

## Использование геномных технологий в селекции кур: от молекулярных маркеров к практическому применению

Джагаев А.Ю., Волкова Н.А.,  
Ветох А.Н.

ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л.К. Эрнста,  
Московская обл., Россия

**Аннотация.** В статье представлен комплексный анализ используемых в селекции кур современных геномных технологий и методов генетической оценки, направленных на улучшение продуктивности, качества продукции и устойчивости птицы к заболеваниям. Рассмотрены ключевые хозяйственно-полезные признаки (яйценоскость, масса яйца и его компонентов), их полигенная природа и наследуемость. Статья обосновывает переход от фенотипического отбора к прецизионной селекции на основе генотипа с использованием интегративных подходов. Особое внимание уделено методам оценки племенной ценности (BLUP), применению полногеномного ассоциативного анализа (GWAS), анализу гомозиготных участков (ROH), выявлению локусов количественных признаков (QTL), использованию ресурсных популяций (F2); интеграции транскриптомных, метаболомных и эпигенетических данных для выявления генетических маркеров и кандидатных генов, ассоциированных с целевыми признаками и применение CRISPR-технологий для функциональной валидации. В контексте генетической архитектуры признаков охарактеризованы гены-кандидаты, регулирующие яйцекладку (MSX2, CNNM2), массу яйца (IGF1, BMP15), качество желтка (ZAR1, STARD13), белка (CISD1, OVAL) и прочность скорлупы (PIK3C2G, BMP2). Описанные исследования формируют основу для разработки ДНК-панелей, специализированных методов биоинформатического анализа и других инновационных инструментов, способствующих устойчивому развитию яичного птицеводства, повышению конкурентоспособности отрасли и обеспечению продовольственной безопасности.

**Ключевые слова:** птицеводство, яичная продуктивность, ресурсная популяция, полногеномный ассоциативный анализ.

**Для цитирования:** Джагаев А.Ю., Волкова Н.А., Ветох А.Н. Использование геномных технологий в селекции кур: от молекулярных маркеров к практическому применению // Успехи наук о животных. 2025. № 4. С. 17–32. doi: 10.25687/3034-493X.2025.5.4.002

## Genomic technologies in chicken breeding: from molecular markers to practical applications

A.Yu. Dzhagaev, N.A. Volkova,  
A.N. Vetokh

L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry  
Moscow Region, Russia

**Abstract.** This article presents a comprehensive analysis of modern genomic technologies and genetic evaluation methods used in chicken breeding, aimed at improving productivity, product quality, and disease resistance. The key economically useful traits (egg production, egg weight and its components), their polygenic nature and heritability were described. The article substantiates the transition from phenotypic selection to precision selection based on genotype using integrative approaches. Particular attention was given to the methods of breeding value assessment (BLUP), the use of genome-wide association analysis (GWAS), region of homozygous analysis (ROH), and identification of quantitative trait loci (QTL), the use of resource populations (F2). The integration of transcriptomic, metabolomic, and epigenetic data to identify genetic markers and candidate genes associated with target traits and the use of CRISPR technologies for functional validation were also considered. In the context of the genetic architecture of traits, candidate genes regulating egg production (MSX2, CNNM2), egg weight (IGF1, BMP15), yolk quality (ZAR1, STARD13), protein quality (CISD1, OVAL) and shell strength (PIK3C2G, BMP2) were characterized. The described research forms the basis for the development of DNA panels, specialized bioinformatics analysis methods, and other innovative tools that contribute to the sustainable development of egg poultry farming, increasing the competitiveness of the industry, and ensuring food security.

**Keywords:** poultry farming, egg production, resource population, genome-wide association studies..

**For citation:** Dzhagaev AYu, Volkova NA, Vetokh AN. Genomic technologies in chicken breeding: from molecular markers to practical applications. Ernst Journal of Animal Science. 2025. 4: 17–32. Russian. doi: 10.25687/3034-493X.2025.5.4.002

**Введение.** Птицеводство является одной из наиболее наукоёмких и динамично развивающихся отраслей агропромышленного комплекса. По масштабности производства и уровню автоматизации процессов данная отрасль уверенно опережает многие другие сегменты АПК. Традиционная селекция, основанная на оценке по фенотипу и племенной ценности, обеспечила значительное повышение показателей продуктивности [1]. Современное яичное птицеводство базируется на использовании аутосексных кроссов кур. Гибридные петушки и курочки в суточном возрасте имеют определенные внешние различия, связанные со скоростью роста пера, и могут быть относительно быстро и с высокой точностью разделены по полу [2]. Однако для достижения стабильной и качественной продукции необходимы генетические исследования, позволяющие выявить благоприятные аллели, что значительно сократит время отбора между популяциями

Современные достижения в области генетики и биотехнологии птицеводства подробно рассмотрены в ряде работ [3–6]. В данных исследованиях отмечается, что формирование новых кроссов осуществляется на основе эффекта гетерозиса при скрещивании высокоценных линий. Особое значение придается генетическому отбору, направленному на повышение устойчивости птицы к стрессам и заболеваниям, а также формированию ресурсных популяций как основы селекционных программ. На современном этапе промышленное птицеводство базируется на гибридных кроссах, обеспечивающих стабильную и высокую продуктивность [7–9].

Таким образом, современная селекция яичной птицы является ключевым фактором обеспечения продовольственной безопасности и конкурентоспособности отрасли. Дальнейшее развитие возможно при активном внедрении геномных технологий, направленных на повышение продуктивности, адаптивности и устойчивости птицы к стрессовым факторам.

**Целью** данной работы является комплексный анализ используемых в селекции кур современных геномных технологий и методов генетической оценки, обобщающий научные данные о генетических маркерах продуктивности и определяющий перспективы их практического применения для улучшения продуктивности, качества продукции и устойчивости птицы. Учитывая, что куриное яйцо является одним из важнейших продуктов питания, служащим источником незаменимых аминокислот, липидов, витаминов и каротиноидов, ключевой задачей современной селекции становится целенаправленное генетическое улучшение не только количественных, но и качественных показателей яичной продукции. Это включает оптимизацию состава и свойств компонентов яйца — белка, желтка и скорлупы, что напрямую влияет на пищевую ценность, функциональные свойства продукта и, в конечном итоге, на здоровье потребителей. [10–13].

**Основные хозяйственно-полезные признаки яичной птицы и их генетическая архитектура.** Эффективность современного птицеводства определяется глубиной генетических исследований и возможностью их практического применения для улучшения хозяйственно-полезных признаков, что проявляется в изучении продуктивных качеств сельскохозяйственных птиц как комплексного многокомпонентного признака. Ключевым направлением является селекционно-племенная работа, нацеленная на совершенствование и создание высокопродуктивных яичных и мясных линий, скрещивание которых позволяет реализовать эффект гетерозиса в промышленных гибридах [14]. Куриное яйцо является важным источником питательных веществ, включая полноценный белок, незаменимые жирные кислоты, витамины и микроэлементы, что определяет его высокую пищевую и биологическую ценность [15,16]. Важными показателями для отрасли яичного птицеводства являются не только количество яиц и масса яичной продукции, но и продолжительность и цикличность яйцекладки, качественные и количественные характеристики составных

частей: белка, желтка и скорлупы [17]. Эти признаки имеют полигенную природу и характеризуются устойчивой наследуемостью, что открывает широкие возможности для геномной селекции [11,18,19]. Селекция и технологии производства должны быть ориентированы не только на повышение продуктивности, но и на удовлетворение конкретных потребительских предпочтений: цвет скорлупы и желтка, а также сегмент функциональных яиц [20].

**Яйценоскость и продолжительность продуктивного цикла.** Селекционная работа по вопросу длительности производственного использования кур идет в двух направлениях. Первое направление связано с более ранней половой зрелостью птицы, при этом на яйценоскость влияет не только количество фолликулов, а также скорость и стабильность процесса наполнения их желтком, что является многофакторным сложным механизмом регуляции продуктивности. [21]. Второй же путь связан с продолжительностью эксплуатации кур-несушек [22]. Продолжительность и цикличность яйцекладки являются показателями, определяющими репродуктивный потенциал и экономическую эффективность эксплуатации несушек [23–26]. С целью увеличения продуктивного цикла актуальной задачей становится поддержание качества яиц на поздних стадиях, что зачастую зависит с качеством белка. Таким образом в исследованиях выявили устойчивую ассоциацию локуса на хромосоме GGA13 (~0,36 Мб) с высотой белка и единицей Хау. В этом регионе расположен ген *MSX2*, играющий важную роль в развитии репродуктивной системы. Этот ген рассматривают в качестве основного гена кандидата, объясняющего молекулярную связь между регуляцией овариального цикла и сохранением качества белка [27].

