

Е. В. Белая¹, И. С. Бейшова², М. И. Селионова³, Р. С. Шулинский⁴, Т. В. Ульянова²

Распределение QTL-ассоциированных SNP по общим и породоспецифичным участкам генома казахской белоголовой и аулиекольской пород

Аннотация.

Цель: анализ и установление закономерностей распределения QTL-ассоциированных SNP по общим и породоспецифичным участкам генома казахской белоголовой и аулиекольской пород.

Материалы и методы. Изучены казахская белоголовая и аулиекольская породы. Материал для исследования – образцы волосяных луковиц 712 бычков казахской белоголовой и 452 – аулиекольской пород. Данные о генотипах животных получены с помощью ДНК-чипа GeneSeek GGP Bovine 150K. Полногеномное ассоциативное исследование (GWAS): расчет линейной регрессионной зависимости и коэффициентов детерминации выполнен с использованием Plink. Проведен GWAS-анализ четырех показателей роста: живая масса при рождении (ЖМР), живая масса при отъеме (ЖМО), живая масса в 12 месяцев (ЖМГ) и среднесуточный прирост живой массы (СП).

Результаты. Распределение QTL-ассоциированных SNP по общим и породоспецифичным участкам генома казахской белоголовой и аулиекольской породы является неравномерным. QTL-ассоциированные SNP обнаружены только на 6 участках генома из 25, выявленных в результате анализа участков гомозиготности (runs of homozygosity, ROH) (6 общих для двух пород - хромосомы: 3, 5, 6, 14, 20 и 24; 7 породоспецифичных участков для казахской белоголовой - хромосомы: 2, 4, 5, 6, 14 и 26; 12 породоспецифичных для аулиекольской породы - хромосомы: 1, 5, 6 и 14). Из 120 QTL-ассоциированных SNP казахской белоголовой и 49 аулиекольской породы в области ROH попадают 37 полиморфных сайтов. Из них 36 являются QTL-ассоциированными для казахской белоголовой породы и попадают в общие области для двух пород. Обнаружено, что различные полиморфные варианты одного гена (от 2 до 12 SNP) характеризуются однонаправленными значениями β (либо положительные, либо отрицательные).

Ключевые слова: полногеномный поиск ассоциаций; казахская белоголовая порода; аулиекольская порода; полиморфный сайт; фенотипический эффект; хромосома; мясная продуктивность.

Авторы:

Белая Елена Валентиновна — кандидат биологических наук;

Бейшова Индира Салтановна — доктор биологических наук;

Селионова Марина Ивановна — доктор биологических наук, профессор;

Шулинский Роман Сергеевич — младший научный сотрудник;

Ульянова Татьяна Владимировна — PhD (специальность 6D080200 - Технология производства продуктов животноводства); e-mail: only.you1993@mail.ru.

¹ Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка; 220030, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Советская, 18;

² Западно-Казахстанский аграрно-технический университет имени Жангир хана; Республика Казахстан, г. Уральск, улица Жангир хана, 51;

³ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49;

⁴ Институт генетики и цитологии НАН Беларуси; 220072, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, 27.

Введение. Благодаря усиленной селекционной работе такие показатели как живая масса при рождении (ЖМР), живая масса при отъеме (ЖМО), живая масса в возрасте 1 год (ЖМГ) и среднесуточный прирост живой массы (СП) в последние десятилетия многократно возросли. Ввиду нарастающей потребности в животном белке работы по повышению показателей не теряют

своей актуальности и выходят на новые уровни [1]. В частности, использование молекулярно-генетических методов позволило за последние десятилетия обнаружить и расшифровать значительное число локусов количественных признаков (Quantitative Trait Loci – QTLs) [2].

Несмотря на успехи в разработке подходов к общегеномному прогнозированию количественных

признаков, существуют определенные проблемы с пониманием механизмов контроля и воспроизведения фенотипических эффектов отдельных SNP.

Один из ключевых вопросов, который в настоящее время недостаточно изучен, заключается в том, в какой степени QTL-ассоциированные SNP широко распространены по всему геному или сгруппированы в пути, связанные с признаками. Наследуемость, вносимая каждой хромосомой, обычно прямо пропорциональна ее физической длине, но недавние данные свидетельствуют о том, что QTL-ассоциированные SNP могут быть рассеяны ассиметрично как в пределах одной хромосомы, так и в масштабах всего генома [3]. Интерес вызывает вопрос, насколько одинаково обогащены SNP высокой значимости, одинаковы или породоспецифичны участки генома у близких пород.

