

АКТУАЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ ЦИТОГЕНОМИКИ, ОРГАНИЗАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ ГЕНОМОВ И ХРОМОСОМ У ПТИЦ

Романов М.Н.,^{1,2} Трухина А.В.,³
Смирнов А.Ф.,³ Гриффин Д.К.²

¹ФГБОУ ВО «Московская государственная академия ветеринарной медицины и биотехнологии – МВА имени К.И. Скрябина», Москва, Россия;

²Университет Кента, Кентербери, Великобритания;

³ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург, Россия

E-mail: m.romanov@kent.ac.uk

Аннотация

В обзоре освещены основные вопросы, касающиеся цитогеномики птиц (класс *Aves*), включая особую организацию и эволюцию их генома и хромосом.

Ключевые слова: птицы, *Aves*, цитогеномика, организация генома, хромосомы, эволюция

Введение

Проблемы организации, функции и эволюции геномов птиц чрезвычайно актуальны, и не только потому, что птицы являются, наряду с млекопитающими, теплокровными животными [14]. Они относятся к классу *Aves* и характеризуются большим числом видов (10500) – наибольшим среди тетрапод. Эти виды обладают относительно небольшим и постоянным геномом с таким же мало изменчивым кариотипом с преобладанием микрохромосом.

Цель настоящего обзора – дать краткое описание геномной организации и хромосом птиц.

Общая организация геномов птиц

Геном птиц характеризуется сравнительно небольшим и довольно постоянным размером в 1–2 Gb. Еще одна характерная особенность птичьих геномов малая изменчивость кариотипа с

общим диплоидным числом хромосом $2n=70-78$, большую часть которых составляют крошечные микрохромосомы размером 0,3–3 микрона [19].

Кариотип курицы (*Gallus gallus*), классического модельного объекта в биологии [10], значительно более консервативен, чем, например, млекопитающих, и имеет диплоидное число хромосом $2n=78$. Гаплоидный геном курицы содержит около $1,2 \times 10^9$ п. н. (или 1,2 Gb). Это в 2,75 раза меньше, чем у млекопитающих, и соответствует лишь 39% человеческого генома [19].

Курица до недавнего времени была единственным представителем птиц с секвенированным геномом, опубликованным в 2004 году [18] и являющимся референсным в геномных браузерах и базах данных [46]. На основе генома курицы описан ряд принципиальных особенностей организации генетического аппарата птиц. Установлено, что 10–20% их генома составляют повторы – в отличие от 30–50% у млекопитающих. Среди интерсперсных повторов, которые составляют 9–11% генома курицы, отсутствуют блоки SINE-класса – единственный случай среди позвоночных. В то же время присутствуют тяжелые изомеры типа H4, не наблюдаемые у других объектов исследований.

По данным Международного консорциума по секвенированию куриного генома (International Chicken Genome Sequencing Consortium) [18], микрохромосомы составляют 18% генома самки *Gallus gallus* и содержат 31% генов этого вида. Всего у курицы идентифицировано около 18000 предсказанных генов по сравнению с 23000 у человека. Степень рекомбинации в микрохромосомах равно 6,4 сМ/Мб, а в макрохромосомах – 2,8 сМ/Мб, в то время как у большинства млекопитающих этот показатель находится на уровне 1–2 сМ/Мб. Микрохромосомы обогащены CpG-островками и тяжелыми изомерами, а также рано реплицируются в S-фазе.

У курицы описано три класса теломерных повторов. Самые большие из них до 2 Мб встречаются только у птиц (например, [8,50]).

Секвенирование геномов птиц

Позднее появились данные о секвенировании генома не только *Gallus gallus*, но и зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*) и индейки (*Meleagris gallopavo*). Получены также результаты частичной расшифровки генетического аппарата таких видов, как мухоловка-белошейка (*Ficedula albicollis*), большой земляной вьюрок (*Geospiza magnirostris*), средний земляной вьюрок (*Geospiza fortis*), пуэрториканский амазон (*Amazona vittata*), сизый голубь (*Columba livia*) и др. (табл. 1). При этом были предложены эффективные методы сборки новых последовательностей геномов птиц, используя цитогенетическую информацию [9,25].