На современном этапе для поиска генетических основ яйценоскости применяют комплексный подход, включающий полногеномное секвенирование и статистические модели, которые учитывают два основных типа наследственных эффектов: аддитивные и доминирования. Аддитивные эффекты представляют собой независимый вклад каждой аллели гена, который суммируется, формируя селекционную ценность особи. Эффекты доминирования возникают, когда аллели одного гена взаимодействуют нелинейно, и один аллель может подавлять проявление другого. Все это позволяет идентифицировать тысячи значимых SNP, ассоциированных с яйценоскостью на разных этапах цикла. Ключевым выводом стало то, что величина гетерозиса в гибридном потомстве положительно коррелирует именно с долей эффектов доминирования для 360 однонуклеотидных полиморфизмов [28]. Другое исследование на ресурсной популяции – гибридов F<sub>2</sub>, полученных от скрещивания белого леггорна и китайской породы Дунсян (Dongxiang), с применением гаплотипного анализа выявило дуальную роль гена *CNNM2* в регуляции яйценоскости, оптимизируя общую эффективность яйцекладки [29].

**Масса яйца и его компонентов.** Экономическая эффективность яичного птицеводства определяется комплексом признаков, где масса яйца играет роль, сопоставимую с яйценоскостью. Прямая зависимость между массой, товарной категорией и, как следствие, ценой реализации делает этот признак ключевым объектом для селекционного улучшения [15]. Масса яйца, определяемая совокупностью массы скорлупы, белка и желтка, напрямую влияет на товарные качества и коммерческую стоимость продукции [30,31]. Динамика изменения массы яйца в онтогенезе несушки носит нелинейный характер. После начала яйцекладки наблюдается прогрессивное увеличение данного показателя, пиковые значения которого выходят на плато к возрасту физиологической зрелости — 30-40 недель. Эта фаза соответствует периоду максимальной активности репродуктивной системы и полной морфофункциональной дифференцировки яйцевода. В последующем, в течение основной части продуктивного цикла, масса яйца демонстрирует относительную стабильность, что отражает сбалансированность

физиологических процессов. К завершающей стадии цикла (после 60-70 недель) может отмечаться тенденция к незначительному снижению показателя, что, вероятно, связано с возрастными изменениями в метаболизме и функции органов репродуктивного тракта [32]. Генетические исследования выявили влияние генов *IGF1* (инсулиноподобный фактор роста 1), *GHR* (рецептор гормона роста) и *BMP15* (протеин морфогенетического семейства) на показатель массы яйца, включая формирование его составных частей: желтка и белка [33, 34].

**Качество желтка.** Желток представляет собой биологическую структуру, состоящую из белков (ововителлин и фосфитин) и липидов, и составляет около 22% сухой массы желтка [35]. Известно, что генетический фон кур оказывает значимое влияние на содержание свободных аминокислот в яичном желтке по восьми аминокислотам: аспарагиновой кислоте (Asp), глутаминовой кислоте (Glu), серину (Ser), глицину (Gly), треонину (Thr), тирозину (Tyr), цистеину (Cys) и лейцину (Leu). Была отмечена возможность целенаправленной селекции для незаменимых аминокислот — лейцина и цистеина, с целью изменения питательного профиля желтка. Интересно, что у гибридов породы Араукана (*Araucana cross*) обнаружена уникальная положительная корреляция между содержанием аминокислот в желтке и белке, что не наблюдалось у других генотипов и может свидетельствовать о специфической ко-регуляции синтеза компонентов яйца у данной породы [36]. Исследования влажности желтка выявили низкую наследуемость (0.11) этого признака. GWAS-анализ позволил идентифицировать 48 ассоциированных SNP и 36 генов-кандидатов, вовлеченных в ключевые биологические процессы. Среди них были гены, участвующие в липидном обмене (*FGF9*, *PIAS1*), метаболизме белков (*AP3S2*, *HSPA4*) и эмбриональном развитии (*CSF2*, *GDF9*). Гены *ITGA11*, *WDR76*, *BLM* и *ANPEP*, предположительно, оказывали прямое влияние на гидратацию желтка [37]. Другие работы выделили ключевые гены, регулирующие массу желтка, такие как *ZAR1*, *STARD13*, *ACER1b*, *ACSBG2*, *DHRS12*, *GRAMD1C*. Функциональный анализ указывает на их вовлеченность в фундаментальные процессы: раннюю активацию эмбриогенеза (*ZAR1*), формирование липидного пула желтка (*STARD13*, *ACSBG2*), гормональный метаболизм (*DHRS12*) и поддержание гомеостаза зародыша (*GRAMD1C*). Высокая наследуемость данного признака подтверждает, что его изменчивость в значительной степени генетически детерминирована, что открывает эффективные возможности для маркер-опосредованной селекции [29,38]. Полученные результаты подчеркивают комплексный полигенный характер контроля данного признака.

**Качество белка.** Белок составляет до 60% массы яйца, оказывает влияние на процессы жизнедеятельности эмбриона и богат функциональными белками: овальбумином, овомукоидом, овотрансферинном, лизоцимом и овомуцином [39, 40]. Наследуемость этого признака варьирует от умеренной до высокой [18, 41]. Полнотранскриптомный ассоциативный анализ (TWAS) позволяет перейти от идентификации генетических ассоциаций к пониманию функциональных механизмов формирования яичного белка [42]. С использованием полногеномного и полнотранскриптомного ассоциативного анализа на пяти ключевых возрастных точках от 52 до 100 недель было выявлено 259 генов, коррелирующих с уровнем единицы Хау. Также авторы выявили высокую степень достоверности по корреляции экспрессии четырех генов с качеством белка у возрастных несушек. Ключевые транскрипционные регуляторы находились в генах *CISD1*, *NQO2*, *SLC22A23*, *CMTM6*. Нарушение работы гена *CISD1* ведет к митохондриальной дисфункции, окислительному стрессу и, как следствие, к старению, нарушению функциональной активности и гибели клеток, в том числе в яичнике. Изменения гена *NQO2* приводят к снижению антиоксидантной защиты, что является одной из основных причин возрастной деградации клеток. Роль гена *SLC22A23* при идентификации методом TWAS/SMR (Менделевская рандомизация на основе суммарных данных) указывает на его критическую регуляторную

функцию в удалении токсичных продуктов метаболизма. Ген *СМТМ6* влияет на передачу сигналов и межклеточные взаимодействия, включая адаптивный ответ на стресс. [43]. Исследования также подтвердили важность генов *OVAL* – кодирует выработку основного белка, *LYZ* – выполняет функцию естественного консерванта и барьера против бактериальной контаминации, *TF* и *OVOA* – влияет на белковую продуктивность [44,45]. Исследование тканей магнума – белкового отдела яйцевода у кур с контрастной продуктивностью, также выявило ключевые гены (*OVAL*, *TF*, *OVOT*) и кальций-зависимые сигнальные пути, регулирующие синтез и секрецию овальбумина, овотрансферрина и других белков [42]. Также GWAS-анализ выявил значимые QTL на хромосоме 2, связанные с высотой и плотностью белка. Этот регион представляет первостепенный интерес для поиска генов-кандидатов, регулирующих синтез и секрецию белковых компонентов (овальбумина, овотрансферрина) [46]. Полученные знания об описанных генах могут служить основой при селекции на поддержание высокого качества белка, в том числе и на поздних этапах цикла.