Цель исследований - анализ и установление закономерностей распределения QTL-ассоциированных SNP по общим и породоспецифичным участкам генома казахской белоголовой и аулиекольской пород.

Материалы и методы. Материал для исследования — образцы волосных луковиц 712 бычков казахской белоголовой и 452 — аулиекольской

пород. Данные о генотипах животных получены с помощью ДНК-чипа GeneSeek GGP Bovine 150K, со средней плотностью покрытия 150000 SNP («Illumina Inc.», США).

Контроль качества и фильтрацию данных генотипирования выполняли с использованием программного пакета PLINK 1.9. Для поиска общих и породоспецифических участков генома проводили исследование рядов гомозиготности (ROH) с помощью PLINK Cattle QTL database [4]. Обрезка не производилась на основе неравновесия по сцеплению (LD), минимальная длина ROH была установлена на 1 Мб. Использовались следующие критерии для определения ROH: допускался один SNP в ROH; минимальное количество SNP, составляющих ROH, рассчитывалось с тем, чтобы минимизировать количество ложноположительных результатов ROH [5].

Полногеномное ассоциативное исследование (GWAS): расчет линейной регрессионной зависимости и коэффициентов детерминации было выполнено с использованием Plink. Для полногеномного поиска ассоциаций использована однолокусная линейная модель. В качестве QTL-ассоциированных SNP принимались SNP высокой

Таблица 1. Породоспецифичные и общие участки генома

Породопринадлежность участка	Геномный адрес участка	Длина фрагмента (мБ)	n SNP	Плотность SNP/мБ
Общий для аулиекольской и казахской белоголовой пород	3:27226923-80583890	53,36	7	0,13
	5:10025373-46633949	36,61	3	0,08
	6:24247306-60786013	36,54	21	0,57
	14:41909059-70261140	28,35	4	0,14
	20:53165500-60844101	7,68	-	-
	24:55640220-85901225	30,26	1	0,03
Породоспецифичный для аулиекольской породы	1:1529411-2023687	0,49	-	-
	5:47722098-48019679	0,3	-	-
	5:48094474-48167401	0,07	-	-
	5:53704130-60322619	6,62	-	-
	5:60373086-60773086	0,4	-	-
	6:68808196-68915932	0,11	-	-
	6:68938945-75294644	6,36	-	-
	6:76396527-76594160	0,2	-	-
	6:76717175-78311559	1,59	-	-
	6:79054824-81652194	2,6	-	-
	6:82162402-82314634	0,15	-	-
	14:24437778-25066322	0,63	-	-
Породоспецифичный для казахской белоголовой породы	2: 67226923/72583890	5,36	-	-
	2: 73165500/74444101	1,28	-	-
	4: 75834041/76217768	0,38	-	-
	5:17125373/19033947	1,91	-	-
	6: 64247306/68186013	3,94	1	0,25
	14:81909059/82261140	0,35	-	-
	26: 48407133/50284551	1,88	-	-

значимости ($p \leq 0,0000001$) и SNP пограничной значимости ($p \leq 0,000001$). Для описания характера фенотипического эффекта QTL-ассоциированных SNP использовали коэффициент регрессии β , отражающий размер вклада отдельного полиморфного сайта в признак. Знак +/- отражает повышающий либо понижающий эффект.

В ходе исследования проведен GWAS-анализ четырех показателей роста: живая масса при

рождении (ЖМР), живая масса при отъеме (ЖМО), живая масса в 12 месяцев (ЖМГ) и среднесуточный прирост живой массы (СП).

Результаты и обсуждение. В результате анализа ROH было установлено 6 общих для двух пород участков генома, 7 породоспецифичных участков для казахской белоголовой и 12 для аулиекольской породы. Их более полная характеристика приведена в таблице 1.

