

РЕПРОДУКТИВНАЯ ФУНКЦИЯ У ГИБРИДНОЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПТИЦЫ. Сообщение II. ВЛИЯНИЕ СЕЛЕКЦИИ ПО НЕПРОДУКТИВНЫМ ПРИЗНАКАМ* (обзор)

Ю.И. ЗАБУДСКИЙ

В представленном обзоре в качестве непродуктивных признаков, учитываемых при селекции исходных линий птицы, рассматриваются развитие асцита, предрасположенность к расклевам, устойчивость к действию стресс-факторов, первичный иммунный ответ. Отбор по одному из таких признаков вызывает изменения показателей, характеризующих как репродуктивную, так и другие функции организма. У высокопродуктивных мясных кроссов кур (в отличие от медленно растущих цыплят) часто проявляется асцитный синдром (R. Wideman, 2001). Гибель цыплят-бройлеров вследствие асцитов составляет 5-10 %, а при пониженных температурах может достигать 50 % от объемов мирового производства (H. Pavlidis с соавт., 2007). Предпосылки к развитию этого расстройства формируются уже в период эмбриогенеза (E. Descurege с соавт., 2000). У эмбрионов — потомков особей с не предрасположенным к асциту генотипом относительная масса сердца достоверно больше, а наклев скорлупы и вывод происходят раньше, чем у предрасположенного генотипа, для эмбрионов которого характерны гипотиреоз и тахикардия (D. Luger с соавт., 2002). Обнаружено удлинение периода инкубации яиц от предрасположенной к асциту линии, что может инициироваться сниженной активностью щитовидной железы, увеличенным pCO_2 в воздушной камере яиц и, как следствие, гипоксией эмбрионов. Выявлена прямая корреляция показателей, характеризующих развитие легких и активность щитовидной железы в период эмбриогенеза: объем легких оказывался тем больше, чем выше концентрация тиреоидных гормонов, и наоборот (M. Nasanzadeh с соавт., 2008). Причем у цыплят, обладающих лучше развитыми легкими, но выращиваемых в провокационных условиях хронической гипоксии, смертность от асцитов оказалась достоверно меньше. Смертность в провокационных условиях выращивания составила у бройлеров чувствительной (L^+) и резистентной (L^-) линий соответственно 93,2 и 9,0 % (S. Dguan, 2009). Число сердечных сокращений у 1-суточных цыплят L^+ и L^- достоверно различалось (в среднем соответственно 435 и 404 уд/мин), но к 17-м сут выращивания разница практически нивелировалась (419 и 417 уд/мин), причем у первых за счет уменьшения числа сокращений, у вторых — вследствие его увеличения. Есть основания заключить, что одним из способов профилактики развития синдрома асцита у цыплят-бройлеров и повышения сохранности поголовья может послужить режим инкубации яиц, адекватный соответствующему генотипу мясных кур. Дивергентный отбор по признакам расклевов и выщипывания перьев обуславливает дифференцировку поголовья по состоянию нейроэндокринной и иммунной систем (A. Buitenhuis, 2006). Успешная селекция на уменьшение расклевов и выщипывания перьев ассоциируется с улучшением показателей яичной продуктивности (число и масса яиц), но ухудшением качества инкубационных яиц, результатов инкубации, состояния выведенного молодняка, а также изменениями стрессореактивности и (или) иммунного ответа. Так, число расклевов у L^- оказалось достоверно меньше, чем у L^+ , а число и масса яиц, снесенных за 1 мес, больше: соответственно 0,38 и 2,01 расклева за 1 ч, 1223 и 1132 г, 24,4 и 18,3 шт. Однако качество яйца у L^+ было лучше, чем у L^- : единицы Хау — 73,0 и 64,9, толщина скорлупы — 38,1 и 37,0 мм, доля желтка — 30,6 и 29,5 % (G. Su, 2006). Особенности репродуктивной функции сельскохозяйственной птицы разных генотипов, вызванные направленной селекцией, следует компенсировать оптимизацией состава рационов, условий содержания, а при получении от них потомства — посредством индивидуализации режимов инкубации яиц и выращивания молодняка.

Ключевые слова: птица, генотип, селекция по непродуктивным признакам, асцит, стрессореактивность, расклев, антителогенез, качество и инкубация яиц, метаболизм эмбрионов.

Селекция птицы на увеличение продуктивности обусловила дисфункцию воспроизводительной способности, что выражается в снижении качества инкубационных яиц, нарушениях метаболизма зародышей, ухуд-

* «Репродуктивная функция у гибридной сельскохозяйственной птицы. Сообщение I. Влияние селекции по признакам продуктивности (обзор)» см. в журнале «Сельскохозяйственная биология», 2014, № 4: 16-29 (doi: 10.15389/agrobiol.2014.4.16rus, doi: 10.15389/agrobiol.2014.4.16eng).

шении результатов инкубации и состояния получаемого молодняка (1, 2). Наблюдаются изменения химического состава и соотношения ингредиентов яйца, проницаемости скорлупы, отклонения в развитии и интеграции систем организма, обеспечивающих жизнедеятельность (нейроэндокринной, сердечно-сосудистой, иммунной и др.), а также длительности отдельных стадий развития, особенно в терминальный период эмбриогенеза.

У высокопродуктивной гибридной птицы в отличие от исходных генотипов проявляется агрессивность (3, 4), снижается стрессорезистентность и устойчивость к инфекциям (5, 6). Кроме того, она подвержена так называемым технологическим болезням — новым метаболическим расстройствам, в том числе синдрому внезапного прекращения яйцекладки, истерии, синдрому асцита, внезапной смерти и др. (7). Предрасположенность к ним у разных генотипов неодинакова. Отбор на снижение тяжести этих расстройств дает положительный результат (8-10), но влияет на репродуктивную функцию.