**Качество и прочность скорлупы.** Скорлупа – сложная минерально-белковая структура, представленная карбонатом кальция в кристаллической форме, матриксными белками и минорными минеральными компонентами. Такая внешняя оболочка является защитным барьером от патогенной микрофлоры и механических повреждений, а также выступает экономически-важной составляющей яйца [43, 46, 47]. Прочность скорлупы является критически важным показателем качества яйца, влияющим на его товарный вид и транспортные потери. По мере увеличения продолжительности цикла яйценоскости кур необходимо исследовать стабильность качества яичной скорлупы [48, 49]. В ходе исследования генетической архитектуры трех ключевых признаков скорлупы: веса, толщины и прочности, у кур в течение продуктивного цикла была выявлена низкая наследуемость признака прочности (0.20–0.27), что указывает на важную роль негенетических факторов в формировании этого показателя [50–52]. Однако генетический анализ позволил идентифицировать высокозначимый локус на хромосоме GGA1 в регионе 57.3–71.4 Мб, связанный с фенотипической изменчивости прочности скорлупы, достигающей 16.1% в возрасте от 40 до 72 недель. Миссенс-варианты в генах *PIK3C2G* и *ITPR2* были связаны с улучшенным качеством скорлупы, причем гомозиготы по благоприятным аллелям этих генов демонстрировали частичную компенсацию возрастного ухудшения прочности [29]. Наиболее значимыми генами и генетическими маркерами, отвечающими за показатель прочности скорлупы, являются: *CALB1* – формирование скорлупы и транспорта кальция в отделы яйцевода, *OC-116*, *OC-17* – регулирование минерального состава, *SPP1*, *CLCA1*, *ITM2B*, *TNFRSF11B* – кристаллизация кальция и прочность скорлупы, а ген *BMP2* отвечает за регуляцию минерализации [53, 54].

Таким образом, комплексные исследования раскрывают многогранную генетическую архитектуру ключевых признаков продуктивности. Выявление локусов и генов-кандидатов, ответственных за стабильность яйцекладки (*CNNM2*, *MSX2*), механическую прочность скорлупы (*PIK3C2G*, *ITPR2*), качество белка (*CISD1*, *NQO2*) и параметры желтка (*ITGA11*, *ANPEP*), формирует молекулярную основу для современной селекции. Критически важным является учет неаддитивных генетических эффектов и применение интегративных подходов, что позволяет перейти от изучения отдельных признаков к пониманию системных механизмов продуктивного долголетия. Совокупность полученных генетических, транскриптомных и биохимических данных закладывает фундамент для разработки технологий прецизионной селекции, направленной на одновременное улучшение эффективности, продолжительности и стабильности качества продукции на всех этапах яйцекладки.

**Современные методы генетического анализа в селекции яичной птицы. Ресурсные популяции (F2) как инструмент для генетического анализа.** Генетический анализ и геномная селекция стали ключевым фактором повышения эффективности племенной работы. Этот подход позволил с высокой точностью оценивать генетический потенциал особей по комплексным количественным признакам, что повысило скорость и точность в методах генетического отбора [54]. Использование F2 ресурсных популяций, созданных на основе скрещивания контрастных по продуктивности родительских пород, также позволяет значительно расширить вариабельность изучаемых признаков и выявить значимые генетические маркеры [56–58]. Такой подход особенно эффективен для изучения полигенно детерминированных количественных признаков, фенотипическая изменчивость которых в чистопородных популяциях часто ограничена из-за направленной селекции. Ресурсные популяции обеспечивают возможность наблюдать проявление скрытых генетических эффектов, а также уточнять локусы количественных признаков, влияющих на репродуктивную стабильность и продуктивность [19,59,60].

В контексте генетического картирования, использование F2 ресурсных популяций предоставляет уникальные возможности за счет контролируемого генетического фона и интенсивной рекомбинации, что значительно повышает точность локализации локусов количественных признаков. Генетический анализ на F2-популяции перепела выявил плейотропные геномные регионы, ассоциированные одновременно с поведенческими (эмоциональная реактивность, социальная мотивация) и продуктивными (живая масса, возраст начала яйцекладки) признаками, демонстрируя глубокую генетическую связь между адаптацией птицы и её хозяйственно-ценными характеристиками [61]. В частности, в одном из исследований, направленном на анализ генетической архитектуры потребления корма, применение такой популяции в рамках GWAS позволило идентифицировать два значимых SNP в гене *SNCAIP*, специфически связанных с этим признаком в возрасте 5–6 недель [34].

Развитие методов геномной оценки племенной ценности, таких как GBLUP, базируется на фундаментальных работах по эффективному вычислению геномных предсказаний с использованием матрицы геномных взаимосвязей [62]. Сравнение методов оценки селекционной ценности продемонстрировало существенное преимущество геномного подхода (GBLUP) над традиционным (ABLUP): точность прогноза для конверсии корма составила 0,06–0,46 против 0,03–0,37 соответственно, причем наибольший выигрыш наблюдался в более поздние возрастные периоды [34]. Сравнительный анализ различных подходов (PBLUP, GBLUP, ssGBLUP) на данных кур-несушек показал, что модель ssGBLUP, интегрирующая информацию от особей как генотипированных, так и не прошедших генотипирование, обеспечивает наиболее высокую точность прогноза племенной ценности, что напрямую ускоряет генетический прогресс в стаде [63]. Таким образом, интеграция модельных популяций с современными геномными методами не только облегчает картирование сложных признаков, но и повышает эффективность селекционного прогнозирования.

Классическими примерами F2 ресурсных популяций, созданных для генетического картирования, являются помеси, полученные от скрещивания родительских форм, контрастных по ключевым хозяйственно-полезным признакам. В исследованиях успешно применяются модельные популяции, основанные на следующих парах: для изучения признаков яичной и мясной продуктивности – петухи русской белой породы и куры породы корниш белый, петухи бройлеров кобб и куры породы белый леггорн; для картирования генов, влияющих на пигментацию и качество скорлупы, были использованы петухи породы белый леггорн и куры породы дунсян; для исследований роста и эффективности кормления ресурсная популяция была получена путем скрещивания петухов породы люкси (*Luxi*) и кур

белого бройлера [29, 54, 56, 64, 65]. Данные популяции обеспечивают максимальное расщепление аллелей и служат мощным инструментом для выявления QTL и генов-кандидатов.

Ресурсные популяции также используют как объект исследования для контроля показателей неспецифической иммунной резистентности. При исследовании реакции антител на вирус болезни Ньюкасла у кур для получения ресурсной популяции скрещивались 2 линии бройлеров, контрастных по устойчивости к инфекциям. Геномный анализ данной популяции выявил два значимых однонуклеотидных полиморфизма (rs15354805 и rs15355555) в локусе на хромосоме 1, которые в совокупности объясняют около 5% фенотипической вариабельности уровня антител к вирусу болезни Ньюкасла после вакцинации. При этом замена rs15354805 располагалась в интроне гена *ROBO2*, участвующего в процессах иммунной регуляции и развития нервной системы, что может быть применено при разработке селекционных программ, направленных на повышение устойчивости птицы к инфекционным заболеваниям в селекционных программах [38].

Таким образом, ключевые преимущества F2 ресурсных популяций включают расширение генетической изменчивости и повышение мощности анализа, повышение точности картирования QTL благодаря процессу рекомбинации, возможность оценки неаддитивных генетических эффектов (доминирование, эпистаз), что важно для прогноза эффекта гетерозиса.

Практическое применение геномных технологий в селекции птицы, позволяющее перейти от фенотипического отбора к прецизионной селекции на основе генотипа, включает в том числе анализ гомозиготных районов (ROH) для оценки генетического разнообразия и истории селекционного давления в популяциях. В нашей стране исследование было проведено на породах кур русская белая, пушкинская и корниш с использованием SNP-генотипирования, наглядно демонстрирует эту методологию. Корниш белый относится к мясным промышленным породам с высокой скоростью роста и значительной живой массой уже на ранних стадиях развития, поэтому часто используется как исходная родительская форма для межпородного скрещивания и создания высокопродуктивных мясных кроссов. Промышленная порода корниш характеризуется наибольшим накоплением протяженных ROH, что отражает интенсивную историю отбора и инбридинга для закрепления мясных качеств. В то же время русская белая и пушкинская породы, имеющие более сложную историю гибридизации (с участием леггорнов и мясных линий), демонстрируют более мозаичную картину ROH. Сопоставление карт гомозиготности выявило общие участки между породами, что указывает на общих предков или конвергентный отбор по сходным признакам (например, участки на хромосоме 1, ассоциированные с массой тела). Таким образом, анализ ROH служит мощным инструментом не только для мониторинга генетического состояния пород, но и для косвенной идентификации хромосомных регионов, потенциально обогащенных генами, ответственными за адаптивные и продуктивные признаки, что напрямую служит целям прецизионной геномной селекции [66].

