

Обзор SNP, ассоциированных с качеством яичной скорлупы

О. В. КОСТЮНИНА

Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста, пос. Дубровицы, 60, г.о. Подольск, Московская обл., 142132, Российская Федерация

Резюме. Одна из наиболее важных задач птицеводства – получение пищевого и инкубационного яйца высокого качества. Особое значение в ее решении имеет качество скорлупы, как определяющий фактор при инкубации и транспортировке яиц. Скорлупа дает защиту от патогенных и физических воздействий, одновременно обеспечивая основные метаболические и питательные потребности растущего птичьего эмбриона. На ее прочность влияет большое количество различных факторов, в том числе генетических. Развитие генетических, особенно полногеномных ассоциативных (GWAS), исследований открывает возможности для определения геномных областей, связанных с показателями качества скорлупы. Цель исследований – обобщение литературных данных, посвященных выявлению геномных регионов и SNP, ассоциированных с такими показателями качества скорлупы, как прочность, толщина и жесткость, для определения спектра мутаций, рассматриваемых в качестве потенциальных генетических маркеров перечисленных параметров. Исследования проводили на различных породах и кроссах птицы. Известные 67 SNP, ассоциированные с изучаемыми показателями качества, локализованы на хромосомах 1...9, 11...12, 19...22, 24, 26...28, z. Большая часть идентифицированных мутаций соответствовала интронным вариантам – 43,3 %, на экзонные варианты приходилось 11,9 % мутаций. Наличие эффектов SNP в генах, задействованных в различных метаболических процессах, расширяет знания о новых участках генома, мутации в которых также могут влиять на показатели качества скорлупы. Некоторые гены ассоциированы с различными хозяйственно-полезными признаками сельскохозяйственной птицы: адаптационными способностями, интенсивностью роста, толщиной и прочностью скорлупы, развитием перьев, яйцекладностью, массой яиц, конверсией корма и др. Дальнейшие исследования в этом направлении предоставят новую информацию, которая послужит основой для создания селекционных технологий, способствующих повышению эффективности производства инкубационных и пищевых яиц высокого качества.

Ключевые слова: яйцо, скорлупа, прочность, толщина, жесткость, SNP, куры.

Сведения об авторе: О. В. Костюнина, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник (e-mail: kostolan@yandex.ru).

Для цитирования: Костюнина О. В. Обзор SNP, ассоциированных с качеством яичной скорлупы // Достижения науки и техники АПК. 2024. Т. 38. № 6. С. 27–38. doi:10.53859/02352451_2024_38_6_27

Review of SNPs associated with eggshell quality

O. V. Kostyunina

Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L.K. Ernst, pos. Dubrovitsy, 60, Podol'sk, Moskovskaya obl., 142132, Russian Federation

Abstract. One of the most important tasks of poultry farming is to obtain high quality edible and hatching eggs. Of particular importance in this aspect is the quality of the shell, as a determining factor during incubation and transportation of eggs. Egg shells provide protection from pathogenic and physical insults while providing the basic metabolic and nutritional needs of the growing avian embryo. The strength of eggshells is influenced by a large number of different factors, including genetic ones. Developments in genetic studies, including genome-wide association studies (GWAS), may help identify genomic regions associated with shell quality traits. The aim of the review was to analyze the literature data devoted to identifying genomic regions and SNPs associated with indicators of eggshell quality: strength, thickness, hardness to determine the spectrum of mutations considered as potential genetic markers of eggshell quality indicators. The studies was carried out on various breeds and crosses of poultry. The presented review shows that 67 detected SNPs are localized on chromosomes 1-9, 11-12, 19-22, 24, 26-28, z. Most of the identified mutations corresponded to intronic variants – 43.3%; exonic variants corresponded to 11.9% of mutations. The research results show the presence of SNP effects in genes involved in various metabolic processes and expands knowledge of new regions of the genome mutations in which can also affect shell quality indicators. It has been shown that some genes are associated with various economically useful traits of poultry: adaptive abilities, growth rate, eggshell thickness and strength, feather development, egg production, egg weight, feed conversion and others. Further studies in this direction will provide new information that will serve as the basis for the creation of breeding technologies that will further improve the efficiency of production of high-quality hatching and food eggs.

Key words: egg, shell, strength, thickness, hardness, SNP, chickens.

Author Details: O. V. Kostyunina, D. Sc. (Biol.), leading research fellow (e-mail: kostolan@yandex.ru).

For citation: Kostyunina OV. [Review of SNPs associated with eggshell quality]. Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2024; 38(6):27–38. Russian. doi: 10.53859/02352451_2024_38_6_27

Одна из наиболее важных задач птицеводства – получение пищевого и инкубационного яйца высокого качества. Особое значение в этом аспекте приобретает качество скорлупы, как определяющего фактора при инкубации и транспортировке яиц. Скорлупа яиц обеспечивает защиту от патогенных и физических воздействий, одновременно обеспечивая основные метаболические и питательные потребности растущего птичьего эмбриона [1]. Снижение прочности яичной скорлупы, трещины и бой яйца обуславливают экономические потери, которые могут достигать 8...11 % от общего объема производства яиц [2, 3]. Поэтому высокое качество скорлупы – одно из важнейших критериев, на который производители яиц обращают внимание. На прочность скорлупы могут оказывать влияние различные факторы, такие как возраст, порода, система

выращивания [4], время года [5], продолжительность хранения [6], генетические факторы [7], несбалансированное кормление [8], заболевания и стресс [9].

Генетическая архитектура признаков качества скорлупы яиц, т.е. локусов количественных признаков (QTL), которые влияют на эти признаки, недостаточно изучена [10]. Эта статья представляет собой обзор исследований по поиску геномных областей и однонуклеотидных полиморфизмов (SNP), ассоциированных с качеством яичной скорлупы, прежде всего с ее прочностью, для определения спектра мутаций, рассматриваемых в качестве потенциальных генетических маркеров показателей качества яичной скорлупы.

Для поиска информации использовали различные литературные источники, в которых были представлены результаты ассоциативных исследований по определению

нию генов, ассоциированных с показателями качества скорлупы, в том числе ее толщиной, прочностью и жесткостью, депонированные в электронной базе данных PubMed, а также база данных Chicken Quantitative Trait Locus (QTL) (Chicken QTLdb) [11]. В поисковых запросах использовали следующие основные ключевые слова и комбинации: куры, скорлупа, GWAS, eggshell quality (качество яичной скорлупы), SNP, gene (ген).

База данных Chicken QTLdb [11] содержит сведения о двенадцати крупных исследованиях по поиску SNP, связанных с признаками, характеризующими качество

яичной скорлупы, которые были выполнены с привлечением ранее идентифицированных SNP в генах, участвующих в функции скорлуповой железы [12] и показавших влияние на яичную продуктивность [13...15], а также обнаруженных посредством полногеномных ассоциативных исследований [16...18]. Исследования проводили на различных породах и кроссах птицы. Такие SNP были локализованы на хромосомах 1...9, 11...12, 19...22, 24, 26...28, z (см. табл.).

В общей сложности было идентифицировано 67 мутаций, ассоциированных с показателями качества

Таблица. **SNP, связанные с показателями качества скорлупы, представленные в Chicken QTLdb (версия генома bGalGal1.mat.broiler.GRCg7b)**

Признак	SNP	Порода	GGA*	Позиция	Тип	Ген кандидат	Ал- ле- ли	Источ- ник
Жесткость скорлупы	rs316884768	коммерческая чистая линия	1	121187871	интронный вариант	RPS6KA3	A/G	[10]
Эффективная толщина скорлупы	rs316793137	F2	1	66986045	миссенс вариант	ABCC9	G/A	[17]
Эффективная толщина скорлупы; толщина, прочность скорлупы	rs312347405	F2	1	64194996	миссенс вариант	PIK3C2G	C/G	[17, 20]
Эффективная толщина скорлупы	rs314218674	F2	1	60596478	миссенс вариант	RAD52	G/A	[17]
Эффективная толщина скорлупы	rs312660069	F2	1	61172302	миссенс вариант	DCP1B	G/A	[17]
Эффективная толщина скорлупы	rs15301807	F2	1	67010299	интронный вариант	KCNJ8	C/A	[17]
Эффективная толщина скорлупы	rs313822026	F2	1	60522001	интронный вариант	WNK1	G/C	[17]
Эффективная толщина скорлупы	rs314985144	F2	1	66959556	интронный вариант	ABCC9	G/A	[17]
Эффективная толщина скорлупы	rs316011750	F2	1	67791684	интронный вариант	ITPR2	C/T	[17]
Толщина скорлупы	rs13968878	белый леггорн	1	166835540	интронный вариант	ENOX1	G/A	[19]
Толщина скорлупы	rs13978498	белый леггорн	1	174913638	межгенный вариант		T/C	[19]
Толщина скорлупы	rs13990201	белый леггорн	1	185751757	межгенный вариант		G/T	[19]
Толщина, прочность скорлупы	rs316607577	F2	1	67894137	миссенс вариант	ITPR2	T/C	[20]
Толщина, прочность скорлупы	rs316447591	F2	1	67740716	замена на 3' конце гена	ITPR2	A/C	[20]
Жесткость скорлупы, толщина скорлупы, прочность скорлупы	J00895 g8605.C>G	Род-Айленд	2	67425019	экзонный вариант	OVAL (SERPINB14)	C/G	[12]
Прочность, толщина, жесткость скорлупы	rs14230405	Род-Айленд	2	104898957	межгенный вариант		T/C	[21]
Прочность	rs16093617	плимутрок	2	105765071	миссенс вариант	DSG2	A/G	[21]
Жесткость, толщина	rs14230514	Род-Айленд	2	105029661	межгенный вариант		C/T	[21]
Жесткость скорлупы	rs315865924	коммерческая чистая линия	2	47094956	межгенный вариант		T/C	[10]
Жесткость скорлупы	rs317794427	коммерческая чистая линия	2	128864382	межгенный вариант		A/G	[10]
Толщина скорлупы	rs14240104	белый леггорн	2	116952817	межгенный вариант		A/G	[19]

Продолжение таблицы.