Таблица 2. Характеристика QTL-ассоциированных SNP, расположенных в общих участках генома

Порода	Признак QTL	Породопринадлежность	β	P	RS	Ген
Участок 3:27226923-80583890						
казахская белоголовая	ЖМР	общие	0,838	2,65E-06	rs29013292	вне гена
казахская белоголовая	ЖМР	общие	-1,038	2,11E-06	rs41572038	ADGRL2
казахская белоголовая	ЖМР	общие	-0,978	1,97E-06	rs41591337	ADGRL2
казахская белоголовая	ЖМО	общие	5,497	1,64E-06	rs42254986	вне гена
казахская белоголовая	СП	общие	0,018	1,95E-07	rs42255362	вне гена
казахская белоголовая	ЖМР	общие	-0,98	4,43E-06	rs42482493	ADGRL2
казахская белоголовая	ЖМО	общие	-5,589	2,51E-06	rs43052949	вне гена
Участок 5:10025373-46633949						
казахская белоголовая	ЖМО	общие	-6,143	1,48E-06	rs136303496	вне гена
казахская белоголовая	СП	общие	0,015	1,10E-06	rs42600489	CNOT2
казахская белоголовая	СП	общие	0,015	3,21E-06	rs42600512	CNOT2
Участок 6:24247306-60786013						
казахская белоголовая	СП	общие	0,018	1,30E-07	rs109218410	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	2,68E-06	rs109322554	вне гена
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	3,20E-07	rs109478631	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	3,20E-07	rs109478631	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	1,22E-06	rs109563344	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,017	5,96E-08	rs110212542	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	6,65E-07	rs110254240	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	2,85E-07	rs110377022	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,017	2,10E-07	rs110537443	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	1,22E-06	rs110635021	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	3,96E-07	rs110749552	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,016	3,96E-07	rs110775914	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,018	9,80E-08	rs110865582	HERC3
казахская белоголовая	СП	общие	0,017	2,50E-07	rs133157501	FAM13A
казахская белоголовая	ЖМО	общие	-5,637	3,14E-06	rs133438467	вне гена
казахская белоголовая	ЖМО	общие	-7,282	8,71E-07	rs133560277	PCDH7
казахская белоголовая	СП	общие	-0,022	1,05E-07	rs134106481	-
казахская белоголовая	ЖМО	общие	7,525	2,11E-06	rs137312153	-
казахская белоголовая	ЖМО	общие	-6,53	4,02E-07	rs137469616	KCNIP4
казахская белоголовая	СП	общие	0,015	3,54E-06	rs43457607	-
казахская белоголовая	ЖМО	общие	-6,463	1,10E-06	rs43460565	KCNIP4
Участок 6: 64247306/68186013						
аулиекольская	ЖМР	каз бел	2,378	2,71E-06	rs135173498	NIPAL1
Участок 14:41909059-70261140						
казахская белоголовая	ЖМР	общие	0,861	2,96E-07	rs109045679	-
казахская белоголовая	СП	общие	-0,015	2,83E-06	rs109719021	BAALC
казахская белоголовая	СП	общие	-0,026	2,66E-06	rs135468636	BAALC
аулиекольская	ЖМО	общие	-9,38	7,19E-07	rs41741697	-
Участок 24:55640220-85901225						
казахская белоголовая	ЖМО	общие	-8,582	2,10E-06	rs42999767	SERPINB7

Из 120 QTL-ассоциированных SNP казахской белоголовой породы и 49 аулиекольской в исследуемые области попало 37 SNP высокой и пограничной значимости. На участках наибольшего сходства у обеих пород расположено 35 полиморфных сайтов. В породоспецифичную область генома казахской белоголовой породы попадает 1 случай локализации SNP высокой значимости по признаку ЖМР. Общие участки генома характеризуются большей суммарной протяженностью в сравнении с породоспецифичными. Так, их протяженность составляет 192,8 МБ, тогда как породоспецифичные для казахской белоголовой пород равнялись 15,10 МБ, для аулиекольской — 19,52 МБ. Однако наибольшей плотностью характеризовался не самый протяженный участок — 6:24247306-60786013. На данном участке определено 21 SNP, с плотностью покрытия 0,57 SNP/МБ (табл. 2).

Из данных таблицы 2 можно отметить, что 37 SNP, расположенных в общих участках генома, по отношению ко всем 169 идентифицированным SNP составляют 21,3 % и большая их часть оказывает повышающий фенотипический эффект на признак, с которым ассоциирован.