**GWAS – полногеномный ассоциативный анализ и генотипирование.** Как описано ранее, для успешного выявления генетических маркеров, ассоциированных с количественными признаками, к которым относится яичная продуктивность, необходимо точно придерживаться методологии, включающей формирование специализированной популяции, точное фенотипирование и строгий статистический анализ. Метод GWAS утвердился в качестве стандартного подхода для идентификации генетических локусов, ассоциированных с хозяйственно-важными признаками. Он позволяет проводить масштабное сканирование генома и выявлять однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), статистически значимо связанные с целевыми признаками.

Основу метода GWAS составляет высокопроизводительный скрининг сотен тысяч маркеров по всему геному. Для проведения GWAS в птицеводстве используются ДНК-чипы, такие как Illumina Chicken (60 тыс. SNP). Стандартный протокол проведения полногеномного анализа включает контроль качества данных и фильтрацию данных генотипирования для каждого образца и каждого SNP, которые выполняются в программной среде R. Для учета и коррекции возможной популяционной стратификации, с целью избегания ложных ассоциаций, проводят анализ главных компонент – PCA (Principal Component Analysis). Этот анализ, как правило, выполняется с помощью специализированного программного обеспечения, такого как PLINK, на основе стандартизированной матрицы генетических взаимоотношений между особями [67,68]. Классическим примером успешного применения GWAS в птицеводстве для картирования локусов, связанных с комплексом признаков яичной продуктивности, является исследование 2014 года группой ученых, в котором на большой популяции кур-несушек, состоящей из нескольких поколений, были идентифицированы QTL для массы тела (на GGA4), высоты белка (на GGA2), окраса скорлупы (на GGA12) и яйценоскости (на GGA17) [67].

Прогресс в геномных исследованиях позволил перейти от изучения отдельных генов-кандидатов к системному выявлению генетических детерминант сложных признаков. Стало возможным идентифицировать десятки новых генов-кандидатов и сотни однонуклеотидных полиморфизмов, ассоциированных с различными признаками, что значительно расширило понимание его генетической архитектуры. Дополнительный уровень сложности вносят эпигенетические механизмы, такие как регуляция экспрессии генов посредством микроРНК. Таким образом, формируется комплексная многоуровневая модель регуляции, интегрирующая эндокринные сигналы, генетические варианты и элементы эпигенетического контроля, что является основой для прецизионной селекции. Обобщающие работы и мета-анализы, охватывающие многолетние исследования, играют ключевую роль в систематизации накопленных данных. Углубленные знания в области эндокринологии и генетики яйценоскости создают фундамент для разработки эффективных стратегий управления репродуктивным потенциалом птицы, что напрямую способствует решению задач устойчивой интенсификации производства [68].

В современной геномике сельскохозяйственных животных ключевой вызов заключается в переходе от идентификации генетических ассоциаций к пониманию их молекулярно-биологической основы, поэтому ключевым этапом после GWAS является функциональная валидация выявленных ассоциаций, особенно для SNP, расположенных в некодирующих регионах. Современные подходы включают интеграцию данных эпигенетики, CRISPR-активацию (CRISPRa) для тестирования *in vitro* для целенаправленной модуляции активности этих геномных областей с последующим транскриптомным профилированием [69], а также менделевскую рандомизацию для установления причинно-следственных связей генов-регуляторов [70].

**Интеграция подходов и многоуровневый анализ.** Современная генетика птицы развивается в направлении интеграции данных различных уровней. Как известно, GWAS лишь выявляет широкие участки генома, ассоциированные с признаком, но не может точно указать причинные генетические варианты и целевые гены. Это связано с двумя фундаментальными ограничениями. Во-первых, из-за неравновесия сцепления (LD) ассоциированный маркерный SNP часто является лишь «свидетелем» целого блока тесно связанных вариантов, среди которых скрыт истинный причинный вариант. Во-вторых, более 95% таких вариантов находятся в некодирующих областях генома и могут оказывать регуляторный эффект на гены, расположенные на большом расстоянии, причём этот эффект строго специфичен для типа клеток и контекста заболевания. Для решения этих проблем разработан комплекс подходов, объединённых понятиями тонкого картирования

(fine-mapping) и приоритизации генов (gene prioritization). Методы эволюционировали от простого наложения ассоциированных вариантов на известные функциональные элементы (энхансеры, промоторы) к более сложным стратегиям. К ним относятся анализ вариантов, влияющих на доступность хроматина (caQTL) или экспрессию генов (eQTL), выявление нарушений в сайтах связывания транскрипционных факторов, а также использование технологий прямого редактирования генома (CRISPR/Cas9) для функциональной валидации [71].

Комбинация GWAS с транскриптомным, метаболомным и метагеномным анализом позволяет построить целостные молекулярные сети, регулирующие комплексные признаки. Например, исследования регуляции яйценоскости выявили межтканевые коммуникационные оси, связывающие гипоталамо-гипофизарно-яичниковую ось с сигналами от печени и жировой ткани, опосредованные секретлируемыми факторами. Было установлено, что гепатокин *APOA4* и адипокин *ANGPTL2* способны повышать яйценоскость, оказывая модулирующее влияние на центральную репродуктивную ось [72]. Данные фундаментальные исследования создают основу для инновационных биотехнологических решений в птицеводстве. В качестве примера можно привести высокотехнологичное использование побочных продуктов птицеводства. Так, мембрана яичной скорлупы послужила основой для синтеза флуоресцентных углеродных наноточек, способных к селективному взаимодействию с ДНК [73].

Все это расширяет традиционные модели и предоставляет новые молекулярные мишени для селекции, где в модель регуляции яйценоскости внедряется роль метаболических сигналов из печени и жировой ткани.

**Практическое применение геномных технологий в селекции птицы. Селекция на улучшение продуктивных признаков.** Геномные технологии позволяют перейти от фенотипического отбора к прецизионной селекции на основе генотипа. Многие GWAS-исследования успешно идентифицировали маркеры и гены-кандидаты для ключевых признаков яичной продуктивности в модельных популяциях, что становится основой для глубокого анализа и селекционной работы на породных курах. Так, работа, проведенная китайскими учеными на курах породы шуанглян (Shuanglian), была направлена на идентификацию генов-кандидатов, связанных с признаками яйценоскости: возраст и масса первого яйца, масса и количество яиц, максимальная продолжительность яйцекладки. На основе полногеномного секвенирования и анализа свыше 11 млн однонуклеотидных полиморфизмов были предложены высоковероятные гены-кандидаты: *NEO1*, *ADPGK*, *CYP11A1*, *S1PR4*, *LDB2*, *GRM8*, участвующие в широком спектре биологических процессов. Согласно онтологии, гены *NEO1* и *ADPGK* отвечают за клеточную адгезию и метаболизм, *CYP11A1* – стероидогенез, гены *GRM8*, *S1PR4* – передачу нейроэндокринных сигналов [18]. Аналогичным образом, в селекции на мясные качества анализ позволил выявить ключевую роль генов *SOX6* и *MYH1* в формировании набора массы грудной мышцы у современных бройлерных линий [74].

Крупномасштабное исследование, посвящённое генетике яйценоскости у кур мясного направления продуктивности, также заслуживает отдельного внимания [51]. Эксперимент осуществлялся на 11279 курах мясного направления, полученных от семи линий двух селекционных компаний в Китае: четыре коммерческие породные линии с белым оперением из провинции Юньнань и три коммерческие линии кур с желтым оперением из провинции Цзянсу. В мясном птицеводстве понимание генетических механизмов яйценоскости по-прежнему остается актуальной. Для этого был применен масштабный статистический и геномный подход, включающий оценку генетических параметров, полногеномный поиск ассоциаций, мета-анализ данных семи линий, байесовский анализ и селективного сигнала. В ходе работы был установлен широкий диапазон наследуемости

признака яйценоскости в зависимости от линий и цвета оперения (0.034–0.258), идентифицировано 36 генов-кандидатов, функционально связанных с процессами оогенеза и гормональной регуляции. Во всех линиях был выявлен ключевой геномный регион на Z-хромосоме (10.81–13.05 Мб) устойчиво ассоциированный с яйценоскостью. Выявлены три специфических SNP в гене рецептора пролактина (*PRLR*) или его цис-регуляторных областях, что подчёркивает ключевую роль оси пролактина в контроле яйцекладки.