Признак	SNP	Порода	GGA*	Позиция	Тип	Ген кандидат	Ал- ле- ли	Источ- ник
Прочность скорлупы	rs14177656	ресурсная популяция	2	46793563	межгенный вариант		C/T	[22]
Прочность скорлупы	rs80751674	коммерческая чистая линия	2	114550026	интронный вариант	PDE7A	A/G	[10]
Жесткость скорлупы	U60211 g2571.G>A	Род-Айленд	3	48719302	замена на 5'-конце гена	ESR1	G/A	[12]
Прочность скорлупы	rs16298113	Род-Айленд	3	71005865	межгенный вариант		C/T	[21]
Прочность скорлупы	rs15403174	Род-Айленд	3	78812837	интронный вариант	BCKDHB	C/T	[21]
Прочность скорлупы	rs14383958	Род-Айленд	3	79450390	межгенный вариант		G/A	[21]
Жесткость скорлупы	AF148716 c1110.C>G	Род-Айленд	4	45246731	экзонный вариант	OC116 (MEPE)	G/C	[12]
Жесткость скорлупы, толщина скорлупы	AM076827 g310.C>T	Род-Айленд	4	45249011	замена на 5'-конце гена	OC116 (MEPE)	C/T	[12]
Прочность скорлупы	U01844 g668.A>T	Род-Айленд	4	45237466	экзонный вариант	SPP1	A/T	[12]
Прочность скорлупы	rs14739643	ресурсная популяция	4	35796842	интронный вариант	CCSER1	G/A	[22]
Прочность скорлупы	NC_006092 A2205G	Худан	5	7202934	экзонный вариант	PTH	A/G	[13]
Прочность скорлупы	rs14516952	ресурсная популяция	5	12872696	интронный вариант	KCNQ1	G/A	[22]
Жесткость скорлупы	rs14581786	Род-Айленд	6	21274401	интронный вариант	MYOF	A/G	[21]
Толщина маммиллярного слоя	rs313308902	F2	6	22316275	замена на 5'-конце гена	LOC124418397	A/C	[17]
Прочность скорлупы	rs14562446	белый леггорн	6	4290833	интронный вариант	NRG3	G/T	[19]
Прочность скорлупы	rs13562188	белый леггорн	6	4693497	межгенный вариант		G/A	[19]
Жесткость скорлупы	rs14610843	коммерческая чистая линия	7	15413775	интронный вариант	AGPS	A/G	[10]
Прочность скорлупы	rs16589956	линия с белыми яйцами	7	15439511	интронный вариант	NFE2L2	T/C	[16]
Прочность скорлупы	rs15864122	линия с белыми яйцами	7	23163690	миссенс вариант	XRCC5	G/C	[16]
Прочность скорлупы	rs14617583	линия с белыми яйцами	7	23667071	интронный вариант	GYPC	C/T	[16]
Прочность скорлупы	rs14618292	линия с белыми яйцами	7	24235257	миссенс вариант	CNTNAP5	G/T	[16]
Жесткость скорлупы	rs314600781	коммерческая чистая линия	8	2208324	интронный вариант	NEK7	C/T	[10]
Толщина скорлупы, прочность скорлупы	NM_205186 g1623C>T	карликовая несушка	8	24360119	экзонный вариант	LRP8	C/T	[15]
Жесткость скорлупы	AB520630 g284. T>G	белый леггорн	9	22148441	экзонный вариант	OCX-32 (RARRES1)	T/G	[14]
Жесткость скорлупы	AB520630 g6144. T>C	белый леггорн	9	22154303	экзонный вариант	OCX-32 (RARRES1)	T/C	[14]
Жесткость скорлупы	AB520630 g7061. A>C	белый леггорн	9	22155220	экзонный вариант	OCX-32 (RARRES1)	A/C	[14]
Толщина маммиллярного слоя скорлупы	rs314546938	F2	9	5044371	межгенный вариант		C/T	[17]
Толщина скорлупы	AM076826 g626.C>T	Род-Айленд	9	22154177	интронный вариант	OCX-32 (RARRES1)	C/T	[12]
Прочность скорлупы	rs15950345	коммерческая чистая линия	9	9875096	миссенс вариант	ZBTB38	A/G	[10]
Толщина скорлупы, прочность скорлупы	rs14022717	белый леггорн	11	8566098	интронный вариант	ZNF536	T/G	[19]
Прочность скорлупы	rs15656643	линия с белыми яйцами	12	12426966	интронный вариант	FHIT	G/T	[16]

Окончание таблицы.

Признак	SNP	Порода	GGA*	Позиция	Тип	Ген кандидат	Ал- ле- ли	Источ- ник
Прочность скорлупы	rs315211313	коммерческая чистая линия	12	9415524	интронный вариант	LOC101750361	A/C	[10]
Прочность скорлупы	rs15047274	белый леггорн	19	4848854	интронный вариант	TAF15	A/G	[19]
Жесткость скорлупы	rs15173841	коммерческая чистая линия	20	6646759	интронный вариант	PREX1	G/A	[10]
Толщина скорлупы	rs14284021	белый леггорн	21	3524659	замена в некодирующей последовательности экзона в некодирующем транскрипте	LOC121107382	G/A	[19]
Жесткость скорлупы	rs314498795	коммерческая чистая линия	22	2756848	межгенный вариант		A/T	[10]
Жесткость скорлупы	rs317328048	коммерческая чистая линия	24	4115655	интронный вариант	NECTIN1	T/G	[10]
Толщина скорлупы	rs16196468	белый леггорн	24	3412786	замена в некодирующей последовательности экзона в некодирующем транскрипте	LOC107055055	G/A	[19]
Прочность скорлупы	rs316624114	коммерческая чистая линия	24	3945060	интронный вариант	TRIM29	G/A	[10]
Прочность скорлупы	rs316174684	коммерческая чистая линия	24	4119788	вариант сплайсинга полипиримидинового пути	NECTIN1	C/T	[10]
Толщина скорлупы	rs736368342	белый леггорн, дунсян	26	395549	интронный вариант	ARL8A	A/G	[18]
Толщина скорлупы	rs735278795	белый леггорн, дунсян	26	395616	интронный вариант	ARL8A	G/A	[18]
Прочность скорлупы	rs13606694	белый леггорн	26	4377839	интронный вариант	C6ORF106	G/A	[19]
Толщина скорлупы	rs16208202	белый леггорн	27	4944472	интронный вариант	ATP6V0A1	A/G	[19]
Прочность скорлупы	rs313315631	коммерческая чистая линия	28	1128966	интронный вариант	RPL36	A/G	[10]
Прочность скорлупы	rs14785975	ресурсная популяция	z	11984515	синонимичный вариант	LOC427439	T/C	[22]

*GGA – хромосома курицы, тип мутации приведен по Д. И. Борисевичу с соавт. [23].

скорлупы. Большая часть SNP, показавших связь с признаками качества скорлупы, локализована на хромосомах 1 – 14 шт., 2 – 9 шт. и 9 – 6 шт. (рис. 1).

Основная часть идентифицированных мутаций соответствовала интронным вариантам – 43,3 %, в межгенных регионах выявлено 19,4 % SNP, 13,4 % относились к миссенс-мутациям, экзонным вариантам соответствовало 11,9 % мутаций (рис. 2)

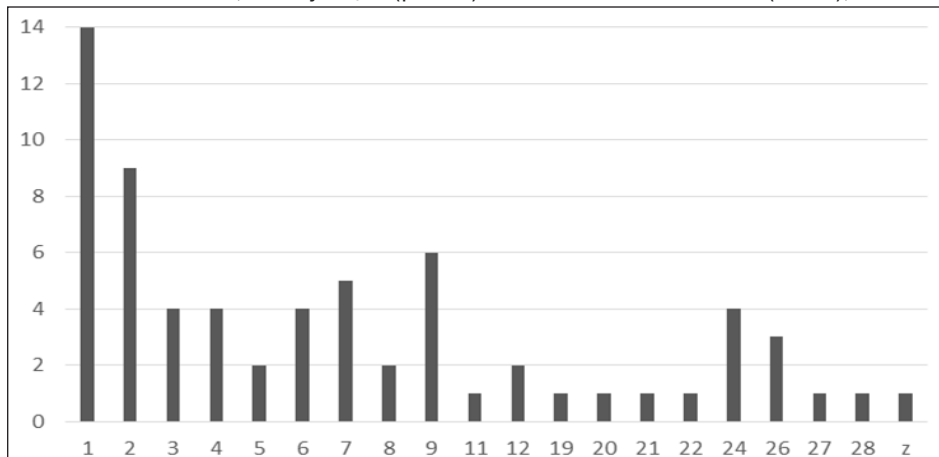


Рис. 1. Распределение идентифицированных SNP по хромосомам.

Одними из первых ассоциативных исследований полиморфизма генов с показателями качества скорлупы были проведены Dunn с коллегами [12]. Они изучали качество яичной скорлупы у 2000 коммерческих племенных кур и выполняли ассоциативный анализ генов-кандидатов яичной продуктивности и генов органического матрикса яичной скорлупы: овоклеидин-116 (MEPE), остеопонтин (SPP1), овокаликсин-32 (RARRES1), овотрансферрин (LTF), овальбумин (OVAL) и овокаликсин-36, а также ключевых генов, отвечающих за поддержание и функцию скорлуповой железы – эстрогеновый рецептор (ESR1) и карбоангидраза II (CAII). Были обнаружены ассоциации для овальбумина с жесткостью, прочностью и толщиной скорлупы; остеопонтина с прочностью скорлупы, овоклеидина-116 с толщиной скорлупы; гена RARRES1 с толщиной маммиллярного слоя; гена ESR1 с динамической жесткостью.

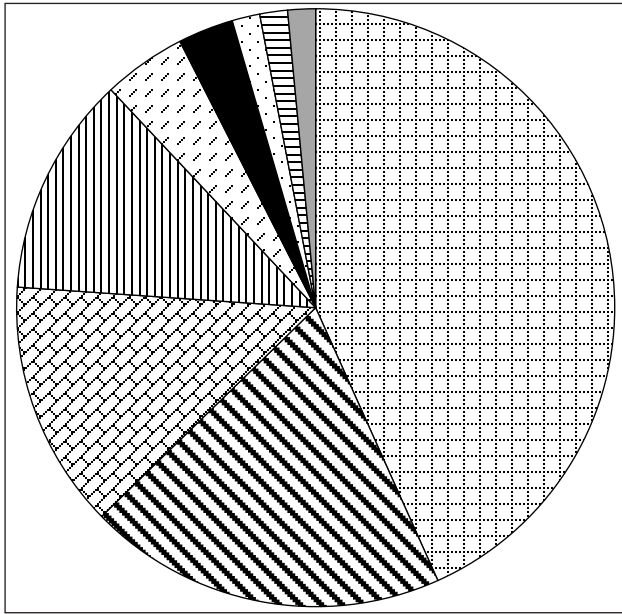


Рис. 2. Суммарная статистика для идентифицированных SNP: ▨ – интронный вариант, ■ – межгенный вариант, ▩ – миссенс вариант, ▤ – экзонный вариант, ▦ – замена на 5'-конце гена, ■ – замена в некодирующей последовательности экзона в некодирующем транскрипте, ▤ – вариант сплайсинга полипиримидинового пути, ▦ – замена на 3'-конце гена, ▨ – синонимичный вариант.