Полученные данные позволяют предположить, что наиболее значимые для формирования признаков мясной продуктивности SNP локализованы в участках, одинаково значимых для обеих пород.

Из всех установленных SNP 42,6 % расположено в интронах белок-кодирующих генов и 33,33 % (24 SNP) — в участках, общих для двух пород. Часть из найденных SNP описаны другими авторами как QTL-ассоциированные с признаками мясной и молочной продуктивности у других пород скота [6-7]. Несколько SNP относятся к одному и тому же гену. Так, по 2-3 полиморфизма относятся к генам *ADGRL2*, *CNOT2*, *KCNIP4* и *BAALC*.

Кодируемый геном *ADGRL2* белок участвует в регуляции экзоцитоза, альтернативный сплайсинг которого приводит к множественным вариантам транскриптов [8].

Ген *CNOT2* кодирует субъединицу многокомпонентного комплекса, который регулирует синтез и деградацию мРНК, а также считается, что он участвует в сплайсинге, транспорте и локализации мРНК. Повсеместно экспрессируется в костном мозге, коже и других тканях [8]. Для гена *KCNIP4* также идентифицированы множественные альтернативно сплайсированные варианты транскриптов, кодирующие различные изоформы [8].

Функция *BAALC* еще полностью не изучена, но предполагается, что он играет синаптическую роль, включающую перенос мембраны, обработку сигналов и регуляцию актинового цитоскелета [9].

Наибольшее число полиморфизмов высокой и пограничной значимости локализовано на хромосоме 6, причем 12 из 21 SNP локализованы в одном гене *HERC3*. При рассмотрении полученных данных возникает вопрос, можно ли весь участок 6:24247306-60786013 рассматривать как «горячую точку», либо «горячей точкой» является только ген *HERC3*? На наш взгляд, ответ на данный вопрос может дать расчет средней плотности покрытия, при условии, что все SNP, локализованные в гене *HERC3*, принимаются за 1. В таком случае плотность покрытия данного участка составит 0,25, как на участке 6: 64247306/68186013, что практически совпадает с другими участками. Таким образом, можно предположить, что «горячей точкой» является именно ген *HERC3*, и, вероятно, множественные однонуклеотидные замены в его интронах каким-то образом изменяют либо интенсивность его экспрессии в клетках, либо структуру и свойства его белкового продукта.

Ген *HERC3* кодирует белок убиквитин-протеинлигазу, который является частью системы распада белка в протеасомах. Известно, что эти белки экспрессируются во всех тканях и являются важнейшими звеньями метаболических и сигнальных процессов [10].

Для гена *ADGRL2* все 3 полиморфизма имеют понижающий фенотипический эффект. Для гена *CNOT2* два полиморфизма имеют одинаково положительное значение β : 0,015. Для гена *KCNIP4* два полиморфизма имеют отрицательные значения β : -6,53 и -6,463, соответственно. Для гена *BAALC* полиморфизмы rs109719021 и rs135468636 характеризуются отрицательными значениями β : -0,015 и -0,026, соответственно. Аналогичное наблюдение касается 12 полиморфных сайтов гена *HERC3*. Таким образом, можно предположить, что поиск перспективных генов-кандидатов наиболее целесообразно осуществлять среди структурных генов, чем среди генов, участвующих в метаболических путях, осуществляющих сигналинг и регуляцию экспрессии.

Выводы. Распределение QTL-ассоциированных SNP по общим и породоспецифичным участкам генома является неравномерным.

QTL-ассоциированные SNP обнаружены на 6 участках генома из 25, выявленных в результате анализа ROH (6 общих для двух пород; 7 породоспецифичных участков для казахской белоголовой; 12 породоспецифичных для аулиекольской). Все эти участки генома являются общими для обеих пород, кроме 6: 64247306/68186013, который специфичен для казахской белоголовой породы.

Из 120 QTL-ассоциированных SNP казахской белоголовой и 49 аулиекольской породы в области РОН попадают 37 SNP. Из них 36 являются QTL-ассоциированными для казахской белоголовой породы и попадают в области общие для двух пород. Единственный SNP высокой значимости, который расположен в породоспецифичной области генома казахской белоголовой породы - 6:64247306-68186013 — ассоциирован с признаком ЖМР у аулиекольской породы.