Под эгидой геномного проекта «Genome 10K» первоначально предполагалось увеличить количество секвенированных геномов птиц до 1000 [11,12]. Однако, очень скоро было объявлено о планах секвенировать все существующие 10500 видов птиц [54]. Проект «Bird 10K» был инициирован в 2015 году Консорциумом птичьей филогеномики (Avian Phylogenomics Consortium), который запланировал создание черновых последовательностей геномов в течение пяти лет. При этом данные по секвенированию и дополнительные сведения о морфологических, физиологических, экологических и поведенческих характеристиках каждого вида птиц будут использоваться для исследований эволюции, экологии, популяционной генетики, нейробиологии, развития и сохранения птиц. Они также могут быть полезны для исследования инфекций, передающихся от животных человеку, таких как птичий грипп. На основе этой информации можно будет построить геномное древо жизни современных птиц, а также выяснить связи между их генотипами и фенотипами, генетические, эволюционные и биогеографические взаимосвязи между видами. Предполагается также оценить биоразнообразие птиц и влияние экологических факторов (включая антропогенные) на их эволюцию.

На первом этапе этого проекта были секвенированы представители 34 отрядов птиц [52]. На втором этапе планируется осуществить секвенирование на уровне около 240 семейств, на

третьей фазе – для 2250 родов и на четвертой этапе – для оставшихся 8000 видов.

Можно констатировать, что прогресс в секвенировании, клонировании геномов и молекулярно-цитогенетических приемах создал реальные предпосылки для последующего развития сравнительной и эволюционной цитогеномики птиц [3,9,13,14,37,44,53].

Таблица 1

**Перечень секвенированных геномов птиц
в базе данных NCBI (по состоянию 09.08.2021 г.)**

| № п/п | Вид | Латинское название | Отряд | Число хромосом в геномной сборке | Идентификатор генома в базе данных NCBI | Геном митохондрии |
|-------|----------------------------------|--------------------------------|--------------------|----------------------------------|---|-------------------|
| 1 | Американский аист | <i>Ciconia maguari</i> | Аистообразные | 31 | 92799 | секвенирован |
| 2 | Калифорнийский кондор | <i>Gymnogyps californianus</i> | Американские грифы | 30 | 730 | – |
| 3 | Американская пищуха | <i>Certhia americana</i> | Воробьинообразные | 24 | 103027 | – |
| 4 | Белая трясогузка | <i>Motacilla alba</i> | Воробьинообразные | 31 | 43097 | секвенирован |
| 5 | Белогрудая гологлазая муравьянка | <i>Rhegmatornis hoffmannsi</i> | Воробьинообразные | 35 | 92741 | – |
| 6 | Большая синица | <i>Parus major</i> | Воробьинообразные | 31 | 12863 | секвенирован |
| 7 | Буроголовый коровий трупиал | <i>Molothrus ater</i> | Воробьинообразные | 34 | 88920 | – |
| 8 | Галка | <i>Coloeus monedula</i> | Воробьинообразные | 29 | 93095 | – |
| 9 | Деревенская ласточка | <i>Hirundo rustica</i> | Воробьинообразные | 39 | 73420 | – |

| № п/п | Вид | Латинское название | Отряд | Число хромосом в геномной сборке | Идентификатор генома в базе данных NCBI | Геном митохондрии |
|-------|----------------------------------|-------------------------------|-------------------|----------------------------------|---|-------------------|
| 10 | Домовый воробей | <i>Passer domesticus</i> | Воробьинообразные | 30 | 17653 | секвенирован |
| 11 | Дрозд Свенсона | <i>Catharus ustulatus</i> | Воробьинообразные | 43 | 86530 | секвенирован |
| 12 | Желтогорлый певун | <i>Geothlypis trichas</i> | Воробьинообразные | 34 | 86337 | – |
| 13 | Зарянка | <i>Erithacus rubecula</i> | Воробьинообразные | 33 | 92589 | – |
| 14 | Зебровая амадина | <i>Taeniopygia guttata</i> | Воробьинообразные | 41 | 367 | секвенирован |
| 15 | Зяблик | <i>Fringilla coelebs</i> | Воробьинообразные | 30 | 34546 | – |
| 16 | Малый древесный вьюрок | <i>Camarhynchus parvulus</i> | Воробьинообразные | 31 | 84210 | – |
| 17 | Миртовый лесной певун | <i>Setophaga coronata</i> | Воробьинообразные | 31 | 46404 | секвенирован |
| 18 | Мухоловка-белошейка | <i>Ficedula albicollis</i> | Воробьинообразные | 30 | 11872 | секвенирован |
| 19 | Новокаледонский ворон | <i>Corvus moneduloides</i> | Воробьинообразные | 36 | 85337 | секвенирован |
| 20 | Острохвостая бронзовая амадина | <i>Lonchura striata</i> | Воробьинообразные | 31 | 43765 | секвенирован |
| 21 | Острохвостый красноногий манакин | <i>Chiroxiphia lanceolata</i> | Воробьинообразные | 35 | 86579 | – |
| 22 | Прекрасный расписной малюр | <i>Malurus cyaneus</i> | Воробьинообразные | 25 | 86232 | секвенирован |
| 23 | Садовая славка | <i>Sylvia borin</i> | Воробьинообразные | 37 | 92826 | – |