Паратиреоидный гормон, выделяемый паращитовидной железой животных, играет важную роль в регуляции обмена кальция и фосфатов. Jiang и соавторы [13] исследовали полиморфизм гена *PTH* у 300 кур породы худан и обнаружили, что мутация A2205G (GenBank NC_006092) была ассоциирована с прочностью скорлупы – у носителей генотипов GG и AG прочность была выше ($p < 0,05$).

Takahashi и сотрудники [14] определили нуклеотидные последовательности шести экзонов гена овокаликсина-32 (*RARRES1*) и проанализировали связь между полиморфизмом в этом гене и признаками яичной скорлупы. Было идентифицировано три гаплотипа (W, M и S), в результате исследований показано, что жесткость скорлупы особей WW-диплотипа была достоверно выше, чем у SS, WM, MS и WM-диплотипов. Анализ гаплотипических эффектов показал значительные различия между W- и S-гаплотипами по жесткости. Этот показатель у носителей M-гаплотипа был статистически значимо ниже, чем W- и S-гаплотипов.

Abasht с коллегами [16] выполняли полногеномные исследования с использованием панели из 3000 SNP у кур двух яичных линий компании Hy-Line Int. линия 1 (белое яйцо) и линия 2 (коричневое яйцо). В результате полногеномного ассоциативного анализа для показателя прочности скорлупы у линии кур с белыми яйцами были идентифицированы rs16589956, rs15864122, rs14617583, rs14618292, rs15656643 в генах *NFE2L2*, *XRCC5*, *GYPC*, *CNTNAP5*, *FHIT*, соответственно. Duan и сотрудники [17] изучали толщину и эффективную толщину яичной скорлупы и маммиллярного слоя, плотность маммиллярной оболочки у 927 кур F2, генотипированных с использованием SNP панели Affymetrix Chicken 600 K. Посредством одномерного анализа было идентифицировано 719, 784, 1 и 10 значимых SNP, ассоциированных с толщиной и эффективной толщиной яичной скорлупы, толщиной и плотностью маммиллярного слоя, соответственно. В качестве кандидатных мутаций предложены миссенс-мутации, а именно rs316793137, rs312347405, rs314218674, rs312660069, rs15301807, rs313822026,

rs314985144, rs316011750, rs314546938 и rs313308902. SNP rs15301807, rs313822026, rs314985144, rs316011750, которые внесли вклад 3,2...6,3 % в фенотипическую вариабельность толщины скорлупы. SNP rs314546938 объясняет 3,34 % вариабельности толщины маммиллярного слоя, а rs313308902 объясняет 3,91 % вариабельности толщины маммиллярного слоя. Liao с коллегами [18] с использованием GGRS (genotyping by genome reducing and sequencing, генотипирование методом сокращения и секвенирования генома) и последующего GWAS анализа кур породы белый леггорн идентифицировали 2 мутации в гене *ARL8A* (rs736368342, rs735278795), которые показали свою связь с толщиной яичной скорлупы. Полногеномные исследования с использованием биочипа 60K SNP Illumina iSelect, содержащего 57636 SNP, были выполнены на 385 курах породы белый леггорн и 361 карликовой несушке [19]. GWAS анализ позволил выявить 12 SNP, значимо ассоциированных с толщиной и прочностью скорлупы. Особое внимание авторы обращают на два SNP rs13968878 и rs13978498, один из них ($P=9,21E-07$) расположен в гене *LOC418918*, а другой ($P=1,89E-07$) находится примерно в 22428 п.н. от гена *ENOX1*. В исследовании Romé с коллегами [10] 438 петухов чистой линии компании Novogen были прогенотипированы по 580961 SNP с использованием чипа Affymetrix Axiom 600 K. Последующий GWAS анализ позволил выявить 14 SNP, значимо ассоциированных с жесткостью и прочностью скорлупы, 10 из которых были локализованы в пределах генов. Sun и сотрудники [20], используя такой же чип на особях F2 (Белый Леггорн × китайская аборигенная линия кур Dongxiang), с помощью GWAS анализа определили SNP, которые были значимо ассоциированы с толщиной и прочностью яичной скорлупы, три из них предложены в качестве кандидатов для показателей качества. Они локализованы в генах *PIK3C2G* и *ITPR2*. Гомозиготы обладали лучшим качеством яичной скорлупы и могли частично противодействовать негативному эффекту процесса старения. Tuiskula-Haavisto с коллегами [21] выбрали наиболее перспективные аутосомные области QTL, влияющие на качество яичной скорлупы на хромосомах 2, 3, 6, 14 из более раннего эксперимента и выполнили генотипирование по 845 SNP с использованием Illumina BeadXpress. Они обнаружили несколько мутаций, ассоциированных с признаками качества скорлупы, наиболее значимые результаты получены по rs14230405 и rs14230514 у кур породы род-айленд. Полногеномные исследования, проведенные на ресурсной популяции компании Hy-Line Int. ($n=4500$) с использованием чипа 42K Illumina [22], позволили выявить rs14177656, rs14739643, rs14516952, rs14785975, из которых последние три локализованы в пределах генов *CCSER1*, *KCNQ1*, *LOC427439*, соответственно.

Для функциональной аннотации идентифицированных генов использовали базу данных <https://www.genecards.org/> [24]. Три мутации rs316011750, rs316607577, rs316447591 [17, 20] обнаружены в гене *ITPR2*. Белок, кодируемый этим геном, принадлежит к семейству инозитол-1,4,5-трифосфатных рецепторов, члены которого считают вторичными каналами внутриклеточного высвобождения кальция. Эти белки опосредуют повышение цитоплазматического кальция в ответ на активированное рецептором производство инозитолтрифосфата. Передача сигналов, опосредованная рецептором инозитолтрифосфата, участвует во многих процессах, включая миграцию клеток, деление клеток, сокращение гладких мышц и передачу сигналов нейронам. Гаплотипный блок, включающий этот ген, был связан с конверсией корма у кур [25]. *ITPR2* был

идентифицирован в предполагаемой области отпечатка селекции, который, возможно, связан с репродуктивными признаками кур, а также предложен в качестве гена-кандидата жирового обмена у кур [26]. *ITPR2* был идентифицирован при исследовании генетической адаптации кур к тропическому климату [27]. Этот ген связан с кристаллической структурой яичной скорлупы [28].

Мутации rs316793137 и rs314985144 [17] локализованы в гене *ABCC9*. Белок, кодируемый этим геном – член суперсемейства транспортеров АТФ-связывающей кассеты (ABC). Белки ABC транспортируют различные молекулы через вне- и внутриклеточные мембраны. Считают, что этот белок формирует АТФ-чувствительные калиевые каналы в сердечных, скелетных, сосудистых гладких мышцах. *ABCC9* предложен в качестве регуляторных генов, ответственных за реакцию курицы на тепловой стресс [29].

Мутации rs736368342 и rs735278795 [18] расположены в гене *ARL8A*. *ARL8A* (фактор рибозилирования АДФ, подобный ГТФазе 8А) представляет собой ген, кодирующий белок. Играет роль в подвижности лизосом. В нейронах опосредует антероградный аксональный транспорт на большие расстояния пресинаптических везикул, связанных с лизосомами, необходимых для пресинаптического биогенеза и синаптической их функции. Может играть роль в сегрегации хромосом. *ARL8A* был идентифицирован в числе генов-кандидатов, которые предположительно влияют на количественное изменение красно-коричневой окраски кур [30].

Две мутации были идентифицированы в гене *NECTIN1* – rs317328048 и rs316174684 [10]. Белок, кодируемый этим геном, представляет собой кальций(2+)-независимую молекулу межклеточной адгезии [24].

Ген *OC116* (*MEPE*), две мутации в котором ассоциированы с качеством скорлупы, кодирует секретиремый кальций-связывающий фосфопротеин, который принадлежит к семейству белков малых интегрин-связывающих лигандов N-связанных гликопротеинов (*SIBLING*) – основной компонент матрицы яичной скорлупы. Играет важную роль в регуляции роста кальцита во время кальцификации яичной скорлупы. Может также регулировать процесс минерализации в развивающихся и растущих костях [12]. Ikeh с коллегами [31] обнаружили зависимость массы яйца, толщины и массы яичной скорлупы, индекса формы яйца и генотипов по *OC-116:c1110.C>G* у нигерийского тяжелого экотипа кур.

Мутация rs312347405, локализованная в гене *PIK3C2G*, была идентифицирована в двух независимых исследованиях [17, 20]. Белок, кодируемый этим геном, принадлежит к семейству фосфоинозитид-3-киназ (*PI3K*). *PI3-киназы* играют роль в сигнальных путях, участвуют в пролиферации клеток, онкогенной трансформации, выживании и миграции клеток, внутриклеточном транспорте белков. Этот белок содержит каталитический домен липидкиназы, а также С-концевой домен C2, характерный для *PI3-киназ* класса II. Домены C2 действуют как кальций-зависимые мотивы связывания фосфолипидов, которые опосредуют транслокацию белков на мембраны, а также могут опосредовать белок-белковые взаимодействия. *PIK3C2G* был предложен как потенциальный ген-кандидат для яйценоскости [32, 33].

OCX-32 (*RARRES1*) кодирует белок овокаликсин-32, представляющий собой распространенный мембранный белок яичной скорлупы птиц, который выступает компонентом среды матки птиц, присутствующим во время формирования яичной скорлупы [34].

Белок, кодируемый геном *ZNF536*, представляет собой высококонсервативный белок цинковых пальцев. Кодируемый белок наиболее распространен в мозге, где он негативно регулирует дифференцировку нейронов. Играет важную роль в развитии нейронов переднего мозга, участвующих в социальном поведении и стрессе [35]. На основании полногеномного сканирования при поиске отпечатков отбора у холодоустойчивой породы кур – шантеклер была определена важная область, содержащая *ZNF536*, которая связана с нервной системой при адаптации к холоду [36].

AGPS – член семейства *FAD*-связывающих оксидоредуктаз/трансфераз типа 4. Он кодирует белок, который катализирует второй этап биосинтеза эфирных липидов. *ATP6V0A1* кодирует компонент вакуолярной АТФазы (V-АТФазы), многосубъединичного фермента, который опосредует подкисление эукариотических внутриклеточных органелл. Полногеномный ассоциативный анализ живой массы цыплят бройлеров в возрасте 35 дней показал, что один из значимых SNP локализован в гене *ATP6V0A1* [37].