Полученные данные имеют существенную практическую ценность, формируя основу для разработки ДНК-панелей для комплексной селекции. Это позволяет вести одновременный отбор на улучшение как мясных качеств, так и воспроизводительной способности у мясных линий кур.

**Повышение устойчивости к заболеваниям.** Повышение генетической устойчивости сельскохозяйственных животных к инфекционным заболеваниям является стратегической задачей, позволяющей снизить экономические потери, минимизировать использование антибиотиков и повысить благополучие поголовья. В птицеводстве одной из таких значимых проблем остается пуллороз – бактериальная инфекция, вызываемая *Salmonella pullorum*. Традиционные подходы к контролю заболевания, основанные на санации стада и антибиотикотерапии, сталкиваются с ограничениями, связанными с высокими затратами, ростом резистентности патогенов и рисками для пищевой безопасности. Это обуславливает необходимость поиска принципиально новых решений, основанных на понимании генетических механизмов устойчивости организма-хозяина и его взаимодействия с микробиотой. На данном этапе исследований ученые все чаще смещают фокус с изучения исключительно патогена на комплексный анализ системы «хозяин-микробиота-патоген». В качестве ключевых находок применения метода GWAS выступают гены, участвующие в иммунном ответе, поддержании барьерной функции слизистых оболочек и внутриклеточной сигнализации (*MYH7*, *ATP2A3*, *CACNA1S*). Также проведенный метагеномный анализ позволяет охарактеризовать критические сдвиги в составе кишечного микробиома, ассоциированные с инфекционным процессом, такие как изменения в относительной численности представителей родов *Lactobacillus*, *Escherichia/Shigella* и *Klebsiella*. [52]. Помимо поиска маркеров устойчивости к конкретным патогенам современные исследования направлены на расшифровку генетических основ общей резистентности. Так, например, полногеномный анализ породы русская белоснежная, отселекционированной на устойчивость к холоду и болезням, выявил специфические изменения в кластерах генов, связанных с иммунным ответом (например, *INPP5D*) и клеточной сигнализацией [75].

Вирус MDV (онкогенный альфа-герпесвирус) служит классической моделью для изучения вирус-индуцированного онкогенеза, так как является возбудителем болезни Марека – наиболее опасной и экономически значимой патологией в промышленном птицеводстве. Традиционно исследования были сосредоточены на кодирующих генах и белках вируса, однако сложность регуляции его жизненного цикла (литическая репликация, латентность, реактивация) указывает на существование дополнительных уровней контроля. В этом контексте ключевым интересом представляют кольцевые РНК (circRNA) — стабильные некодирующие транскрипты с регуляторным потенциалом, чья роль в вирусных инфекциях животных изучена недостаточно. Применение технологий секвенирования нового поколения и специализированных биоинформатических конвейеров позволило впервые провести полногеномный анализ вирусных circRNA при инфекции MDV [50]. Исследование показало, что «горячие точки» биогенеза circRNA были локализованы в геномных регионах, кодирующих ключевые факторы вирулентности, включая главный вирусный онкоген *Meq* и латентно-ассоциированные транскрипты (LAT). Это свидетельствует о потенциальной вовлечённости circRNA в тонкую посттранскрипционную регуляцию экспрессии критических вирусных генов, определяющих исход инфекции — от

персистенции до злокачественной трансформации. Также предложенный методологический подход служит ценным инструментом для поиска и изучения аналогичных молекул у других онкогенных герпесвирусов, открывая новое направление в исследовании взаимодействий на посттранскрипционном уровне.

Ортопедические заболевания, в частности хромота у кур-несушек, представляют собой серьёзную проблему на стыке благополучия животных и экономики птицеводства. Хотя традиционно такие патологии связывают с инфекционными агентами, систематическое исключение распространённых патогенов (вирусов артрита, микоплазм, вируса болезни Марека) закономерно смещает фокус исследований в сторону генетической предрасположенности. Этот подход соответствует современному тренду в генетике сельскохозяйственных животных, где селекция на устойчивость к болезням становится приоритетом наравне с отбором по продуктивным признакам. Интеграция GWAS и транскриптомики позволила выявить ген-кандидат *SORCS2* и связанные с патологией сигнальные пути [76]. Исследование служило методологической моделью для изучения сложных наследственных заболеваний опорно-двигательного аппарата у птиц. Полученные результаты закладывают научную основу для разработки ДНК-тестов, позволяющих вести направленную селекцию на укрепление костяка и повышение крепости конечностей.

**Улучшение адаптивности и благополучия.** Рассмотренные работы наглядно демонстрируют эволюцию подходов к изучению болезней в современном птицеводстве: от классической эпизоотологии и патоморфологии к системной биологии и геномике. Современная генетика птицы развивается в направлении создания линий, сочетающих высокую продуктивность с устойчивостью к заболеваниям, крепким здоровьем и адаптивностью. Данный подход реализуется через переход от отбора по фенотипу к таргетному отбору по фундаментальным молекулярным механизмам, контролирующим ключевые признаки: репродукцию, рост, развитие мышц, целостность опорно-двигательного аппарата и иммунный ответ. Результатом становится не только рост экономической эффективности, но и существенное улучшение благополучия животных и безопасности. Единый арсенал геномных технологий (GWAS, секвенирование, транскриптомика) применяется для решения двух взаимодополняющих задач. Первая направлена на декодирование наследственных основ устойчивости (резистентности) к болезням, что позволяет закладывать фундамент здоровья поголовья. Вторая сосредоточена на выявлении генетических детерминант максимальной продуктивности (мясной и яичной), непосредственно определяющих экономический успех. Таким образом, современная селекционная программа должна комплексно интегрировать оба направления. Однако ключевым методологическим вызовом в современной геномике остается переход от идентификации статистических ассоциаций к пониманию их функциональной и молекулярно-биологической основы. Несмотря на успехи GWAS в обнаружении сотен SNP, ассоциированных с хозяйственно ценными признаками, большинство из них расположены в некодирующих регионах генома. Это оставляет открытым вопрос об их регуляторном потенциале и причинной роли. Решение данной проблемы требует разработки и внедрения сложных экспериментальных подходов функциональной валидации (например, с использованием CRISPR-технологий *in vitro* и *in vivo*) для прямого тестирования влияния некодирующих генетических вариантов на экспрессию генов и конечный фенотип.

**Заключение.** Развитие геномики и биотехнологий открывает новые горизонты для селекции кур яичного направления, позволяя перейти от традиционных методов к прецизионным подходам на основе молекулярных данных. Интеграция GWAS, транскриптомного анализа, ресурсных популяций и современных статистических моделей обеспечивает глубокое понимание генетической архитектуры ключевых признаков продуктивности и устойчивости. Это создаёт основу для разработки эффективных

селекционных программ, направленных на одновременное улучшение яйценоскости, качества яиц, здоровья и адаптивности птицы. Практическое применение геномных технологий, включая ДНК-панели, CRISPR-валидацию и анализ гомозиготных районов, способствует ускорению генетического прогресса, снижению экономических потерь и повышению конкурентоспособности отрасли. Важным направлением будущих исследований остаётся функциональная валидация выявленных генетических вариантов, особенно в некодирующих регионах. Таким образом, современная геномная селекция становится ключевым инструментом для обеспечения устойчивого развития яичного птицеводства, отвечая как экономическим, так и биоэтическим требованиям. Интеграция геномных, транскриптомных и метаболомных данных открывает путь к созданию пород, сочетающих высокую продуктивность с крепким здоровьем, устойчивостью к заболеваниям и адаптивностью к изменяющимся условиям содержания.