| № п/п | Вид | Латинское название | Отряд | Число хромосом в геномной сборке | Идентификатор генома в базе данных NCBI | Геном митохондрии |
|-------|-----------------------------|--------------------------------|-------------------|----------------------------------|---|-------------------|
| 24 | Серая ворона | <i>Corvus cornix</i> | Воробьинообразные | 29 | 18230 | секвенирован |
| 25 | Стрелок | <i>Acanthisitta chloris</i> | Воробьинообразные | 38 | 32002 | секвенирован |
| 26 | Черноголовая славка | <i>Sylvia atricapilla</i> | Воробьинообразные | 35 | 8421 | – |
| 27 | Черногорлый цветолок | <i>Diglossa brunneiventris</i> | Воробьинообразные | 31 | 103900 | – |
| 28 | Черношапочная гаичка | <i>Poecile atricapillus</i> | Воробьинообразные | 19 | 33953 | секвенирован |
| 29 | Обыкновенная горлица | <i>Streptopelia turtur</i> | Голубеобразные | 33 | 81804 | – |
| 30 | Сизый голубь | <i>Columba livia</i> | Голубеобразные | 29 | 10719 | секвенирован |
| 31 | Американская савка | <i>Oxyura jamaicensis</i> | Гусеобразные | 34 | 87936 | секвенирован |
| 32 | Африканский блестящий чирок | <i>Nettapus auritus</i> | Гусеобразные | 34 | 87938 | секвенирован |
| 33 | Крапчатая утка | <i>Stictonetta naevosa</i> | Гусеобразные | 34 | 87939 | секвенирован |
| 34 | Кряква (домашняя утка) | <i>Anas platyrhynchos</i> | Гусеобразные | 41 | 2793 | секвенирован |
| 35 | Лебедь-шипун | <i>Cygnus olor</i> | Гусеобразные | 36 | 38225 | секвенирован |
| 36 | Мускусная утка | <i>Cairina moschata</i> | Гусеобразные | 30 | 8552 | – |
| 37 | Хохлатая чернеть | <i>Aythya fuligula</i> | Гусеобразные | 36 | 33654 | секвенирован |
| 38 | Черноголовая утка | <i>Heteronetta atricapilla</i> | Гусеобразные | 34 | 87937 | секвенирован |