Ген *BCKDHB* кодирует бета-субъединицу E1 дегидрогеназы кетокислот с разветвленной цепью, которая представляет собой мультиферментный комплекс, связанный с внутренней мембраной митохондрий. Этот ферментный комплекс участвует в катаболизме аминокислот с разветвленной цепью [24].

C6orf106 (*ILRUN*) кодирует белок с N-концевым убиквитин-ассоциированным (UBA)-подобным доменом и центральным соседом домена, подобного гену 1 *BRCA1* (*NBR1*). Белок действует как ингибитор транскрипции противовирусных и противовоспалительных цитокинов и как регулятор ренин-ангиотензин-альдостероновой системы (РААС) [24]. *CCSER1* (спиральный белок 1, богатый серином) представляет собой ген, кодирующий белок. Поиск QTL, ответственных за поведение кур, с использованием транскриптомного анализа, показал, что среди генов, уровень экспрессии которых в группах с различными фенотипами отличался, был идентифицирован ген *CCSER1* [38].

CNTNAP5 принадлежит к семейству нейрексина, члены которого функционируют в нервной системе позвоночных как молекулы и рецепторы клеточной адгезии. Этот белок, как и другие белки нейрексина, содержит повторы эпидермального фактора роста и домены ламинина G. Кроме того, он включает домен типа C F5/8, дискоидин/нейропилин- и фибриноген-подобные домены, а также N-концевые домены тромбоспондина. Может играть роль в правильном развитии и правильном функционировании периферической и центральной нервной системы, а также участвовать в клеточной адгезии и межклеточной коммуникации. Показано, что *CNTNAP5* потенциально связан со снижением эффективности канальцев для хранения спермы по мере старения кур [39] и с развитием эпителиальных складок соединения матки и влагалища кур [40].

Ген *DCP1B* кодирует член семейства белков, которые участвуют в удалении 5'-кэпа мРНК, что считается этапом регулируемого распада мРНК. Этот белок локализуется в цитоплазматических очагах – месте распада и обмена мРНК. Альтернативный сплайсинг приводит к образованию множества вариантов транскрипта. *DCP1B* локализован в области QTL, связанного с толщиной яичной скорлупы и прочностью скорлупы утиных яиц [41].

DSG2 кодирует член семейства белков десмоглеина и суперсемейства молекул клеточной адгезии кадгерина. Десмоглеины представляют собой кальцийс-

вязывающие трансмембранные гликопротеиновые компоненты десмосом, межклеточных соединений между эпителиальными, миокардиальными и другими типами клеток. Один из SNP, участвующий в развитии перьев, был обнаружен в экзонной области гена *DSG2* [42]. Нетолерантный SNP, обнаруженный при поиске отпечатков отбора кур яичного направления и бройлеров, был локализован в *DSG2* [26]. *ENOX1* кодирует белок, который участвует в путях транспорта электронов плазматической мембраны. Naqani и коллеги [43] обнаружили у японского перепела QTL показателей качества скорлупы примерно в этом же регионе (хромосома 1 172,99 Mb), в котором локализован ген *ENOX1*.

Белок, кодируемый геном *ESR1*, регулирует транскрипцию многих эстроген-индуцируемых генов, которые играют роль в росте, метаболизме, половом развитии, беременности и других репродуктивных функциях и экспрессируется во многих нерепродуктивных тканях. Мутация T1101C, расположенная в экзоне 4 гена *ESR1*, была достоверно связана с яйценоскостью кур в возрасте 30, 43, 57 и 66 недель ($p < 0,05$) и массой яйца ($p < 0,05$) [44]. Полиморфизм T57198C в интроне 3 гена *ESR1* был ассоциирован с живой массой, массой яйца и яйценоскостью кур [45].

Белок, кодируемый геном *FHIT*, представляет собой P1-P3-бис(5'-аденозил)трифосфатгидролазу, участвующую в пуриновом метаболизме. При исследовании конверсии корма бройлеров был обнаружен QTL, включающий ген *FHIT* [46]. *GYPE* ген, кодирующий белок, который считается минорным сиалогликопротеином в мембранах эритроцитов. Он предложен в качестве гена-кандидата для живой массы кур [47]. Белок, кодируемый геном *KCNJ8*, представляет собой интегральный мембранный белок и калиевый канал внутреннего выпрямителя. *KCNJ8* связывают с кристаллической структурой скорлупы [28]. *KCNQ1* кодирует потенциалзависимый калиевый канал, необходимый для фазы реполяризации сердечного потенциала действия. Показано, что ген *KCNQ1* связан с возникновением миопатий у бройлеров [48]. Гены *LOC101750361*, *LOC107055055*, *LOC121107382* и *LOC124418397* еще не охарактеризованы.

Ген *LOC427439* (*NIPBL*) кодирует гомолог продукта гена *Nipped-B* *Drosophila melanogaster* и белков сцепления сестринских хроматид грибов *Scd2*-типа. Белок дрозофилы облегчает связь между энхансером и промотором удаленных энхансеров и играет роль в регуляции развития [24]. *LRP8* кодирует члена семейства рецепторов липопротеинов низкой плотности (LDLR). Рецепторы липопротеинов низкой плотности представляют собой белки клеточной поверхности, которые играют роль как в передаче сигнала, так и в рецепторопосредованном эндоцитозе специфических лигандов для лизосомальной деградации. Кодируемый белок играет решающую роль в миграции нейронов во время развития. Ген *LRP8* связан с репродуктивным потенциалом уток и качеством яиц. Было обнаружено шесть мутаций в кодирующей области гена *LRP8*, связанных с яйценоскостью. Мутация с.528C>T была связана с яйценоскостью, возрастом первой кладки и живой массой. Мутация с.1371A>G связана только с яйценоскостью [49]. SNP *LRP8* (NM_205186.1, C1623T) помимо ассоциации с прочностью и толщиной скорлупы был ассоциирован с цветом желтка, индексом формы яйца и цветом скорлупы [15]. Показано, что *LRP8* значительно экспрессируется на пике производства яйцеклеток, что позволяет предположить его положительную роль в регулировании роста фолликулов в яичниках [50].

NEK7 кодирует протеинкиназу, играющую важную роль в развитии митотического клеточного цикла [24]. *NFE2L2* кодирует фактор транскрипции, который считается членом небольшого семейства белков основной лейциновой молнии (bZIP). Кодируемый фактор транскрипции регулирует гены, которые содержат элементы антиоксидантного ответа (ARE) в своих промоторах; многие из этих генов кодируют белки, участвующие в реакции на повреждение и воспаление, включая выработку свободных радикалов. *NFE2L2* как ключевой фактор транскрипции индуцирует ряд антиоксидантных генов в ответ на окислительный стресс, а также на повреждение и воспаление тканей [51]. rs312628231 вблизи гена *NFE2L2* связан с содержанием гетерофилов и соотношением гетерофилов к нейтрофилам у кур [52].

NRG3 – член семейства генов нейрегулина. Это семейство генов кодирует лиганды трансмембранных тирозинкиназных рецепторов ERBB3 и ERBB4 – членов семейства рецепторов эпидермального фактора роста. Связывание лиганда активирует внутриклеточные сигнальные каскады и индукцию клеточных ответов, включая пролиферацию, миграцию, дифференцировку и выживание или апоптоз. Этот ген кодирует нейрегулин 3 (NRG3). Показано, что делеция сдвига рамки считывания в экзоне 2 может влиять на уровень экспрессии определенных изоформ куриного *NRG3* [53].

OVAL (*SERPINB14*) кодирует неингибирующий серпин, белок яйца. Овальбумин – наиболее распространенный белок, присутствующий в яичном белке, на его долю приходится около 54 % общего яичного белка [54]. В промоторной области гена обнаружены SNP, образующие три гаплотипа – H1, H2 и H3, которые были ассоциированы с массой яйца и возрастом половой зрелости, единицей Хау (показатель качества белка, устанавливаемый по данным высоты белка и массы яйца) и индексом альбумина [54]. Экспрессия *OVAL* в яйцеводе кур связана со скоростью яйцекладки [55].

Белок, кодируемый геном *PDE7A*, принадлежит к семейству циклических нуклеотид-фосфодиэстераз (PDE) и подсемейству PDE7. Этот PDE гидролизует второй мессенджер, цАМФ (циклический аденозинмонофосфат), который рассматривают как регулятор и медиатор ряда клеточных ответов на внеклеточные сигналы. Регулируя клеточную концентрацию цАМФ, этот белок играет ключевую роль во многих важных физиологических процессах [24].

Белок, кодируемый геном *PREX1*, действует как фактор обмена гуаниновых нуклеотидов для семейства RHO малых GTP-связывающих белков (RAC). Было показано, что он связывается с RAC1 и активирует его путем обмена связанного GDP на свободный GTP. Кодируемый белок, который находится преимущественно в цитоплазме, активируется фосфатидилинозитол-3,4,5-трифосфатом и бета-гамма-субъединицами гетеротримерных G-белков. Ген *PREX1* связывают с ростом мышечной массы гусей [56].

PTH кодирует член семейства белков паращитовидной железы. Кодируемый препропротеин подвергается протеолитическому процессингу с образованием белка, который связывается с пептидным рецептором паратиреоидного гормона/родственного паратиреоидного гормона и регулирует уровни кальция и фосфата в крови. Избыточное производство кодируемого белка способствует возникновению гиперкальциемии и камням в почках. С другой стороны, дефектная обработка кодируемого белка может стать причиной гипопаратиреоза, и как следствие, привести к гипокальциемии и онемению.

Белок, кодируемый геном *RAD52*, имеет сходство с *Saccharomyces cerevisiae Rad52*, белком, важным для восстановления двухцепочечных разрывов ДНК и гомологичной рекомбинации. Этот генный продукт связывает концы одноцепочечной ДНК и опосредует взаимодействие ДНК-ДНК, необходимое для отжига комплементарных цепей ДНК. Также было обнаружено его взаимодействие с белком рекомбинации ДНК *RAD51*, что предполагает его роль в рекомбинации и репарации ДНК, связанной с *RAD51* [24].

Ген *RPL36* кодирует рибосомальный белок, который рассматривают как компонент субъединицы 60S. Белок принадлежит к семейству рибосомальных белков L36E. С использованием RNA-Seq обнаружено, что ген *RPL36* дифференциально экспрессируется в разных частях пера [57], а также при разном уровне фосфора в рационе [58].