Различные полиморфные варианты одного гена (от 2 до 12 SNP) характеризуются однонаправленными значениями β (положительные либо отрицательные). Так, для гена *CNOT2* полиморфизмы имеют положительные значения β . Тогда как для генов *ADGRL2*, *KCNIP4*, *BAALC* и *HERC3* полиморфизмы характеризуются отрицательными значениями β .

Финансирование. Работа выполнена в рамках проекта грантового финансирования молодых ученых МОН РК на 2020-2022 гг. «Породоспецифичное QTL-маркирование мясной продуктивности крупного рогатого скота аулиекольской и казахской белоголовой породы на основе полногеномного SNP-чипирования» ИРН AP08052960, № государственной регистрации 0120PK00043, а также научно-технической программы ПЦФ МСХ РК на 2021-2023 гг. «Разработка технологий эффективного управления селекционным процессом сохранения и совершенствования генетических ресурсов в мясном скотоводстве» ИРН BR10764981, № государственной регистрации 0121PK00759.

Литература

1. Племяшов К. Геномная селекция - будущее животноводства / К. Племяшов // Животноводство России. — 2014. — № 5. — С. 2-4.
2. Селионова М. И. Геномная селекция в овцеводстве / М. И. Селионова, Л. Н. Скорых, И. О. Фомина, Н. С. Сафонова // Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. — 2017. — Т. 1. — № 10. — С. 275-280.
3. Pickrell J. K. Joint analysis of functional genomic data and genome-wide association studies of 18 human traits / J. K. Pickrell // American Journal of Human Genetics. — 2014. — V. 94(4). — P.559-573.
4. <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index> // 14.06.2022.
5. Curik I. Inbreeding and runs of homozygosity: a possible solution to an old problem / I. Curik, M. Ferencakovic, J. Solkner // Livestock Science. — 2014. — V. 166. — P. 26-34.
6. Ilie D. E. Genome-Wide Association Studies for Milk Somatic Cell Score in Romanian Dairy Cattle / D. E. Ilie, A. E. Mizeranschi, C.V. Mihali et al. // Genes. — 2021. — V. 12(10). — P.1495-1-1495-16.
7. Snelling W. M. Genome-wide association study of growth in crossbred beef cattle / W. M. Snelling, M. F. Allan, J. W. Keele et al. // Journal of animal science. — 2010. — V. 88(3). — P.837-848.
8. Fagerberg L. Analysis of the human tissue-specific expression by genome-wide integration of transcriptomics and antibody-based proteomics / L. Fagerberg, B.M. Hallström, P. Oksvold et al. // Mol Cell Proteomics. — 2014. — V. 13(2). — P. 397-406. doi: 10.1074/mcp.M113.035600.
9. Wang X. BAALC 1-6-8 protein is targeted to postsynaptic lipid rafts by its N-terminal myristoylation and palmitoylation, and interacts with alpha, but not beta, subunit of Ca/calmodulin-dependent protein kinase II / X. Wang, Q.B. Tian, A. Oka-no, et al. // Journal of Neurochemistry. — 2005. — V. 92 (3). — P. 647-659. doi:10.1111/j.1471-4159.2004.02902.x.
10. Li W. Polyubiquitin chains: functions, structures, and mechanisms / W. Li, Y. Ye. // Cell. Mol. Life Sci. — 2008. — V. 65. — P. 2397-2406. doi: 10.1007/s00018-008-8090-6.

Belaya A.,¹ Beishova I.², Selionova M.³, Shulinski R.⁴, Ulyanova T.²

Distribution of QTL associated SNP by common and breed-specific sections of the genome of the Kazakh white-headed and Auliekol breeds

Abstract.

Purpose: to analyze and establish distribution patterns of QTL associated SNP across common and breed-specific sections of the genome of the Kazakh white-headed and Auliekol breeds.