## Литература

1. Епихманова У. Э. Селекция и разведение сельскохозяйственной птицы: учебное пособие для вузов / У. Э. Епихманова, В. У. Закотин, В. С. Скрипкин. — 4-е изд., стер. — Санкт-Петербург: Лань, 2024.
2. Косьяненко С. В. Выраженность признаков аутосексности в родительских формах отечественных кроссов яичных кур / С. В. Косьяненко, С. В. Жогло, Т. Н. Вашкевич // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. — 2020. — № 23 (1). — С. 30-37.
3. Епимахова Е. Е. Генотипы кур для органического птицеводства / Е. Е. Епимахова, Е. И. Растоваров // Биология в сельском хозяйстве. — 2022. — № 1 (34). — С. 12-13.
4. Игнатович, Л. С. Влияние генотипа кур-несушек на усвоение питательных веществ корма и продуктивные качества / Л. С. Игнатович // Дальневосточный аграрный вестник. — 2021. — № 2 (58). — С. 74-81. — doi: 10.24412/1999-6837-2021-2-74-81.
5. Щербатов В. И. Цикличность яйцекладки кур / В. И. Щербатов, А. Г. Шкуро // Сборник научных трудов СКНИИЖ. — 2020. — № 1. — С. 113-117.
6. Щербатов В. И. Этология в совершенствовании систем содержания племенной птицы / В. И. Щербатов, Ю. Ю. Петренко // Сборник научных трудов СКНИИЖ. — 2021. — № 1. — С. 233-237.
7. Батанов С. Д. Влияние возраста кур-несушек на морфометрические показатели яиц / С. Д. Батанов, И. А. Баранова, О. С. Старостина, Я. Г. Анаников, Е. И. Шкарупа, Г. Ф. Анаников // Ученые записки КГАВМ им. Н. Э. Баумана. — 2023. — № 3. — С. 55-61.
8. Батанов С. Д. Яичная продуктивность и морфометрические параметры яиц кур-несушек кросса «Эйч энд эн браун ник» / С. Д. Батанов, Е. И. Шкарупа, И. А. Баранова, О. С. Старостина, Е. С. Воронцова // Известия НВ АУК. — 2024. — № 5 (77). — С. 178-189.
9. Жогло С. В. Качество яиц исходных линий, межлинейных сочетаний яичных цветных кроссов кур / С. В. Жогло // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. — 2023. — № 26-1. — С. 55-63.
10. Буяров А. В. Функционирование и развитие рынка яиц и мяса птицы в контексте обеспечения продовольственной безопасности / А. В. Буяров, В. С. Буяров // Вестник ОрелГАУ. — 2021. — № 6 (93). — С. 95-108.
11. Буяров В. С. Оценка племенных качеств сельскохозяйственной птицы мясного направления продуктивности (обзор) / В. С. Буяров, Я. С. Ройтер, А. Ш. Кавтарашвили // Вестник ОрелГАУ. — 2019. — № 3 (78). — С. 30-38.
12. Горелик Л. Ш. Анализ взаимосвязей между морфологическими показателями пищевых яиц / Л. Ш. Горелик, М. А. Дерхо, С. Ю. Харлап, О. В. Горелик, О. Г. Лоретц // Аграрный вестник Урала. — 2018. — № 8 (175). — С. 24-29.
13. Николаев С. И. Влияние белкового концентрата "Агро-Матик" на физиологические и зоотехнические показатели молодок яичного направления продуктивности / С. И. Николаев, Р. Н. Дронов, А. К. Карапетян, В. В. Шкаленко, С. В. Чехранова, И. Ю. Даниленко // Известия НАУК. — 2024. — № 2 (74). — С. 201-207.
14. Николаев С. И. Совершенствование селекционно-генетических признаков у птиц яичных кроссов / С. И. Николаев, А. К. Карапетян, А. А. Дмитриева // Вестник РГАТУ. — 2023. — № 2. — С. 30-37.
15. Горелик Л. Ш. Некоторые аспекты регуляции массы пищевых яиц в ходе яйцекладки / Л. Ш. Горелик, С. Ю. Харлап // Известия СПбГАУ. — 2018. — № 4 (53). — С. 159-164.
16. Сидорова В. К. Мазо, С. Н. Зорин, И. Л. Стефанова // Вопросы питания. — 2018. — № 1. — С. 44-55.

17. Горелик О. В. Динамика морфологических показателей качества яиц и их взаимосвязь в ходе репродуктивного периода / О. В. Горелик, Л. Ш. Горелик, С. Ю. Харлап // Известия СПбГАУ. – 2019. – № 2. – С. 91-96.
18. Fu M. Genome-Wide Association Study of Egg Production Traits in Shuanglian Chickens Using Whole Genome Sequencing / M. Fu, Y. Wu, J. Shen, A. Pan, H. Zhang, J. Sun, Z. Liang, T. Huang, J. Du, J. Pi // Genes. – 2023. – Vol. 14. – № 12. – P. 2129. – doi: 10.3390/genes14122129.
19. Haqani, M. I. Mapping of Quantitative Trait Loci Controlling Egg-Quality and -Production Traits in Japanese Quail (*Coturnix japonica*) Using Restriction-Site Associated DNA Sequencing / M. I. Haqani, S. Nomura, M. Nakano // Genes. - 2021. - Vol. 12, № 5. - Art. 735. - doi: 10.3390/genes12050735.
20. Chen, R. Research on Chinese consumers' shell egg consumption preferences and the egg quality of functional eggs / R. Chen, C. Jiang, X. Li // Poultry Science. - 2023. - Vol. 102, № 10. - P. 103007. - doi: 10.1016/j.psj.2023.103007.
21. Song, X. Yolk precursor synthesis and deposition in hierarchical follicles and effect on egg production performance of hens / X. Song, D. Wang, Y. Zhou // Poultry Science. - 2023. - Vol. 102. № 7. - Art. 102756. - doi: 10.1016/j.psj.2023.102756.
22. Косьяненко, С. В. Формирование селекционного стада яичных кур с интенсивной яйцекладкой / С. В. Косьяненко, И. П. Курило // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. – 2023. – № 26-1. – С. 64-70.
23. Косьяненко, С. В. Интенсивность яйценоскости и устойчивость яйцекладки линейных кур белого кросса / С. В. Косьяненко, И. П. Курило, М. Н. Федорович // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства. – 2024. – № 27-2. – С. 119-126.
24. Медведев, И. К. Методы профилактики стресса у сельскохозяйственной птицы / И. К. Медведев // Эффективное животноводство. – 2025. – № 2 (199). – С. 52-53.
25. Шевченко, Б. П. Морфометрические особенности органов репродуктивной системы кур-несушек при влиянии химических элементов с различной биологической ролью / Б. П. Шевченко, С. В. Лебедев, А. А. Бирюков, О. Ю. Сипайлова // Известия ОГАУ. - 2008. - № 20-1. - С. 76-78.
26. Li, Z. Functional Properties and Extraction Techniques of Chicken Egg White Proteins / Z. Li, X. Huang, Q. Tang // Foods. - 2022. - Vol. 11. № 16. - Art. 2434. - doi: 10.3390/foods11162434.
27. Liu Z. Genetic variations for egg quality of chickens at late laying period revealed by genome-wide association study / Z. Liu, C. Sun, Y. Yan, G. Li, F. Shi, G. Wu, A. Liu, N. Yang // Scientific Reports. – 2018. – Vol. 8. – № 1. – P. 10832. – doi: 10.1038/s41598-018-29162-7.
28. Ni A. Identifying candidate genetic variants for egg number by analyzing over 1,000 fully sequenced layers / A. Ni, H. Bovenhuis, M. P. L. Calus, Y. Li, J. Yuan, Y. Sun, J. Chen // Gigascience. – 2025. – Vol. 14. – P. g1af064. – doi: 10.1093/gigascience/g1af064.
29. Sun C. 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, J. Yuan, Z. Duan, M. Shen, L. Qu, G. Xu, K. Wang, N. Yang // BMC Genomics. – 2015. – Vol. 16. – № 1. – P. 565. – doi: 10.1186/s12864-015-1795-7.
30. Бурмистрова, О. М. Товарные свойства и качество пищевых куриных яиц / О. М. Бурмистрова, Е. А. Бурмистров, Н. Л. Наумова // Аграрный вестник Урала. – 2019. – № 9 (188). – С. 19-29.
31. Онегина, П. А. Ветеринарно-санитарная экспертиза пищевых куриных яиц / П. А. Онегина, М. В. Степанова // Вестник АПК Верхневолжья. – 2022. – № 2 (58). – С. 77-85. – doi: 10.35694/YARCX.2022.58.2.011
32. Штеле, А. Л. Качества пищевых куриных яиц различной массы и моделирование их энергетической ценности / А. Л. Штеле, А. И. Филатов // Известия ТСХА. – 2012. – № 6. – С. 165-175.
33. Amaz, S. A. Embryonic thermal manipulation reduces hatch time, increases hatchability, thermotolerance, and liver metabolism in broiler embryos / S. A. Amaz, M. A. H. Shahid, A. Chaudhary // Poultry Science. - 2024. - Vol. 103. № 4. - P. 103527. - doi: 10.1016/j.psj.2024.103527.
34. Emamgholi Begli H. Genomic dissection and prediction of feed intake and residual feed intake traits using a longitudinal model in F2 chickens / H. Emamgholi Begli, R. Vaez Torshizi, A. A. Masoudi, A. Ehsani, J. Jensen // Animal. – 2018. – Vol. 12. – № 9. – P. 1792–1798. – doi: 10.1017/S1751731117003354.
35. Dong, X. Genomic Analysis Reveals Pleiotropic Alleles at EDN3 and BMP7 Involved in Chicken Comb Color and Egg Production / X. Dong, J. Li, Y. Zhang // Frontiers in Genetics. - 2019. - Vol. 10. - P. 612-628. - doi: 10.3389/fgene.2019.00612.
36. Nishimura, K. Genetic effect on free amino acid contents of egg yolk and albumen using five different chicken genotypes under floor rearing system / K. Nishimura, D. Ijiri, S. Shimamoto // PLoS One. - 2021. - Vol. 16. № 10. - Art. e0258506. - doi: 10.1371/journal.pone.0258506.
37. Zhang R. Identification of candidate genomic regions for egg yolk moisture content based on a genome-wide association study / R. Zhang, F. Yao, X. Cheng, M. Yang, Z. Ning // BMC Genomics. – 2023. – Vol. 24. – № 1. – P. 110. – doi: 10.1186/s12864-023-09221-8.