RPS6KA3 кодирует члена семейства серин/треониновых киназ RSK (рибосомальная S6-киназа). Эта киназа содержит 2 неидентичных каталитических домена киназы и фосфорилирует различные субстраты, включая членов сигнального пути митоген-активируемой киназы (МАРК). Активность белка проявляется в контроле роста и дифференцировки клеток. Анализ связи полиморфизма Snp. 15.42.7455.S.1 (по базе данных UCSC SNP) гена *RPS6KA3* с характеристиками мышечных волокон у кур не показал значимых различий [59].

Белок, кодируемый геном *SPP1*, участвует в прикреплении остеокластов к минерализованному костному матриксу. Кодируемый белок секретируется и связывает гидроксипатит с высоким сродством. Рецептор витронектина остеокластов обнаружен в клеточной мембране и может участвовать в связывании с этим белком. Этот белок также относят к цитокинам, который усиливает экспрессию гамма-интерферона и интерлейкина-12. В исследовании Zhang с коллегами [60] экспрессия остеопонтина (*SPP1*) была снижена в группе с низкой прочностью яичной скорлупы, по сравнению с группой с нормальной прочностью яичной скорлупы.

TAF15 кодирует члена семейства РНК-связывающих белков ТЕТ. Кодируемый белок играет роль в транскрипции гена РНК-полимеразы II как компонент особого подмножества комплексов мультисубъединичного фактора инициации транскрипции TFIID [24]. Белок, кодируемый геном *TRIM29*, принадлежит к семейству белков TRIM. Он имеет несколько мотивов из цинковых пальцев и мотив лейциновой молнии. *TRIM29* уток отрицательно регулирует выработку интерферонов типа I и участвует в регуляции иммунного ответа [61].

WNK1 кодирует члена подсемейства серин/треониновых протеинкиназ WNK. Закодированный белок может быть ключевым регулятором артериального давления, контролируя транспорт ионов натрия и хлорида. Белок, кодируемый геном *XRCC4*, представляет собой субъединицу гетеродимерного белка Ku массой 80 килodalтон, который также известен как АТФ-зависимая ДНК-хеликаза II или белок репарации ДНК *XRCC5*. Ku рассматривают как ДНК-связывающий компонент ДНК-зависимой протеинкиназы и действует вместе

с комплексом ДНК-лигазы IV-*XRCC4* при репарации двухцепочечного разрыва ДНК путем негомологичного соединения концов и завершении V (D) [24].

Белок, кодируемый геном *ZBTB38*, представляет собой активатор транскрипции с цинковым пальцем, который связывает метилированную ДНК. Кодируемый белок может образовывать гомодимеры или гетеродимеры посредством доменов цинковых пальцев [24].

Выявленные мутации локализованы в генах, выполняющих важные функции, а зачастую участвующие в процессах обмена кальция в организме, что позволяет их рассматривать как перспективные в качестве генов-кандидатов показателей качества яичной скорлупы.

Выводы. В последние годы проводится все больше исследований, посвященных изучению генетических факторов, влияющих на формирование количественных и качественных признаков сельскохозяйственных животных, однако исследований, направленных на поиск ассоциаций генетических маркеров с прочностью, толщиной и жесткостью скорлупы яиц выполнено относительно немного. По результатам четырех экспериментов, основанных на заранее определенных SNP, связь которых с яйценоскостью и показателями качества скорлупы была спрогнозирована, и восьми экспериментов, выполненных с использованием полногеномных методов исследований и GWAS анализа идентифицировано 67 мутаций, большая часть которых локализована в пределах генов. Наибольший интерес в качестве кандидатов, ассоциированных с показателями качества скорлупы, представляют собой гены, задействованные в обмене кальция, как имеющие непосредственное отношение к процессу образования скорлупы, и минеральном обмене в целом. Спектр мутаций, рассматриваемых в качестве потенциальных генетических маркеров показателей качества яичной скорлупы, включает в себя полиморфизмы в генах кальциевого обмена – *ITPR2*, *OC116 (MEPE)*, *NECTIN1*, *DSG2*, *PTH*, *PIK3C2G*, *DSG2*, *OCX-32 (RARRES1)*; минерального обмена – *ABCC9*, *SPP1*, *KCNJ8*, *KCNQ1*, *WNK1*, а также в тех генах, связь которых с анализируемым признаком была обнаружена на других видах птицы – *DCP1B* и *ENOX1*.

Наличие эффектов SNP в генах, участвующих в различных метаболических процессах, расширяет знания о новых участках генома, SNP в которых могут влиять на показатели качества скорлупы, а также другие количественные признаки, представляющие интерес для дальнейшего изучения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счет средств бюджета института. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Литература.

1. *Biotechnological applications of eggshell: Recent advances* / T. A. E. Ahmed, L. Wu, M. Younes, et al. // *Front Bioeng Biotechnol*. 2021. Vol. 9. Article 675364. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/bioengineering-and-biotechnology/articles/10.3389/fbioe.2021.675364/full> (дата обращения: 06.04.2024). doi: 10.3389/fbioe.2021.675364.
2. *Physical and mechanical properties of eggshell as affected by chicken breed and flock age* / M. M. Fathi, A. Galal, U. M. Ali, et al. // *British Poultry Science*. 2019. Vol. 60. No. 5. P. 506–512. doi: 10.1080/00071668.2019.1621992.
3. Hamilton, R. M. G., Bryden W. L. *Relationship between egg shell breakage and laying hen housing systems – an overview* // *World's Poultry Science Journal*. 2021. Vol. 77. No. 2. P. 249–266. doi: 10.1080/00439339.2021.1878480.

4. Sokolowicz Z., Krawczyk J., Dykiel M. The effect of the type of alternative housing system, genotype and age of laying hens on egg quality // *Annals of Animal Science*. 2018. Vol. 18. No. 2. P. 541–556. doi: 10.2478/aoas-2018-0004.
5. Effect of age and season on production performance and egg quality of laying hens from different rearing systems / S. Rakonjac, M. D. Petrovic, S. Bogosavljevic-Boskovic, et al. // *The Journal of Animal and Plant Science*. 2018. Vol. 28. No. 6. P. 1602–1608.
6. The influence of the conditions of acquisition and storage of table eggs on changes in their quality and the presence of mycobiota and *Fusarium* mycotoxins / L. Tomczyk, T. Szablewski, K. Stuper-Szablewska, et al. // *Poultry science*. 2019. Vol. 98. No. 7. P. 2964–2971. doi: 10.3382/ps/pez156.
7. Comparison between different breeds of laying hens in terms of eggshell translucency and its distribution in various ends of the eggshell / H. D. Zhang, X. F. Zhao, Z. Z. Ren, et al. // *Poult Sci*. 2021. Vol. 100. No. 12. Article 101510. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579121005320?via%3Dihub> (дата обращения: 06.04.2024). doi: 10.1016/j.psj.2021.101510.
8. Productive performance, eggshell quality, and eggshell ultrastructure of laying hens fed diets supplemented with organic trace minerals / C. Stefanello, T. C. Santos, A. E. Murakami, et al. // *Poult Sci*. 2014. Vol. 93. No. 1. P. 104–113. doi: 10.3382/ps.2013-03190.
9. Cheng X., Ning Z. Research progress on bird eggshell quality defects: a review // *Poult Sci*. 2023. Vol. 102. No. 1. Article 102283. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579122005788?via%3Dihub> (дата обращения: 07.04.2024). doi: 10.1016/j.psj.2022.102283.
10. GWAS analyses reveal QTL in egg layers that differ in response to diet differences / H. Rome, A. Varenne, F. Herault, et al. // *Genet Sel Evol*. 2015. Vol. 47. Article 83. URL: <https://gsejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12711-015-0160-2> (дата обращения: 07.04.2024). doi:10.1186/s12711-015-0160-2.
11. Chicken Quantitative Trait Locus (QTL) (Chicken QTLdb). URL: <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/GG/index> (дата обращения: 10.01.2024).
12. Polymorphisms in eggshell organic matrix genes are associated with eggshell quality measurements in pedigree Rhode Island Red hens / I. C. Dunn, N. T. Joseph, M. Bain, et al. // *Anim Genet*. 2009 Vol. 40. No. 1. P. 110–114. doi: 10.1111/j.1365-2052.2008.01794.x.
13. Single nucleotide polymorphism in the parathyroid hormone gene and effects on eggshell quality in chickens / R. S. Jiang, Z. Xie, X. Y. Chen, et al. // *Poult Sci*. 2010. Vol. 89. No. 10. P. 2101–2105. doi: 10.3382/ps.2010-00888.
14. Association between ovocalyxin-32 gene haplotypes and eggshell quality traits in an F2 intercross between two chicken lines divergently selected for eggshell strength / H. Takahashi, O. Sasaki, K. Nirasawa, et al. // *Anim Genet*. 2010. Vol. 41. No. 5. P. 541–544. doi: 10.1111/j.1365-2052.2010.02034.x.
15. Low-density lipoprotein receptor-related protein 8 gene association with egg traits in dwarf chickens / J. F. Yao, Z. X. Chen, G. Y. Xu, et al. // *Poult Sci*. 2010. Vol. 89. No. 5. P. 883–886. doi: 10.3382/ps.2009-00613.
16. Extent and consistency of linkage disequilibrium and identification of DNA markers for production and egg quality traits in commercial layer chicken populations / B. Abasht, E. Sandford, J. Arango, et al. // *BMC Genomics*. 2009. Vol. 10. Article S2. URL: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2164-10-S2-S2> (дата обращения: 03.04.2024). doi: 10.1186/1471-2164-10-S2-S2.
17. Genetic architecture dissection by genome-wide association analysis reveals avian eggshell ultrastructure traits / Z. Duan, C. Sun, M. Shen, et al. // *Sci Rep*. 2016. Vol. 6. Article 28836. URL: <https://www.nature.com/articles/srep28836> (дата обращения: 23.03.2024). doi: 10.1038/srep28836.
18. Genome-wide association study reveals novel variants for growth and egg traits in Dongxiang blue-shelled and White Leghorn chickens / R. Liao, X. Zhang, Q. Chen, et al. // *Anim Genet*. 2016. Vol. 47. No. 5. P. 588–596. doi: 10.1111/age.12456.
19. A genome-wide SNP scan reveals novel loci for egg production and quality traits in White Leghorn and Brown-Egg dwarf layers / W. Liu, D. Li, J. Liu, et al. // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6. No. 12. Article e28600. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0028600> (дата обращения: 23.03.2024). doi:10.1371/journal.pone.0028600.
20. Genome-wide association study revealed a promising region and candidate genes for eggshell quality in an F2 resource population / C. Sun, L. Qu, G. Yi, et al. // *BMC Genomics*. 2015. Vol. 16. Article 565. URL: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-015-1795-7> (дата обращения: 24.03.2024). doi: 10.1186/s12864-015-1795-7.
21. Validated quantitative trait loci for eggshell quality in experimental and commercial laying hens / M. Tuiskula-Haavisto, M. Honkatukia, I. C. Dunn, et al. // *Anim Genet*. 2018. Vol. 49. No. 4. P. 329–333. doi: 10.1111/age.12671.
22. Genome-wide association study for egg production and quality in layer chickens / A. Wolc, J. Arango, T. Jankowski, et al. // *J Anim Breed Genet*. 2014. Vol. 131. No. 3. P. 173–182. doi: 10.1111/jbg.12086.
23. Уточнение статуса некоторых мутаций, считающихся патогенными, с помощью признаков безвредных мутаций / Д. И. Борисевич, Л. В. Шаталова, Д. О. Коростин, и др. // *Вестник Российского государственного медицинского университета*. 2016. № 1. С. 20–24.
24. URL: <https://www.genecards.org/> (дата обращения: 30.03.2024)
25. Genome-wide association studies for feed intake and efficiency in two laying periods of chickens / J. Yuan, K. Wang, G. Yi, et al. // *Genet Sel Evol*. 2015. Vol. 47. Article 82. URL: <https://gsejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12711-015-0161-1> (дата обращения: 24.03.2024). doi: 10.1186/s12711-015-0161-1.
26. Genome-wide characterization of genetic variants and putative regions under selection in meat and egg-type chicken lines / C. Boschiero, G. C. M. Moreira, A. A. Gheyas, et al. // *BMC Genomics*. 2018. Vol. 19. No. 1. Article 83. URL: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-018-4444-0> (дата обращения: 24.03.2024). doi: 10.1186/s12864-018-4444-0.
27. Genomic analyses reveal genetic adaptations to tropical climates in chickens / S. Tian, X. Zhou, T. Phuntsok, et al. // *iScience*. 2020. Vol. 23. No. 11. Article 101644. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2589004220308361> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1016/j.isci.2020.101644.
28. Genetic variations for the eggshell crystal structure revealed by genome-wide association study in chickens / Q. Li, Z. Duan, C. Sun, et al. // *BMC Genomics*. 2021. Vol. 22. No. 1. Article 786. URL: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-021-08103-1> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1186/s12864-021-08103-1.
29. Hosseinzadeh S., Hasanpur K. Whole genome discovery of regulatory genes responsible for the response of chicken to heat stress // *Sci Rep*. 2024. Vol. 14. Article 6544. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-024-56757-0> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1038/s41598-024-56757-0.
30. CREBBP and WDR 24 identified as candidate genes for quantitative variation in red-brown plumage colouration in the chicken / J. Fogelholm, R. Henriksen, A. Hoglund, et al. // *Sci Rep*. 2020. Vol. 10. No. 1. Article 1161. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-020-57710-7> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1038/s41598-020-57710-7.
31. Association of Ovocleidin-116 polymorphisms with egg quality traits of Nigerian heavy local chicken ecotype reared in derived savannah / N. Ikeh, H. Ndofo-Foleng, N. Nnaji, et al. // *Nigerian Journal of Animal Science*. 2023. Vol. 22. No. 1. P. 74–82.
32. Integration of transcriptome sequencing and whole genome resequencing reveal candidate genes in egg production of upright and pendulous-comb chickens / D. Cai, Z. Wang, Z. Zhou, et al. // *Poult. Sci*. 2023. Vol. 102. No. 4. Article 102504. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579123000305?via%3Dihub> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1016/j.psj.2023.102504.
33. Xiong X., Liu J., Rao Y. Whole genome resequencing helps study important traits in chickens // *Genes (Basel)*. 2023. Vol. 14. No. 6. Article 1198. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4425/14/6/1198> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.3390/genes14061198.