| № п/п | Вид | Латинское название | Отряд | Число хромосом в геномной сборке | Идентификатор генома в базе данных NCBI | Геном митохондрии |
|-------|--|---------------------------------|-----------------|----------------------------------|---|-------------------|
| 39 | Золотой шилоклювый дятел | <i>Colaptes auratus</i> | Дятлообразные | 12 | 96575 | – |
| 40 | Краснолобый медник | <i>Pogoniulus pusillus</i> | Дятлообразные | 46 | 96564 | секвенирован |
| 41 | Пушистый дятел | <i>Picoides pubescens</i> | Дятлообразные | 46 | 32059 | секвенирован |
| 42 | Восточный венценосный журавль | <i>Balearica regulorum</i> | Журавлеобразные | 37 | 17144 | секвенирован |
| 43 | Эму | <i>Dromaius novaehollandiae</i> | Казуарообразные | 31 | 123 | секвенирован |
| 44 | Хохлатая каринама | <i>Cariama cristata</i> | Кариамообразные | 52 | 31967 | секвенирован |
| 45 | Исполинский козодой | <i>Nyctibius grandis</i> | Козодоеобразные | 38 | 92333 | секвенирован |
| 46 | Обыкновенный козодой | <i>Caprimulgus europaeus</i> | Козодоеобразные | 37 | 101473 | – |
| 47 | Обыкновенная кукушка | <i>Cuculus canorus</i> | Кукушкообразные | 41 | 32170 | секвенирован |
| 48 | Банкивская джунглевая курица (домашняя курица) | <i>Gallus gallus</i> | Курообразные | 41 | 111 | секвенирован |
| 49 | Индейка | <i>Meleagris gallopavo</i> | Курообразные | 36 | 112 | секвенирован |
| 50 | Немой перепел (японский перепел) | <i>Coturnix japonica</i> | Курообразные | 29 | 113 | секвенирован |
| 51 | Обыкновенная цесарка | <i>Numida meleagris</i> | Курообразные | 30 | 14094 | секвенирован |

| № п/п | Вид | Латинское название | Отряд | Число хромосом в геномной сборке | Идентификатор генома в базе данных NCBI | Геном митохондрии |
|-------|---------------------------|--------------------------------|------------------|----------------------------------|---|-------------------|
| 52 | Волнистый попугайчик | <i>Melopsittacus undulatus</i> | Попугаеобразные | 32 | 10765 | секвенирован |
| 53 | Какапо | <i>Strigops habroptila</i> | Попугаеобразные | 25 | 75115 | секвенирован |
| 54 | Калита | <i>Myiopsitta monachus</i> | Попугаеобразные | 25 | 40151 | – |
| 55 | Синелобый амазон | <i>Amazona aestiva</i> | Попугаеобразные | 29 | 40915 | – |
| 56 | Абиссинский рогатый ворон | <i>Bucorvus abyssinicus</i> | Птицы-носороги | 41 | 86364 | – |
| 57 | Нубийская шурка | <i>Merops nubicus</i> | Ракшеобразные | 36 | 31978 | секвенирован |
| 58 | Гагарка | <i>Alca torda</i> | Ржанкообразные | 26 | 84534 | секвенирован |
| 59 | Золотистая ржанка | <i>Pluvialis apricaria</i> | Ржанкообразные | 38 | 100067 | секвенирован |
| 60 | Речная крачка | <i>Sterna hirundo</i> | Ржанкообразные | 27 | 66333 | секвенирован |
| 61 | Желтогорлый рябок | <i>Pterocles gutturalis</i> | Рябкообразные | 36 | 32063 | секвенирован |
| 62 | Кречет | <i>Falco rusticolus</i> | Соколообразные | 24 | 43830 | секвенирован |
| 63 | Сапсан | <i>Falco peregrinus</i> | Соколообразные | 19 | 132 | секвенирован |
| 64 | Степная пустельга | <i>Falco naumanni</i> | Соколообразные | 27 | 44448 | секвенирован |
| 65 | Калипта Анны | <i>Calypte anna</i> | Стрижеобразные | 33 | 32060 | секвенирован |
| 66 | Краснохотый турако | <i>Tauraco erythrolophus</i> | Туракообразные | 33 | 32247 | – |
| 67 | Красный фламинго | <i>Phoenicopterus ruber</i> | Фламингообразные | 33 | 31928 | – |

| № п/п | Вид | Латинское название | Отряд | Число хромосом в геномной сборке | Идентификатор генома в базе данных NCBI | Геном митохондрии |
|-------|--------|--------------------------|-----------------|----------------------------------|---|-------------------|
| 68 | Беркут | <i>Aquila chrysaetos</i> | Ястребообразные | 28 | 32031 | – |

Эволюция птичьих геномов

В 2014 году в рамках проекта по анализу генома птиц были изучены в сравнительном и эволюционном аспектах геномные последовательности 48 видов. Полученные данные касательно эволюции птиц были изложены в специальном номере журнала “Science” [52,53] и сопровождавшей этот выпуск серии других публикаций (например, [42]). Один из основных результатов этих исследований заключается в утверждении, что, несмотря на высокий консерватизм в этой группе высших позвоночных животных, обнаруживается множество ненейтральных эволюционных изменений как в кодирующих генах, так и некодирующих областях, коррелирующих с разными жизненными условиями различных видов птиц [52,53].