38. Luo C. Genome-wide association study of antibody response to Newcastle disease virus in chicken / C. Luo, H. Qu, J. Ma, J. Wang, C. Li, C. Yang, X. Hu, N. Li, D. Shu // *BMC Genetics*. – 2013. – Vol. 14. – P. 42. – doi: 10.1186/1471-2156-14-42.
39. Тамахина, А. Я. Определение качества пищевых куриных яиц в процессе хранения по изменению состояния овальбумина / А. Я. Тамахина // *Известия Кабардино-Балкарского государственного аграрного университета им. В. М.* – 2024. № 2 (44). С. 118-126. doi:10.55196/2411-3492-2024-2-44-118-126
40. Gu, S. Temporal Expression of Myogenic Regulatory Genes in Different Chicken Breeds during Embryonic Development / S. Gu, C. Wen, J. Li // *International Journal of Molecular Sciences*. - 2022. - Vol. 23, № 17. - Art. 10115. - DOI: 10.3390/ijms231710115.
41. Сидорова, Ю. С. Оценка биологической ценности и антигенности коагулированного белка куриного яйца / Ю. С. Сидорова, В. К. Мазо, И. Л. Стефанова // *Вопросы питания*. - 2018. № 87(1). - С. 44-50. doi:10.24411/0042-8833-2018-10005
42. Sah, N. RNA sequencing-based analysis of the magnum tissues revealed the novel genes and biological pathways involved in the egg-white formation in the laying hen / N. Sah, D.L. Kuehu, V.S. Khadka // *BMC Genomics*. – 2021. Vol. 22. Art. 318. <https://doi.org/10.1186/s12864-021-07634-x>.
43. Gao M. Multi-Omics Reveals Molecular and Genetic Mechanisms Underlying Egg Albumen Quality Decline in Aging Laying Hens / M. Gao, J. Zhang, N. Yang, C. Sun // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2025. – Vol. 26. – № 16. – P. 7876. – doi: 10.3390/ijms26167876.
44. Han, H. Association between BMP15 Gene Polymorphism and Reproduction Traits and Its Tissues Expression Characteristics in Chicken / H. Han, Q. Lei, Y. Zhou // *PLoS One*. - 2015. - Vol. 10, № 11. - Art. e0143298. - doi: 10.1371/journal.pone.0143298.
45. Qu, L. Identification of potential genomic regions and candidate genes for egg albumen quality by a genome-wide association study / L. Qu, M. Shen, J. Guo // *Archives Animal Breeding*. - 2019. - Vol. 62. № 1. - P. 113-123. - doi: 10.5194/aab-62-113-2019.
46. Wang X. Genome-wide association analysis of eggshell color of an F2 generation population reveals candidate genes in chickens / X. Wang, M. Shen, J. Lu, T. Dou, M. Ma, J. Guo, K. Wang, L. Qu // *Animal*. – 2024. – Vol. 18. – № 6. – P. 101167. – doi: 10.1016/j.animal.2024.101167.
47. Gogo, J. A. Modelling conditions of storing quality commercial eggs / J. A. Gogo, B. E. Atitwa, C. N. Gitonga, D. M. Mugo // *Heliyon*. - 2021. - Vol. 7, № 8. - Art. e07868. - doi: 10.1016/j.heliyon.2021.e07868.
48. Cheng, X. Research progress on bird eggshell quality defects: a review / X. Cheng, Z. Ning // *Poultry Science*. - 2023. - Vol. 102, № 1. - P. 102283. - doi: 10.1016/j.psj.2022.102283.
49. Narushin, V.G. Shell, a naturally engineered egg packaging: Estimated for strength by non-destructive testing for elastic deformation / V.G. Narushin, M.G. Chausov, L.V. Shevchenko, A.P. Pylypenko, V.A. Davydovych, M.N. Romanov, D.K. Griffin // *Biosyst. Eng.* – 2021. Vol. 210. P. 235–246. <https://doi.org/10.1016/j.biosystemseng.2021.08.023>
50. Chasseur A. S. Marek's Disease Virus Virulence Genes Encode Circular RNAs / A. S. Chasseur, G. Trozzi, C. Istasse, A. Petit, P. Rasschaert, C. Denesvre, B. B. Kaufer, L. D. Bertzbach, B. Muylkens, D. Coupeau // *Journal of Virology*. – 2022. – Vol. 96. – № 9. – P. e0032122. – doi: 10.1128/jvi.00321-22.
51. Cheng, X. Research progress on bird eggshell quality defects: a review / X. Cheng, Z. Ning // *Poultry Science*. - 2023. - Vol. 102, № 1. - P. 102283. - doi: 10.1016/j.psj.2022.102283.
52. Gautron, J. Avian eggshell biomineralization: an update on its structure, mineralogy and protein tool kit / J. Gautron, L. Stapano, N. Le Roy // *BMC Mol and Cell Biol*. – 2021. Vol. 22, №11. <https://doi.org/10.1186/s12860-021-00350-0>.
53. Ding J. A significant quantitative trait locus on chromosome Z and its impact on egg production traits in seven maternal lines of meat-type chicken / J. Ding, F. Ying, Q. Li, G. Zhang, J. Zhang, R. Liu, M. Zheng, J. Wen, G. Zhao // *Journal of Animal Science and Biotechnology*. – 2022. – Vol. 13. – № 1. – P. 96. – doi: 10.1186/s40104-022-00744-w.
54. Ding J. The host susceptibility/resistance-related genes and gut microbial characteristics in Salmonella pullorum-infected chickens / J. Ding, J. Zhu, H. Zhou, K. Yang, C. Qin, Y. Zhang, C. Han, L. Yang, C. He, K. Xu, Y. Zheng, H. Luo, K. Chen, W. Zhou, S. Jiang, J. Liu, W. Zhu, Q. Niu, Z. Zhou, S. Wang, S. Yu, Q. Huang, H. Meng // *Microbiology Spectrum*. – 2025. – Vol. 13. – № 4. – P. e0039224. – doi: 10.1128/spectrum.00392-24.
55. Yakovlev, A. F. Evaluation of the genome in bird breeding / A. F. Yakovlev, N. V. Dement'eva // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. - 2017. - Vol. 21, № 7. - P. 770-777. - doi: 10.18699/VJ17.298.
56. Ветох, А. Н. Сравнение показателей роста и развития, влияющих на мясную продуктивность петушков в ресурсных популяциях / А. Н. Ветох, А. Ю. Джагаев, Н. А. Волкова // *Вестник РУДН. Серия: Агрономия и животноводство*. – 2024. – № 3. – С. 468-476.
57. Mueller, S. Carcass and meat quality of dual-purpose chickens (Lohmann dual, Belgian Malines, Schweizerhuhn) in comparison to broiler and layer chicken types / S. Mueller, M. Kreuzer, M. Siegrist // *Poultry Science*. - 2018. - Vol. 97. - P. 3325-3336. - doi: 10.3382/ps/pey172.