34. Variation in the ovocalyxin-32 gene in commercial egg-laying chickens and its relationship with egg production and egg quality traits / J. E. Fulton, M. Soller, A. R. Lund, et al. // *Anim Genet.* 2012. Vol. 43(S1). P. 102–113. doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02384.x.
35. Phenotypic landscape of Schizophrenia-associated genes defines candidates and their shared functions / S. B. Thyme, L. M. Pieper, E. H. Li, et al. // *Cell.* 2019. Vol. 177. No. 2. P. 478–491. doi: 10.1016/j.cell.2019.01.048.
36. Genome-wide scan for selective footprints and genes related to cold tolerance in Chantecler chickens / N. Y. Xu, W. Si, M. Li, et al. // *Zool Res.* 2021. Vol. 42. No. 6. P. 710–720. doi: 10.24272/j.issn.2095-8137.2021.189.
37. A genome-wide association analysis for body weight at 35 days measured on 137,343 broiler chickens / C. Dadousis, A. Somavilla, J. J. Ilska, et al. // *Genet Sel Evol.* 2021. Vol. 53. No. 1. Article 53. URL: <https://gsejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12711-021-00663-w> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1186/s12711-021-00663-w.
38. Identification of candidate genes responsible for innate fear behavior in the chicken / T. Ochiai, M. Sakaguchi, S. I. Kawakami, et al. // *G3 (Bethesda).* 2023. Vol. 13. No. 2. Article jkac316. URL: <https://academic.oup.com/g3journal/article/13/2/jkac316/6861905> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1093/g3journal/jkac316.
39. Transcriptome analysis and identification of age-associated fertility decreased genes in hen uterovaginal junction / L. Yang, S. Li, C. Mo, et al. // *Poult Sci.* 2021. Vol. 100. No. 3. Article 100892. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579120309433> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1016/j.psj.2020.12.005.
40. Transcriptome identification of genes associated with uterus-vagina junction epithelial folds formation in chicken hens / L. Yang, J. Cai, L. Rong, et al. // *Poult Sci.* 2023. Vol. 102. No. 6. Article 102624. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579123001487> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1016/j.psj.2023.102624.
41. Integrating transcriptome, proteome and QTL data to discover functionally important genes for duck eggshell and albumen formation / F. Zhang, Z. T. Yin, J. F. Zhang, et al. // *Genomics.* 2020. Vol. 112. No. 5. P. 3687–3695. doi: 10.1016/j.ygeno.2020.04.015.
42. Whole-genome resequencing reveals aberrant autosomal SNPs affect chicken feathering rate / M. Qiu, C. Yang, H. Du, et al. // *Anim Biotechnol.* 2022. Vol. 33. No. 5. P. 884–896. doi: 10.1080/10495398.2020.1846545.
43. Association analysis of production traits of Japanese quail (*Coturnix japonica*) using restriction-site associated DNA sequencing / M. I. Haqani, M. Nakano, A. J. Nagano, et al. // *Sci Rep.* 2023. Vol. 13. No. 1. Article 21307. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-023-48293-0> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1038/s41598-023-48293-0.
44. Sequence variations in estrogen receptor 1 and 2 genes and their association with egg production traits in Chinese Dagu chickens / X. Niu, T. L. Tyasi, N. Qin, et al. // *J Vet Med Sci.* 2017. Vol. 79. No. 5. P. 927–934. doi: 10.1292/jvms.17-0014.
45. Abu-Rekaiba R. I. A., AL-Anbari E. H., Razuki W. M. Polymorphic characterization of ESR1 and FOXL2 genes and the association of their interaction with productive traits of brown local Iraqi chickens. *Iraqi Journal of Agricultural Sciences.* 2021. Vol. 52. No. 6. P. 1391–1400. doi: 10.36103/ijas.v52i6.1480.
46. Exploring the genetic architecture of feed efficiency traits in chickens / J. A. P. Marchesi, R. K. Ono, M. E. Cantao, et al. // *Sci Rep.* 2021. Vol. 11. No. 1. Article 4622. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-84125-9> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1038/s41598-021-84125-9.
47. Comparative population genomics analysis uncovers genomic footprints and genes influencing body weight trait in Chinese indigenous chicken / H. Wang, X. Zhao, J. Wen, et al. // *Poult Sci.* 2023. Vol. 102. No. 11. Article 103031. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579123005503> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1016/j.psj.2023.103031.
48. Lake J. A., Dekkers J. C. M., Abasht B. Genetic basis and identification of candidate genes for wooden breast and white striping in commercial broiler chickens // *Sci Rep.* 2021. Vol. 11. No. 1. Article 6785. URL: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-86176-4> (дата обращения: 25.03.2024). doi: 10.1038/s41598-021-86176-4.
49. Molecular cloning, expression and association study with reproductive traits of the duck LRP8 gene / C. Wang, S. J. Li, C. Li, et al. // *Br Poult Sci.* 2013. Vol. 54. No. 5. P. 567–574. doi: 10.1080/00071668.2013.819488.
50. Ovarian transcriptomic analysis of Ninghai indigenous chickens at different egg-laying periods / X. Huang, W. Zhou, H. Cao, et al. // *Genes (Basel).* 2022. Vol. 13. No. 4. Article 595. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4425/13/4/595> (дата обращения: 27.03.2024). doi: 10.3390/genes13040595.
51. Hayes J. D., McMahon M. The double-edged sword of Nrf2: Subversion of redox homeostasis during the evolution of cancer // *Mol Cell.* 2006. Vol. 21. No. 6. P. 732–734. doi: 10.1016/j.molcel.2006.03.004.
52. Genome-wide association study of H/L traits in chicken / B. Zhu, Q. Li, R. Liu, et al. // *Animals (Basel).* 2019. Vol. 9. No. 5. Article 260. URL: <https://www.mdpi.com/2076-2615/9/5/260> (дата обращения: 27.03.2024). doi: 10.3390/ani9050260.
53. Gene expression patterns of chicken neuregulin 3 in association with copy number variation and frameshift deletion / H. Abe, D. Aoya, H. A. Takeuchi, et al. // *BMC Genet.* 2017. Vol. 18. No. 1. Article 69. URL: <https://bmcbgenomdata.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12863-017-0537-z> (дата обращения: 27.03.2024). doi: 10.1186/s12863-017-0537-z.
54. Cloning, characterisation and expression of the SERPINB14 gene, and association of promoter polymorphisms with egg quality traits in layer chicken / K. K. Kanaka, R. N. Chatterjee, P. Kumar, et al. // *Br Poult Sci.* 2021. Vol. 62. No. 6. P. 783–794. doi: 10.1080/00071668.2021.1934400.
55. Ovalbumin expression in the oviduct magnum of hens is related to the rate of egg laying and shows distinct stress-type-specific responses / J. P. Zhao, Q. Zhang, H. C. Jiao, et al. // *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl).* 2016. Vol. 100. No. 5. P. 876–883. doi: 10.1111/jpn.12475.
56. Integrated analysis of whole genome and transcriptome sequencing uncovers genetic differences between Zi goose and Xianghai flying goose / H. Ni, Y. Zhang, Y. Yang, et al. // *Anim Genet.* 2024. Vol. 55. No. 1. P. 147–151. doi: 10.1111/age.13388.
57. Transcriptomic analyses of regenerating adult feathers in chicken / C. S. Ng, C. K. Chen, W. L. Fan, et al. // *BMC Genomics.* 2015. Vol. 16. Article 756. URL: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-015-1966-6> (дата обращения: 27.03.2024). doi: 10.1186/s12864-015-1966-6.
58. Transcriptional responses in jejunum of two layer chicken strains following variations in dietary calcium and phosphorus levels / H. Reyer, M. Oster, S. Ponsuksili, et al. // *BMC Genomics.* 2021. Vol. 22. No. 1. Article 485. URL: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-021-07814-9> (дата обращения: 27.03.2024). doi: 10.1186/s12864-021-07814-9.
59. Polymorphisms in AKT3, FIGF, PRKAG3, and TGF- β genes are associated with myofiber characteristics in chickens / S. Chen, J. An, L. Lian, et al. // *Poult Sci.* 2013. Vol. 92. No. 2. P. 325–330. doi: 10.3382/ps.2012-02766.
60. Integrating transcriptome and genome re-sequencing data to identify key genes and mutations affecting chicken eggshell qualities / Q. Zhang, F. Zhu, L. Liu, et al. // *PLoS One.* 2015. Vol. 10. No. 5. Article e0125890. URL: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0125890> (дата обращения: 27.03.2024). doi: 10.1371/journal.pone.0125890.
61. Duck TRIM29 negatively regulates type I IFN production by targeting MAVS / W. Li, Y. Song, Y. Du, et al. // *Front Immunol.* 2023. Vol. 13. Article 1016214. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/immunology/articles/10.3389/fimmu.2022.1016214/full> (дата обращения: 27.03.2024). doi: 10.3389/fimmu.2022.1016214.

