25(13), 2200428.
- Romanov, M.N., Shakhin, A.V., Abdelmanova, A.S., Volkova, N.A., Efimov, D.N., Fisinin, V.I., Korshunova, L.G., Anshakov, D.V., Dotsev, A.V., Griffin, D.K. and Zinovieva, N.A. (2024). Dissecting selective signatures and candidate genes in grandparent lines subject to high selection pressure for broiler production and in a local Russian chicken breed of Ushanka. *Genes*, 15(4), 524.
- Rostamzadeh Mahdabi, E., Esmailzadeh, A., Ayatollahi Mehrgardi, A., & Asadi Fozi, M. (2021). A genome-wide scan to identify signatures of selection in two Iranian indigenous chicken ecotypes. *Genetics Selection Evolution*, 53(1), 72. DOI: 10.1038/ng1847.
- Sabeti PC, Schaffner SF, Fry B, Lohmueller J, Varilly P, Shamovsky O, et al. Positive natural selection in the human lineage. *Science*. 2006; 312:1614–1620. doi: 10.1126/science.1124309.
- Sabeti, P.C., Varilly, P., Fry, B., Lohmueller, J., Hostetter, E., Cotsapas, C., Xie, X., Byrne, E.H., McCarroll, S.A., Gaudet, R. and Schaffner, S.F., 2007. Genome-wide detection and characterization of positive selection in human populations. *Nature*, 449(7164), pp.913-918.
- Salipante, S.J., Rojas, M.E., Korkmaz, B., Duan, Z., Wechsler, J., Benson, K.F., Person, R.E., Grimes, H.L. and Horwitz, M.S. (2009). Contributions to neutropenia from PFAAP5 (N4BP2L2), a novel protein mediating transcriptional repressor cooperation between Gfi1 and neutrophil elastase. *Molecular and cellular biology*, 29(16), 4394-4405.
- Seko, D., Ogawa, S., Li, T. S., Taimura, A., & Ono, Y. (2016). μ -Crystallin controls muscle function through thyroid hormone action. *The FASEB Journal*, 30(5), 1733-1740. <https://doi.org/10.1096/fj.15-280933>
- Si, L., Yu, D., Kihara, D., & Fang, Y. (2008). Combining gene sequence similarity and textual information for gene function annotation in the literature. *Information Retrieval*, 11(5), 389-404.
- Stainton, J. J., Charlesworth, B., Haley, C. S., Kranis, A., Watson, K., & Wiener, P. (2017). Use of high-density SNP data to identify patterns of diversity and signatures of selection in broiler chickens. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 134(2), 87-97. <https://doi.org/10.1111/jbg.12228>
- Taheri, S., Saedi, N., Zerehdaran, S., & Javadmanesh, A. (2023). Identification of selection signatures in *Capra hircus* and *Capra aegagrus* in Iran. *Animal Science Journal*, 94(1), e13864.
- Taheri, S., Zerehdaran, S., & Javadmanesh, A. (2022). Genetic diversity in some domestic and wild sheep and goats in Iran. *Small Ruminant Research*, 209, 106641. <https://doi.org/10.1016/j.smallrumres.2022.106641>
- Tang, K., Thornton, K. R., & Stoneking, M. (2007). A new approach for using genome scans to detect recent positive selection in the human genome. *PLoS biology*, 5(7), e171.
- Ting, S.B., Wilanowski, T., Auden, A., Hall, M., Voss, A.K., Thomas, T., Parekh, V., Cunningham, J.M. and Jane, S.M. (2003). Inositol-and folate-resistant neural tube defects in mice lacking the epithelial-specific factor Grhl-3. *Nature medicine*, 9(12), 1513-1519.
- Vilhais-Neto, G. C., Maruhashi, M., Smith, K. T., Vasseur-Cognet, M., Peterson, A. S., Workman, J. L., & Pourquié, O. (2010). Rere controls retinoic acid signalling and somite bilateral symmetry. *Nature*, 463(7283), 953-957.
- Voight, B. F., Kudaravalli, S., Wen, X., & Pritchard, J. K. (2006). A map of recent positive selection in the human genome. *PLoS biology*, 4(3), e72.

Wu, M.Y., Forcina, G., Low, G.W., Sadanandan, K.R., Gwee, C.Y., van Grouw, H., Wu, S., Edwards, S.V., Baldwin, M.W. and Rheindt, F.E. (2023). Historic samples reveal loss of wild genotype through domestic chicken introgression during the Anthropocene. *PLoS Genetics*, 19(1), e1010551. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1010551>

Wu, Y. L., & Gong, Z. (2004). A novel zebrafish kelchlike gene klhl and its human ortholog KLHL display conserved expression patterns in skeletal and cardiac muscles. *Gene*, 338(1), 75-83.

Yang, J., Kong, L., Zou, L., & Liu, Y. (2024). The role of synaptic protein NSF in the development and progression of neurological diseases. *Frontiers in Neuroscience*, 18, 1395294. <https://doi.org/10.3389/fnins.2024.1395294>

Yu, Z., Lin, K.K., Bhandari, A., Spencer, J.A., Xu, X., Wang, N., Lu, Z., Gill, G.N., Roop, D.R., Wertz, P. and Andersen, B., (2006). The Grainyhead-like epithelial transactivator Get-1/Grhl3 regulates epidermal terminal differentiation and interacts functionally with LMO4. *Developmental biology*, 299(1), 122-136. doi: 10.1016/j.ydbio.2006.07.015.

Zhang, J., Nie, C., Li, X., Ning, Z., Chen, Y., Jia, Y., Han, J., Wang, L., Lv, X., Yang, W. and Qu, L. (2020). Genome-wide population genetic analysis of commercial, indigenous, game, and wild chickens using 600K SNP microarray data. *Frontiers in genetics*, 11, 543294. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.543294>.

Zhang, X., Song, H., Liu, J., Zhang, W., Yan, X., Li, H., & Wang, N. (2017). *Identification and analysis of ZFPM2 as a target gene of miR-17-92 cluster in chicken*. *Hereditas* (Beijing), 39(4), 333-345. <https://doi.org/10.16288/j.yczz.16-425>

Zhang, Y., Yang, X., Gui, B., Xie, G., Zhang, D., Shang, Y., & Liang, J. (2011). Corepressor protein CDYL functions as a molecular bridge between polycomb repressor complex 2 and repressive chromatin mark trimethylated histone lysine 27. *Journal of Biological Chemistry*, 286(49), 42414-42425. <https://doi.org/10.1074/jbc.M111.271064>

Zhang, Y., Zhao, H., Ji, R., Li, J., Zhu, G., Wang, S., Ge, J., Wang, J. and Geng, T. (2025). Screening of polymorphic loci in candidate genes for colobomus eyelid and their application in phenotypic purification of geese. *Poultry Science*, 105827. <https://doi.org/10.1016/j.psj.2025.105827>

Zhu, Q., Jiang, F., Song, Y., Lu, L., He, F., Huang, S., Huang, Z., Yao, J., Lei, N., Huang, J. and Lu, S. (2023). Small noncoding RNA dysregulation is implicated in manganism in a rat model of methylcyclopentadienyl manganese tricarbonyl-induced unrepaired striatum damage. *The Journal of Toxicological Sciences*, 48(10), 535-546. <https://doi.org/10.2131/jts.48.535>