Отталкиваясь от шести наиболее хорошо изученных геномов, удалось воссоздать предполагаемый предковый кариотип динозавров [15,30–32,42]. При этом было возможно также восстановить структуру кариотипа общего предка птиц [30,42,44]. Кроме того, было продемонстрировано существование механизмов сохранения кариотипа и структуры генома в птичьей линии [42].

Степень эволюционной дивергенции между геномами близких и удаленных видов птиц можно также оценивать посредством ДНК-гибридизации с применением overgo-проб [26,35,36,38–40].

Хромосомы птиц и их эволюция

Изучение хромосом в инфраклассах бескилевых (Palaeognathae, устаревшее Ratitae) и новонебных (Neognathae) птиц связано, в первую очередь, с использованием метода флуоресцентной гибридизации *in situ* (FISH), микрохромосомных

красок и специфических ВАС-клонов [1,2,4,5,20,37,45], что позволило более детально описать микрохромосомы, плохо изученные даже у курицы.

С помощью FISH показано наличие более редких межхромосомных перестроек, например, у страуса и несколько более частые – в куриной линии [42]. Стоит также отметить работу, в которой описан особый микрохромосомный пул специальных красок, с помощью которого продемонстрировано четкое преобладание именно микрохромосомных перестроек по сравнению с макрохромосомными у ряда изученных видов птиц [23,24,41]. Однако, если брать большинство птичьих отрядов, то межхромосомные перестройки с участием микрохромосом в целом редкое явление у птиц [21].

При исследовании кариотипа бескилевых (или бегающих) птиц, в частности, у страуса и эму, именно для этого инфракласса описаны минимальная эволюционная изменчивость хромосом или даже ее отсутствие [6,29,42].

Рассмотрение хромосом новонебных птиц можно провести на примере изучения генома голубя (*C. livia*), а также представителей отряда ржанкообразных. Для голубя характерен типичный для птиц кариотип ($2n=80$). Эксперименты по Zoo-FISH (сравнительной гибридизации между хромосомами удаленных видов) с ДНК-пробами ржанковых свидетельствуют о консервативности крупных макрохромосом (1–4). При этом обращается внимание на происхождение средних макрохромосом в результате тандемных слияний микрохромосом [17].

Для птиц из отряда соколообразных (Falconiformes) характерно прежде всего уменьшение числа хромосом, в частности, до $2n=50$ у сапсана (*Falco peregrinus*). Такое снижение сопровождается тандемными слияниями микрохромосом с макрохромосомами [28].

Исследования хромосом у представителей отряда пингвинообразных (Sphenisciformes; ранее также известен как надотряд Impennes) характеризуются достаточной новизной ввиду немногочисленности классических цитогенетических работ на пингвинах. Так, показано, что у желтоглазого пингвина (*Megadyptes antipodes*) имеются 16 макрохромосом и многочисленные мик-

рохромосомы. Что касается половых хромосом, то Z-хромосома у этого вида четвертая по размеру, а W-хромосома несколько меньше [47]. Описано несколько приемов определения пола у этих птиц с использованием ПЦР и аллелей генов *CHD-Z* и *CHD-W* [34,55]. Молекулярно-цитогенетические исследования геномов пингвинов с использованием ВАС-клонов и FISH еще не предпринимались в широком масштабе.

Половые хромосомы и другие особенности

Для птиц характерен особый генетический вариант детерминации пола (GSD), принципиально отличный от такового у млекопитающих, с особым Z-хромосомным полоопределяющим геном *DMRT1* и гетерогаметным женским полом [48]. Роль W-хромосомы в этом процессе остается неясной, например, предполагается ее участие в эпигенетической регуляции активности гена *DMRT1* [27]. Нужно отметить, что у многих видов птиц и прежде всего у инфракласса Palaeognathae половые хромосомы гомоморфны, а гетероморфизм и появление гетероморфной микрохромосомы W характерны для инфракласса Neognathae [49]. Интересен и феномен неспецифического синапсиса половых хромосом в мейозе у новонепных [16]. Наличие в W-хромосоме генов, контролирующих пол, подразумевается, например, исходя из обнаружения самок ZZW у морского зуйка (*Charadrius alexandrinus*) [22] и предположения о наличии генного F-фактора, контролирующего работу полоопределяющих Z-хромосомных генов [33]. Общее число W-хромосомных генов оценивается как 28, а роль этих генов остается дискуссионной [7].