References

1. Ahmed TAE, Wu L, Younes M, et al. Biotechnological applications of eggshell: Recent advances. *Front Bioeng Biotechnol [Internet].* 2021 [cited 2024 Apr6];9: Article 675364. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/bioengineering-and-biotechnology/articles/10.3389/>

fbioe.2021.675364/full. doi: 10.3389/fbioe.2021.675364.

2. Fathi MM, Galal A, Ali UM, et al. Physical and mechanical properties of eggshell as affected by chicken breed and flock age. *Br Poult Sci*. 2019;60(5):506-12. doi: 10.1080/00071668.2019.1621992.
3. Hamilton RMG, Bryden WL. Relationship between egg shell breakage and laying hen housing systems – an overview. *World's Poultry Science Journal*. 2021;77(2):249-66. doi: 10.1080/00439339.2021.1878480.
4. Sokolowicz J, Krawczyk J, Dykiel M. The effect of the type of alternative housing system, genotype and age of laying hens on egg quality. *Annals of Animal Science*. 2018;18(2):541-56. doi: 10.2478/aoas-2018-0004.
5. Rakonjac S, Petrovic MD, Bogosavljevic-Boskovic S, et al. Effect of age and season on production performance and egg quality of laying hens from different rearing systems. *The Journal of Animal and Plant Science*. 2018;28(6):1602-8.
6. Tomczyk L, Szablewski T, Stuper-Szablewska K, et al. The influence of the conditions of acquisition and storage of table eggs on changes in their quality and the presence of mycobiota and Fusarium mycotoxins. *Poult Sci*. 2019;98(7):2964-71. doi: 10.3382/ps/pez156.
7. Zhang HD, Zhao XF, Ren ZZ, et al. Comparison between different breeds of laying hens in terms of eggshell translucency and its distribution in various ends of the eggshell. *Poult Sci [Internet]*. 2021 [cited 2024 Apr 6];100(12): Article 101510. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579121005320?via%3Dihub>. doi: 10.1016/j.psj.2021.101510.
8. Stefanello C, Santos TC, Murakami AE, et al. Productive performance, eggshell quality, and eggshell ultrastructure of laying hens fed diets supplemented with organic trace minerals. *Poult Sci*. 2014;93(1):104-13. doi: 10.3382/ps.2013-03190.
9. Cheng X, Ning Z. Research progress on bird eggshell quality defects: a review. *Poult Sci [Internet]*. 2023 [cited 2024 Apr 7];102(1): Article 102283. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579122005788?via%3Dihub>. doi: 10.1016/j.psj.2022.102283.
10. Rome H, Varenne A, Herault F, et al. GWAS analyses reveal QTL in egg layers that differ in response to diet differences. *Genet Sel Evol [Internet]*. 2015 [cited 2024 Apr 7];47: Article 83. Available from: <https://gsejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12711-015-0160-2>. doi: 10.1186/s12711-015-0160-2.
11. Chicken Quantitative Trait Locus (QTL) (Chicken QTLdb) [Internet]. USA: USDA. 2003 - [cited 2024 Jan 10]. Available from: <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/GG/index>.
12. Dunn IC, Joseph NT, Bain M, et al. Polymorphisms in eggshell organic matrix genes are associated with eggshell quality measurements in pedigree Rhode Island Red hens. *Anim Genet*. 2009;40(1):110-4. doi: 10.1111/j.1365-2052.2008.01794.x.
13. Jiang RS, Xie Z, Chen XY, et al. A single nucleotide polymorphism in the parathyroid hormone gene and effects on eggshell quality in chickens. *Poult Sci*. 2010;89(10):2101-5. doi: 10.3382/ps.2010-00888.
14. Takahashi H, Sasaki O, Nirasawa K, et al. Association between ovocalyxin-32 gene haplotypes and eggshell quality traits in an F2 intercross between two chicken lines divergently selected for eggshell strength. *Anim Genet*. 2010;41(5):541-4. doi: 10.1111/j.1365-2052.2010.02034.x.
15. Yao JF, Chen ZX, Xu GY, et al. Low-density lipoprotein receptor-related protein 8 gene association with egg traits in dwarf chickens. *Poult Sci*. 2010;89(5):883-6. doi: 10.3382/ps.2009-00613.
16. Abasht B, Sandford E, Arango J, et al. Extent and consistency of linkage disequilibrium and identification of DNA markers for production and egg quality traits in commercial layer chicken populations. *BMC Genomics [Internet]*. 2009 [cited 2024 Apr 3];10: Article S2. Available from: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2164-10-S2-S2>. doi: 10.1186/1471-2164-10-S2-S2.
17. Duan Z, Sun C, Shen M, et al. Genetic architecture dissection by genome-wide association analysis reveals avian eggshell ultrastructure traits. *Sci Rep [Internet]*. 2016 [cited 2024 Mar 23];6: Article 28836. Available from: <https://www.nature.com/articles/srep28836>. doi: 10.1038/srep28836.
18. Liao R, Zhang X, Chen Q, et al. Genome-wide association study reveals novel variants for growth and egg traits in Dongxiang blue-shelled and White Leghorn chickens. *Anim Genet*. 2016;47(5):588-96. doi: 10.1111/age.12456.
19. Liu W, Li D, Liu J, et al. A genome-wide SNP scan reveals novel loci for egg production and quality traits in white leghorn and brown-egg dwarf layers. *PLoS ONE [Internet]*. 2011 [cited 2024 Mar 23];6(12): Article e28600. Available from: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0028600>. doi: 10.1371/journal.pone.0028600.
20. Sun C, Qu L, Yi G, et al. Genome-wide association study revealed a promising region and candidate genes for eggshell quality in an F2 resource population. *BMC Genomics [Internet]*. 2015 [cited 2024 Mar 24];16: Article 565. Available from: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-015-1795-7>. doi: 10.1186/s12864-015-1795-7.
21. Tuiskula-Haavisto M, Honkatukia M, Dunn IC, et al. Validated quantitative trait loci for eggshell quality in experimental and commercial laying hens. *Anim Genet*. 2018;49(4):329-33. doi: 10.1111/age.12671.
22. Wolc A, Arango J, Jankowski T, et al. Genome-wide association study for egg production and quality in layer chickens. *J Anim Breed Genet*. 2014;131(3):173-82. doi: 10.1111/jbg.12086.
23. Borisevich DI, Shatalova LV, Korostin DO, et al. [Clarification of the status of some mutations considered pathogenic, by harmless mutations attributes]. *Vestnik Rossijskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta*. 2016;(1):20-24. Russian.
24. GeneCards: The Human Gene Database [Internet]. Rehovot (Israel): Weizmann Institute of Science. 1996 – [cited 2024 Mar 30]. Available from: <https://www.genecards.org/>.
25. Yuan J, Wang K, Yi G, et al. Genome-wide association studies for feed intake and efficiency in two laying periods of chickens. *Genet Sel Evol [Internet]*. 2015 [cited 2024 Mar 24];47: Article 82. Available from: <https://gsejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12711-015-0161-1>. doi: 10.1186/s12711-015-0161-1.
26. Boschiero C, Moreira GCM, Gheyas AA, et al. Genome-wide characterization of genetic variants and putative regions under selection in meat and egg-type chicken lines. *BMC Genomics [Internet]*. 2018 [cited 2024 Mar 24];19(1): Article 83. Available from: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-018-4444-0>. doi: 10.1186/s12864-018-4444-0.
27. Tian S, Zhou X, Phuntsok T, et al. Genomic analyses reveal genetic adaptations to tropical climates in chickens. *iScience [Internet]*. 2020 [cited 2024 Mar 25];23(11): Article 101644. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2589004220308361>. doi: 10.1016/j.isci.2020.101644.
28. Li Q, Duan Z, Sun C, et al. Genetic variations for the eggshell crystal structure revealed by genome-wide association study in chickens. *BMC Genomics [Internet]*. 2021 [cited 2024 Mar 25];22(1): Article 786. Available from: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-021-08103-1>. doi: 10.1186/s12864-021-08103-1.
29. Hosseinzadeh S, Hasanpur K. Whole genome discovery of regulatory genes responsible for the response of chicken to heat stress. *Sci Rep [Internet]*. 2024 [cited 2024 Mar 25];14: Article 6544. Available from: <https://www.nature.com/articles/s41598-024-56757-0>. doi: 10.1038/s41598-024-56757-0.
30. Fogelholm J, Henriksen R, Hoglund A, et al. CREBBP and WDR 24 Identified as Candidate Genes for Quantitative Variation in Red-Brown Plumage Colouration in the Chicken. *Sci Rep [Internet]*. 2020 [cited 2024 Mar 25];10(1): Article 1161. Available from: <https://www.nature.com/articles/s41598-020-57710-7>. doi: 10.1038/s41598-020-57710-7.
31. Ikeh N, Ndofo-Foleng H, Nhajiofor N, et al. Association of Ovocleidin-116 polymorphisms with egg quality traits of Nigerian heavy local chicken ecotype reared in derived savannah. *Nigerian Journal of Animal Science*. 2023;22(1):74-82.
32. Cai D, Wang Z, Zhou Z, et al. Integration of transcriptome sequencing and whole genome resequencing reveal candidate genes in egg production of upright and pendulous-comb chickens. *Poult Sci [Internet]*. 2023 [cited 2024 Mar 25];102(4): Article 102504. Available