58. Friedrich, S.R. Exploring the molecular basis of neuronal excitability in a vocal learner / S.R. Friedrich, P.V. Lovell, T.M. Kaser // *BMC Genomics*. – 2019. – Vol. 20. – Art. 629 <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5871-2>
59. Aslam, M.L. Whole genome QTL mapping for growth, meat quality and breast meat yield traits in turkey / M.L. Aslam, J.W. Bastiaansen, R.P. Crooijmans, A. Vereijken, M. Groenen // *BMC Genetics*. – 2011. Vol. 12:61. – doi: 10.1186/1471-2156-12-61.
60. Liu J. Identification of candidate genes associated with slaughter traits in F2 chicken population using genome-wide association study / J. Liu, J. Zhou, J. Li, H. Bao // *Animal Genetics*. – 2021. – Vol. 52. – № 4. – P. 532–535. – doi: 10.1111/age.13079.
61. Recoquilly, J. A. medium density genetic map and QTL for behavioral and production traits in Japanese quail / J. A. Recoquilly, A. Pitel, C. Arnould, S. Leroux, P. Dehais, C. Moréno, L. Calandreau, A. Bertin, D. Gourichon, O. Bouchez, A. Vignal, M. I. Fariello, F. Minvielle, C. Beaumont, C. Leterrier, E. Le Bihan-Duval // *BMC Genomics*. – 2015. Vol.16. №.10. doi: 10.1186/s12864-014-1210-9.
62. VanRaden, P. M. Efficient methods to compute genomic predictions / P. M. VanRaden // *Journal of Dairy Science*. - 2008. - Vol. 91. - P. 4414-4423.
63. Romanov, M. N. Whole Genome Screening Procures a Holistic Hold of the Russian Chicken Gene Pool Heritage and Demographic History / M. N. Romanov, A. S. Abdelmanova, V. I. Fisinin // *Biology*. - 2023. - Vol. 12. № 7. - Art. 979. - doi: 10.3390/biology12070979.
64. Schreiweis, M.A. Identification of quantitative trait loci associated with egg quality, egg production, and body weight in an F2 resource population of chickens / M.A. Schreiweis, P.Y. Hester, P. Settar, D.E. Moody // *Animal Genetics*. - 2006. Vol. 37(2). P. 106-112 ( doi: 10.1111/j.1365-2052.2005.01394.x).
65. Wang D. Genome-wide variation study and inter-tissue communication analysis unveil regulatory mechanisms of egg-laying performance in chickens / D. Wang, L. Tan, Y. Zhi, L. Bu, Y. Wang, Z. Wang, Y. Guo, W. Tian, C. Xu, D. Li, Z. Li, R. Jiang, R. Han, G. Li, Y. Wang, D. Xia, Y. Tian, I. C. Dunn, X. Hu, H. Li, Y. Zhao, X. Kang, X. Liu // *Nature Communications*. – 2024. – Vol. 15. – № 1. – P. 7069. – doi: 10.1038/s41467-024-50809-9.
66. Рейнбах, Н. П. Генетическое разнообразие в популяциях кур русская белая, пушкинская и корниш на основе анализа гомозиготных районов / Н. П. Рейнбах, А. Б. Вахрамеев, А. Е. Рябова // *Молочнохозяйственный вестник*. – 2022. – № 3 (47). – С. 131-144.
67. Wolc A. Genome-wide association study for egg production and quality in layer chickens / A. Wolc, J. Arango, T. Jankowski, I. Dunn, P. Settar, J. E. Fulton, N. P. O'Sullivan, R. Preisinger, R. L. Fernando, D. J. Garrick, J. C. Dekkers // *Journal of Animal Breeding and Genetics*. – 2014. – Vol. 131. – № 3. – P. 173–182. – doi: 10.1111/jbg.12086.
68. Du Y. Endocrine and genetic factors affecting egg laying performance in chickens: a review / Y. Du, L. Liu, Y. He, T. Dou, J. Jia, C. Ge // *British Poultry Science*. – 2020. – Vol. 61. – № 5. – P. 538–549. – doi: 10.1080/00071668.2020.1758299.
69. Kim J. From GWAS signal to function: targeted CRISPR activation enables functional characterization of non-coding SNPs in chickens / J. Kim, J. H. Han, M. Kim, G. Schmidt, E. Cho, J. H. Lee, T. H. Kim // *Frontiers in Genome Editing*. – 2025. – Vol. 7. – P. 1662152. – doi: 10.3389/fgeed.2025.1662152.
70. Tan L. Genome-wide analyses reveal intricate genetic mechanisms underlying egg production efficiency in chickens / L. Tan, X. Cai, Y. Kong, Z. Liu, Z. Wen, L. Bu, Y. Wang, X. Liu, Z. Zhang, J. Han, D. Wang, Y. Zhao // *Journal of Animal Science and Biotechnology*. – 2025. – Vol. 16. – № 1. – P. 114. – doi: 10.1186/s40104-025-01245-2.
71. Broekema, R. V. A practical view of fine-mapping and gene prioritization in the post-genome-wide association era / R. V. Broekema, O. B. Bakker, I. H. Jonkers // *Open Biology*. - 2020. - Vol. 10, № 1. - P. 190221. - doi: 10.1098/rsob.190221.
72. Vollmar, S. Mapping genes for phosphorus utilization and correlated traits using a 4k SNP linkage map in Japanese quail (*Coturnix japonica*) / S. Vollmar, V. Haas, M. Schmid, S. Preuß, R. Joshi, M. Rodehutschord, J. Bennewitz // *Animal Genetics*. – 2020. Vol. 52. - P.90-98. doi: 10.1111/age.13018.
73. Pramanik, S. Egg-shell derived carbon dots for base pair selective DNA binding and recognition / S. Pramanik, S. Chatterjee, G. Suresh Kumar // *Physical Chemistry Chemical Physics*. - 2018. - Vol. 20. № 31. - P. 20476-20488. - doi: 10.1039/c8cp02872a.
74. Tan X. Large-scale genomic and transcriptomic analyses elucidate the genetic basis of high meat yield in chickens / X. Tan, R. Liu, D. Zhao, Z. He, W. Li, M. Zheng, Q. Li, Q. Wang, D. Liu, F. Feng, D. Zhu, G. Zhao, J. Wen // *Journal of Advanced Research*. – 2024. – Vol. 55. – P. 1–16. – doi: 10.1016/j.jare.2023.02.016.
75. Yevshin, I. S. Genome of Russian Snow-White Chicken Reveals Genetic Features Associated with Adaptations to Cold and Diseases / I. S. Yevshin, E. I. Shagimardanova, A. S. Ryabova // *International Journal of Molecular Sciences*. - 2024. - Vol. 25, № 20. - Art. 11066. - doi: 10.3390/ijms252011066.
76. Guo M. Genomic and transcriptomic analyses reveal the genetic basis of leg diseases in laying hens / M. Guo, X. Zhao, X. Zhao, G. Wang, X. Ren, A. Chen, X. Jiang, Y. Zhang, X. Cheng, X. Yu, H. Wang, F. Li, Z. Ning, L. Qu // *Poultry Science*. – 2025. – Vol. 104. – № 3. – P. 104887. – doi: 10.1016/j.psj.2025.104887