W-хромосомные пробы могут быть использованы в качестве метчиков дифференциации и гетерохроматизации этой микрохромосомы у птиц, включая бескилевых, для которых на данный момент имеются единичные работы [51]. Есть данные по генетике W-хромосомы курицы [7]. Проблема эволюционной структуры этой микрохромосомы, ее генетического содержания и участия в определении пола остается открытой.

Список литературы

1. Благовещенский И.Ю., Сазанова А.Л., Романов М.Н. и др. Цитогенетическая локализация генов на Z- и W-хромосомах птиц при помощи протяженных геномных клонов. Проблемы биологии, экологии, географии, образования: история и современность, 2008, с. 61.
2. Благовещенский И.Ю., Сазанова А.Л., Стекольников В.А., Фомичев К.А., Баркова О.Ю., Романов М.Н. и др. Изучение псевдоаутосомных и граничащих с ними районов Z- и W-хромосом птиц при помощи протяженных геномных ВАС-клонов. Генетика, 2011, 47: 312–319.
3. Романов М.Н. и др. Современные молекулярно-генетические и геномные технологии в области изучения биологии птиц. 2. Фундаментальные исследования. Молекулярно-генетические технологии для анализа экспрессии генов продуктивности и устойчивости к заболеваниям животных, 2020, с. 34–44.
4. Сазанов А.А., Романов М.Н. и др. Локализация на хромосомах протяженных геномных клонов домашней курицы в целях сравнительного картирования. Материалы III съезда ВОГиС, 2004, 2: 271.
5. Сазанов А.А., Романов М.Н. и др. Библиотеки протяженных геномных клонов как инструмент молекулярно-цитогенетического анализа генома птиц. Генетика, 2005, 41: 581–589.
6. Adolfsson S., Ellegren H. Lack of dosage compensation accompanies the arrested stage of sex chromosome evolution in ostriches. *Mol Biol Evol*, 2013, 30: 806–810.
7. Ayers K.L. et al. RNA sequencing reveals sexually dimorphic gene expression before gonadal differentiation in chicken and allows comprehensive annotation of the W-chromosome. *Genome Biol*, 2013, 14: R26.
8. Burt D.W., White S.J. Avian genomics in the 21st century. *Cytogenet Genome Res*, 2007, 117(1-4): 6–13.
9. Damas J., Farré M., Lithgow P., Romanov M. et al. Towards the construction of avian chromosome assemblies. *Chromosome Res*, 2015, 23: 378–379.
10. Dodgson J.B., Romanov M.N. Use of chicken models for the analysis of human disease. *Curr Protoc Hum Genet*, 2004, 40: 15.5.1–15.5.11.
11. Ellegren H. The evolutionary genomics of birds. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2013, 44: 239–259.
12. Ganapathy G. et al. High-coverage sequencing and annotated assemblies of the budgerigar genome. *Gigascience*, 2014, 3: 11.