- from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579123000305?via%3Dihub>. doi: 10.1016/j.psj.2023.102504.
33. Xiong X, Liu J, Rao Y. Whole genome resequencing helps study important traits in chickens. *Genes (Basel)* [Internet]. 2023 [cited 2024 Mar 25];14(6): Article 1198. Available from: <https://www.mdpi.com/2073-4425/14/6/1198>. doi: 10.3390/genes14061198.
 34. Fulton JE, Soller M, Lund AR, et al. Variation in the ovocalyxin-32 gene in commercial egg-laying chickens and its relationship with egg production and egg quality traits. *Anim Genet.* 2012;43(Suppl 1):102-13. doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02384.x.
 35. Thyme SB, Pieper LM, Li EH, et al. Phenotypic landscape of Schizophrenia-associated genes defines candidates and their shared functions. *Cell.* 2019;177(2):478-91. doi: 10.1016/j.cell.2019.01.048.
 36. Xu NY, Si W, Li M, et al. Genome-wide scan for selective footprints and genes related to cold tolerance in Chantecler chickens. *Zool Res.* 2021;42(6):710-20. doi: 10.24272/j.issn.2095-8137.2021.189.
 37. Dadousis C, Somavilla A, Ilks JJ, et al. A genome-wide association analysis for body weight at 35 days measured on 137,343 broiler chickens. *Genet Sel Evol* [Internet]. 2021 [cited 2024 Mar 25];53(1): Article 53. Available from: <https://gsejournal.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12711-021-00663-w>. doi: 10.1186/s12711-021-00663-w.
 38. Ochiai T, Sakaguchi M, Kawakami SI, et al. Identification of candidate genes responsible for innate fear behavior in the chicken. *G3 (Bethesda)* [Internet]. 2023 [cited 2024 Mar 25];13(2): Article jkac316. Available from: <https://academic.oup.com/g3journal/article/13/2/jkac316/6861905>. doi: 10.1093/g3journal/jkac316.
 39. Yang L, Li S, Mo C, et al. Transcriptome analysis and identification of age-associated fertility decreased genes in hen uterovaginal junction. *Poult Sci* [Internet]. 2021 [cited 2024 Mar 25];100(3): Article 100892. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579120309433>. doi: 10.1016/j.psj.2020.12.005.
 40. Yang L, Cai J, Rong L, et al. Transcriptome identification of genes associated with uterus-vagina junction epithelial folds formation in chicken hens. *Poult Sci* [Internet]. 2023 [cited 2024 Mar 23];102(6): Article 102624. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579123001487>. doi: 10.1016/j.psj.2023.102624.
 41. Zhang F, Yin ZT, Zhang JF, et al. Integrating transcriptome, proteome and QTL data to discover functionally important genes for duck eggshell and albumen formation. *Genomics.* 2020;112(5):3687-95. doi: 10.1016/j.ygeno.2020.04.015.
 42. Qiu M, Yang C, Du H, et al. Whole-genome resequencing reveals aberrant autosomal SNPs affect chicken feathering rate. *Anim Biotechnol.* 2022;33(5):884-96. doi: 10.1080/10495398.2020.1846545.
 43. Haqani MI, Nakano M, Nagano AJ, et al. Association analysis of production traits of Japanese quail (*Coturnix japonica*) using restriction-site associated DNA sequencing. *Sci Rep* [Internet]. 2023 [cited 2024 Mar 25];13(1): Article 21307. Available from: <https://www.nature.com/articles/s41598-023-48293-0>. doi: 10.1038/s41598-023-48293-0.
 44. Niu X, Tyasi TL, Qin N, et al. Sequence variations in estrogen receptor 1 and 2 genes and their association with egg production traits in Chinese Dagu chickens. *J Vet Med Sci.* 2017;79(5):927-34. doi: 10.1292/jvms.17-0014.
 45. Abu-Rekaiba RIA, AL-Anbari EH, Razuki WM. Polimorphic characterization of ESR1 and FOXL2 genes and the association of their interaction with productive traits of brown local Iraqi chickens. *Iraqi journal of agricultural sciences.* 2021;52(6):1391-400. doi: 10.36103/ijas.v52i6.1480.
 46. Marchesi JAP, Ono RK, Cantao ME, et al. Exploring the genetic architecture of feed efficiency traits in chickens. *Sci Rep* [Internet]. 2021 [cited 2024 Mar 25];11(1): Article 4622. Available from: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-84125-9>. doi: 10.1038/s41598-021-84125-9.
 47. Wang H, Zhao X, Wen J, et al. Comparative population genomics analysis uncovers genomic footprints and genes influencing body weight trait in Chinese indigenous chicken. *Poult Sci* [Internet]. 2023 [cited 2024 Mar 25];102(11): Article 103031. Available from: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0032579123005503>. doi: 10.1016/j.psj.2023.103031.
 48. Lake JA, Dekkers JCM, Abasht B. Genetic basis and identification of candidate genes for wooden breast and white striping in commercial broiler chickens. *Sci Rep* [Internet]. 2021 [cited 2024 Mar 25];11(1): Article 6785. Available from: <https://www.nature.com/articles/s41598-021-86176-4>. doi: 10.1038/s41598-021-86176-4.
 49. Wang C, Li SJ, Li C, et al. Molecular cloning, expression and association study with reproductive traits of the duck LRP8 gene. *Br Poult Sci.* 2013;54(5):567-74. doi: 10.1080/00071668.2013.819488.
 50. Huang X, Zhou W, Cao H, et al. Ovarian transcriptomic analysis of Ninghai indigenous chickens at different egg-laying periods. *Genes (Basel)* [Internet]. 2022 [cited 2024 Mar 27];13(4): Article 595. Available from: <https://www.mdpi.com/2073-4425/13/4/595>. doi: 10.3390/genes13040595.
 51. Hayes JD, McMahon M. The double-edged sword of Nrf2: subversion of redox homeostasis during the evolution of cancer. *Mol Cell.* 2006;21(6):732-4. doi: 10.1016/j.molcel.2006.03.004.
 52. Zhu B, Li Q, Liu R, et al. Genome-wide association study of H/L traits in chicken. *Animals (Basel)* [Internet]. 2019 [cited 2024 Mar 27];9(5): Article 260. Available from: <https://www.mdpi.com/2076-2615/9/5/260>. doi: 10.3390/ani9050260.
 53. Abe H, Aoya D, Takeuchi HA, et al. Gene expression patterns of chicken neuregulin 3 in association with copy number variation and frameshift deletion. *BMC Genet* [Internet]. 2017 [cited 2024 Mar 27];18(1): Article 69. Available from: <https://bmcbgenomdata.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12863-017-0537-z>. doi: 10.1186/s12863-017-0537-z.
 54. Kanaka KK, Chatterjee RN, Kumar P, et al. Cloning, characterisation and expression of the SERPINB14 gene, and association of promoter polymorphisms with egg quality traits in layer chicken. *Br Poult Sci.* 2021;62(6):783-94. doi: 10.1080/00071668.2021.1934400.
 55. Zhao JP, Zhang Q, Jiao HC, et al. Ovalbumin expression in the oviduct magnum of hens is related to the rate of egg laying and shows distinct stress-type-specific responses. *J Anim Physiol Anim Nutr (Berl).* 2016;100(5):876-83. doi: 10.1111/jpn.12475.
 56. Ni H, Zhang Y, Yang Y, et al. Integrated analysis of whole genome and transcriptome sequencing uncovers genetic differences between Zi goose and Xianghai flying goose. *Anim Genet.* 2024;55(1):147-51. doi: 10.1111/age.13388.
 57. Ng CS, Chen CK, Fan WL, et al. Transcriptomic analyses of regenerating adult feathers in chicken. *BMC Genomics* [Internet]. 2015 [cited 2024 Mar 27];16: Article 756. Available from: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-015-1966-6>. doi: 10.1186/s12864-015-1966-6.
 58. Reyer H, Oster M, Ponsuksili S, et al. Transcriptional responses in jejunum of two layer chicken strains following variations in dietary calcium and phosphorus levels. *BMC Genomics* [Internet]. 2021 [cited 2024 Mar 27];22(1): Article 485. Available from: <https://bmcbgenomics.biomedcentral.com/articles/10.1186/s12864-021-07814-9>. doi: 10.1186/s12864-021-07814-9.
 59. Chen S, An J, Lian L, et al. Polymorphisms in AKT3, FIGF, PRKAG3, and TGF- β genes are associated with myofiber characteristics in chickens. *Poult Sci.* 2013;92(2):325-30. doi: 10.3382/ps.2012-02766.
 60. Zhang Q, Zhu F, Liu L, et al. Integrating transcriptome and genome re-sequencing data to identify key genes and mutations affecting chicken eggshell qualities. *PLoS One* [Internet]. 2015 [cited 2024 Mar 27];10(5): Article e0125890. Available from: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0125890>. doi: 10.1371/journal.pone.0125890.
 61. Li W, Song Y, Du Y, et al. Duck TRIM29 negatively regulates type I IFN production by targeting MAVS. *Front Immunol* [Internet]. 2023 [cited 2024 Mar 27];13: Article 1016214. Available from: <https://www.frontiersin.org/journals/immunology/articles/10.3389/fimmu.2022.1016214/full>. doi: 10.3389/fimmu.2022.1016214.

Поступила в редакцию 06.05.2024 После доработки 24.05.2024 Принята к публикации 11.06.2024