Materials and methods: *Kazakh white-headed and Auliekol breeds were studied. The material for the study is samples of the hair follicles of 712 Kazakh white-headed bulls and 452 Auliekol breeds. Data on animal genotypes were obtained using the DNA chip GeneSeek GGP Bovine 150K. Genome-wide association study (GWAS): calculating linear regression dependence and determination coefficient was performed using Plink. GWAS analysis of four growth indicators was carried out: birth live weight, weaning weight, live weight at 12 months, and average daily weight gain.*

Results. *The distribution of QTL associated SNP across common and breed-specific sections of the genome of the Kazakh white-headed and Auliekol breeds are uneven. QTL associated SNP were found only on 6 genome sites out of 25 identified by ROH analysis (6 chromosomes common to the two breeds: 3, 5, 6, 14, 20, and 24; 7 breed-specific sites for the Kazakh white-headed – chromosomes: 2, 4, 5, 6, 14 and 26; 12 breed-specific for the Auliekol breed – chromosomes: 1, 5, 6 and 14). Out of 120 QTL associated SNP of the Kazakh white-headed and 49 Auliekol breeds, 37 polymorphic sites get the ROH region. Of these, 36 are QTL associated for the Kazakh white-headed breed and get the areas common to the two breeds. It was found that different polymorphic variants of the same gene (from 2 to 12 SNP) are characterized by unidirectional β values (either positive or negative).*

Authors:

Belaya A. - PhD (Biol. Sci.);

Beishova I. - Dr. Habil (Biol. Sci.);

Selionova M. – Dr. Habil (Biol. Sci.); Professor;

Shulinski R. – junior research;

Ulyanova T. – PhD (6D080200 - Technology for Production of Livestock Products); e-mail: only.you1993@mail.ru.

¹ Belarusian State Pedagogical University named after Maxim Tank; 220030, Republic of Belarus, Minsk, st. Soviet, 18;

² West Kazakhstan Agrarian Technical University named after Zhangir Khan; Republic of Kazakhstan, Uralsk, Zhangir Khan street, 51;

³ Russian State Agrarian University - Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev; 127434, Russia, Moscow, st. Timiryazevskaya, 49;

⁴ Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus; 220072, Republic of Belarus, Minsk, st. Academic, 27.

References

1. Plemyashov K. Genomic selection is the future of animal husbandry / K. Plemyashov // ZHivotnovodstvo Rossii. – 2014. – № 5. – P. 2-4.
2. Selionova M. I. Genomic selection in sheep breeding / M. I. Selionova, L. N. Skoryh, I. O. Fominova, N. S. Safonova // Sbornik nauchnyh trudov Vserossiyskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ovcevodstva i kozovodstva. – 2017. – Vol. 1. – № 10. – P. 275-280.
3. Pickrell J. K. Joint analysis of functional genomic data and genome-wide association studies of 18 human traits / J. K. Pickrell // American Journal of Human Genetics. – 2014. – V. 94(4). – P. 559-573
4. <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index> // 14.06.2022.
5. Curik I. Inbreeding and runs of homozygosity: a possible solution to an old problem / I. Curik, M. Ferencakovic, J. Solkner // Livestock Science. – 2014. – V. 166. – P. 26-34.
6. Ilie D. E. Genome-Wide Association Studies for Milk Somatic Cell Score in Romanian Dairy Cattle / D. E. Ilie, A. E. Mizeranschi, C. V. Mihali et al. // Genes. – 2021. – V. 12(10). – P.1495-1-1495-16.
7. Snelling W. M. Genome-wide association study of growth in crossbred beef cattle / W. M. Snelling, M. F. Allan, J. W. Keele et al. // Journal of animal science. – 2010. – V. 88(3). – P.837-848.
8. Fagerberg L. Analysis of the human tissue-specific expression by genome-wide integration of transcriptomics and antibody-based proteomics / L. Fagerberg, B.M. Hallström, P. Oksvold, et al. // Mol Cell Proteomics. – 2014. – V. 13(2). – P. 397-406. doi: 10.1074/mcp.M113.035600.
9. Wang X. BAALC 1-6-8 protein is targeted to postsynaptic lipid rafts by its N-terminal myristoylation and palmitoylation, and interacts with alpha, but not beta, subunit of Ca/calmodulin-dependent protein kinase II / X. Wang, Q.B. Tian, A. Oka-no, et al. // Journal of Neurochemistry. – 2005. – V. 92 (3). – P. 647-659.
10. Li W. Polyubiquitin chains: functions, structures, and mechanisms / W. Li, Y. Ye. // Cell. Mol. Life Sci. – 2008. – V. 65. – P. 2397-2406. doi: 10.1007/s00018-008-8090-6.