13. Griffin D.K., Farré M., Lithgow P., O'Connor R., Fowler K., Romanov M. et al. Avian cytogenetics goes functional. *Chromosome Res*, 2014, 22: 423–424.
14. Griffin D.K., Farré M., Lithgow P., O'Connor R., Fowler K., Romanov M.N. et al. Avian chromonomics goes functional. *Chromosome Res*, 2015, 23: 367.
15. Griffin D.K., O'Connor R., Romanov M.N. et al. Jurassic spark: Map-ping the genomes of birds and other dinosaurs. *Comp Cytogenet*, 2018, 12: 322–323.
16. Guioli S. et al. Error-prone ZW pairing and no evidence for meiotic sex chromosome inactivation in the chicken germ line. *PLoS Genet*, 2012, 8: e1002560.
17. Hansmann T. et al. Cross-species chromosome painting corroborates microchromosome fusion during karyotype evolution of birds. *Cytogenet Genome Res*, 2009, 126: 281–304.
18. International Chicken Genome Sequencing Consortium. Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution. *Nature*, 2004, 432: 695–716.
19. Kadi F. et al. The compositional patterns of the avian genomes and their evolutionary implications. *J Mol Evol*, 1993, 37, 544–551.
20. Kiazim L.G., O'Connor R.E., Larkin D.M., Romanov M.N. et al. Com-parative mapping of the macrochromosomes of eight avian species provides further insight into their phylogenetic relationships and avian karyotype evolution. *Cells*, 2021, 10: 362.
21. Kretschmer R., de Souza M.S., Furo I.O., Romanov M.N. et al. Inter-species chromosome mapping in Caprimulgiformes, Piciformes, Suliformes, and Trogoniformes (Aves): cytogenomic insight into microchromosome organization and karyotype evolution in birds. *Cells*, 2021, 10: 826.
22. Küpper C. et al. Triploid plover female provides support for a role of the W chromosome in avian sex determination. *Biol Lett*, 2012, 8: 787–789.
23. Lithgow P.E., O'Connor R., Smith D., Fonseka G., Rathje C., Frodsham R., O'Brien P.C., Ferguson-Smith M.A., Skinner B.M., Griffin D.K., Romanov M.N. Novel tools for characterising inter- and intra-chromosomal rearrangements in avian microchromosomes. 2014 Meeting on Avian Model Systems, 2014a, p. 56.
24. Lithgow P.E. et al. Novel tools for characterising inter and intra chromosomal rearrangements in avian microchromosomes. *Chromosome Res*, 2014b, 22: 85–97.

25. Martell H., O'Connor R., Damas J., Mandawala A., Fowler K., Joseph S., Farré M., Romanov M.N. et al. Assembling and comparing avian genomes by molecular cytogenetics. 2nd Bioinformatics Student Symposium, 2015, B21.
26. Modi W.S., Romanov M. et al. Molecular cytogenetics of the California condor: evolutionary and conservation implications. *Cytogenet Genome Res*, 2009, 127: 26–32.
27. Nakagawa S. Is avian sex determination unique?: clues from a warbler and from chickens. *Trends Genet*, 2004, 20: 479–480.
28. Nishida C. et al. Characterization of chromosome structures of Falconinae (Falconidae, Falconiformes, Aves) by chromosome painting and delineation of chromosome rearrangements during their differentiation. *Chromosome Res*, 2008, 16: 171–181.
29. Nishida-Umehara C. et al. The molecular basis of chromosome orthologies and sex chromosomal differentiation in palaeognathous birds. *Chromosome Res*, 2007, 15: 721–734.
30. O'Connor R.E., Romanov M.N. et al. Reconstruction of the putative Saurian karyotype and the hypothetical chromosome rearrangements that occurred along the Dinosaur lineage. *Chromosome Res*, 2015, 23: 379–380.
31. O'Connor R.E., Romanov M.N. et al. Gross genome evolution in the Dinosauria. *Chromosome Res*, 2016a, 24(Suppl 1): S36–S37.
32. O'Connor R.E., Damas J., Farre M., Romanov M.N. et al. Upgrading molecular cytogenetics to study reproduction and reproductive isolation in mammals, birds, and dinosaurs. *Cytogenet Genome Res*, 2016b, 148(2–3): 151–152.
33. Reed K.J., Sinclair A.H. FET-1: a novel W-linked, female specific gene up-regulated in the embryonic chicken ovary. *Mech Dev*, 2002, 119(Suppl 1): S87–90.
34. Reis E.C. et al. Molecular sexing of unusually large numbers of *Spheniscus magellanicus* (Spheniscidae) washed ashore along the Brazilian coast in 2008. *Genet Mol Res*, 2011, 10: 3731–3737.
35. Romanov M.N., Dodgson J.B. Development of a physical and comparative map of the turkey genome. *International Plant and Animal Genome XIII Conference*, 2005, p. 69.
36. Romanov M.N., Dodgson J.B. Cross-species overgo hybridization and comparative physical mapping within avian genomes. *Anim Genet*, 2006, 37: 397–399.
37. Romanov M.N., Griffin D.K. The use of avian BAC libraries and clones. *Cytogenet Genome Res*, 2015, 145: 94–96.

38. Romanov M.N. et al. Comparative physical mapping in avians and conservation genomics of California condor. International Plant and Animal Genome XIV Conference, 2006a, W227.
39. Romanov M.N. et al. Construction of a California condor BAC library and first-generation chicken–condor comparative physical map as an endangered species conservation genomics resource. *Genomics*, 2006b, 88: 711–718.
40. Romanov M.N. et al. Comparative BAC-based mapping in the white-throated sparrow, a novel behavioral genomics model, using interspecies overgo hybridization. *BMC Res Notes*, 2011, 4: 211.
41. Romanov M.N. et al. In silico reconstruction of chromosomal rearrangements and an avian ancestral karyotype. International Plant and Animal Genome XXII Conference, 2014a, P1106.
42. Romanov M.N. et al. Reconstruction of gross avian genome structure, organization and evolution suggests that the chicken lineage most closely resembles the dinosaur avian ancestor. *BMC Genomics*, 2014b, 15: 1060.
43. Romanov M.N. et al. Comparative cytogenomics enhanced with bioinformatic tools provides further insights into genome evolution of birds and other amniotes. 2nd Annual Food, Nutrition and Agriculture Genomics Congress, 2015a, 5.
44. Romanov M.N. et al. Avian ancestral karyotype reconstruction and differential rates of inter- and intrachromosomal change in different lineages. *Chromosome Res*, 2015b, 23: 414.
45. Sazanova A.L., Romanov M.N. et al. Cytogenetic localization of avian Z- and W-linked genes using large insert BAC clones. International Plant and Animal Genome XVI Conference, 2008, p. 257.
46. Schmidt C.J., Romanov M. et al. Gallus GBrowse: a unified genomic database for the chicken. *Nucleic Acids Res*, 2008, 36(Database issue): D719–723.
47. Seddon P.J., Seddon R.J. Chromosome analysis and sex identification of Yellow-eyed Penguins *Megadyptes antipodes*. *Mar Ornithol*, 1991, 19: 144–147.
48. Trukhina A., Smirnov A. Problems of birds sex determination. *Nat Sci*, 2014, 6: 1232–1240.
49. Vicoso B. et al. Sex-biased gene expression at homomorphic sex chromosomes in emus and its implication for sex chromosome evolution. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2013, 110: 6453–6458.
50. Wallis J.W., Aerts J., Groenen M.A., Crooijmans R.P., Layman D., Graves T.A., Scheer D.E., Kremitzki C., Fedele M.J., Mudd N.K., Cardenas M., Higginbotham J., Carter J., McGrane R., Gaige T., Mead K.,

Walker J., Albracht D., Davito J., Yang S.P., Leong S., Chinwalla A., Sekhon M., Wylie K., Dodgson J., Romanov MN et al. A physical map of the chicken genome. *Nature*, 2004, 432: 761–764.

51. Yamada K. et al. A novel family of repetitive DNA sequences amplified site-specifically on the W chromosomes in Neognathous birds. *Chromosome Res*, 2006, 14: 613–627.

52. Zhang G. et al. Avian genomes. A flock of genomes. Introduction. *Science*, 2014a, 346: 1308–1309.

53. Zhang G. et al. Comparative genomics reveals insights into avian genome evolution and adaptation. *Science*, 2014b, 346: 1311–1320.

54. Zhang G. et al. Genomics: Bird sequencing project takes off. *Nature*, 2015, 522: 34.

55. Zhang P. et al. Sex identification of four penguin species using locus-specific PCR. *Zoo Biol*, 2013, 32: 257–261.

Actual problems of cytogenomics, organization and evolution of the genomes and chromosomes in birds

Romanov M.N.,^{1,2} Trukhina A.V.,³ Smirnov A.F.,³ Griffin D.K.²

¹K. I. Skryabin Moscow State Academy of Veterinary Medicine and Biotechnology, Moscow, Russia;

²University of Kent, Canterbury, UK;

³St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Abstract

This review highlights the main issues related to the cytogenomics of birds (class Aves), including the special organization and evolution of their genome and chromosomes.

Key words: birds, Aves, cytogenomics, genome organization, chromosomes, evolution