В настоящей статье представлен обзор научных исследований, посвященных особенностям репродуктивной функции у разных генотипов высокопродуктивной сельскохозяйственной птицы в случаях, когда селекция велась по непродуктивным признакам. Особое внимание уделено раннему периоду онтогенеза у потомков, обладающих неодинаковой чувствительностью к метаболическим расстройствам.

Асцитный синдром. Гибель цыплят-бройлеров вследствие асцитов составляет 5-10 %, а при пониженной температуре среды может достигать 50 %, рассчитанных от объемов мирового производства (11, 12). Высокопродуктивные финальные гибриды мясных кроссов кур выделяются предрасположенностью к развитию этого синдрома по сравнению с медленно растущими генотипами (13-16).

По мнению G. Havenstein (17), у таких гибридов вследствие многолетней селекции родителей органы висцеральной системы не изменились так сильно, как органы вегетативной системы. Цыплятам-бройлерам современных кроссов, имеющим к 40-42-суточному возрасту живую массу 2 кг и более, требуется такое количество кислорода для обеспечения роста и жизнедеятельности, что сердце вынуждено работать неадекватно своим возможностям (18). Развивающаяся гипоксия по схеме обратной связи вызывает компенсационное увеличение интенсивности функционирования этого органа. Происходит гипертрофия кардиомиоцитов и утолщение мышечной стенки. Из-за дефицита кислорода часть из них погибает, а оставшиеся удлиняются и утончаются, что в конечном итоге приводит к сердечной недостаточности и параличу сердца на фоне симптомов асцита (19). Хроническая сердечная недостаточность — основная причина гипоксемии и гипертензии малого круга кровообращения, а также обусловливаемого ими синдрома асцита у бройлеров (20).

Предпосылки к развитию этого расстройства формируются уже в период эмбриогенеза (21, 22). У эмбрионов — потомков особей с не предрасположенным к асциту генотипом относительная масса сердца достоверно больше, а наклев скорлупы и вывод происходят раньше, чем у предрасположенного генотипа, для эмбрионов которого характерен гипотиреоз (23). Интервал между I и II стадиями перинатального периода у них тождественен, а между II и III стадиями — короче у не предрасположенных к асциту эмбрионов. На 18-е сут инкубации в воздушной камере яиц от предрасположенных к асциту особей зафиксировано сниженное pO_2 и повышенное pCO_2 по сравнению с этими показателями у не предрасположенных к асциту. По мнению авторов, более продолжительную

инкубацию яиц от склонных к асциту кур может провоцировать гипотиреоз и повышенное значение $p\text{CO}_2$ в воздушной камере, вследствие чего наблюдается гипоксия эмбрионов. Эти данные согласуются с особенностями функционирования щитовидной железы у асцитных цыплят (24).

Степень пренатальной гипоксии влияет на развитие асцита в постнатальный период (14, 25). Причем гипоксия эмбрионов даже у генотипов одного и того же направления продуктивности неодинакова и обусловлена разной проницаемостью скорлупы и, следовательно, величиной $p\text{O}_2$ и $p\text{CO}_2$ в воздушной камере яйца (12, 26).

В среде с повышенным содержанием CO_2 в течение последней недели (27, 28) и/или первых 10 сут инкубации (29, 30) эмбрионы выводятся раньше, чем при стандартном количестве CO_2 .

Половину яиц от промышленного родительского стада кросса Cobb и отцовской линии SAS-Hybro с предрасположенностью к развитию асцита инкубировали в течение первых 10 сут в шкафах без вентиляции (БВ), что обусловило увеличение концентрации CO_2 в воздухе с 0,05 до 0,7 %, остальные яйца — в шкафу при стандартном режиме вентиляции (СВ), когда содержание этого газа было менее 0,1 % (30). У обоих генотипов с 11-х по 14-е сут инкубации в воздушной камере яиц $p\text{CO}_2$ оказалось достоверно больше при БВ, чем при СВ. Например, на 13-е сут у Cobb — соответственно $17,9 \pm 1,1$ и $15,1 \pm 0,9$ мм рт. ст., у SAS-Hybro — $16,2 \pm 1,1$ и $13,2 \pm 0,9$ мм рт. ст. Выводимость яиц у SAS-Hybro-БВ составила 88,00 %, у SAS-Hybro-СВ — лишь 76,84 %. Период от начала инкубации до каждой из трех стадий перинатального периода у Cobb был короче, чем у SAS-Hybro, во всех вариантах опыта: I стадия в режиме БВ длилась соответственно $7,33 \pm 0,46$ и $13,29 \pm 0,50$ ч, при СВ — $10,49 \pm 0,41$ и $11,54 \pm 0,45$ ч. Вывод у Cobb-БВ по сравнению с Cobb-СВ завершился на 2,5 ч раньше, у SAS-Hybro — лишь на 0,5 ч. С 17-х сут до вывода содержание в плазме крови T_3 , T_4 и кортикостерона у Cobb достоверно превышало показатели у SAS-Hybro при обоих режимах инкубации. У Cobb и SAS-Hybro не обнаружена зависимость концентрации тиреоидных гормонов от $p\text{CO}_2$, однако динамика количества кортикостерона статистически значимо определялась как режимом инкубации, так и генотипом. Если в период с 11-х по 17-е сут при СВ у обоих генотипов происходило резкое увеличение содержания этого гормона с последующим постепенным уменьшением до вывода, то в варианте БВ максимум кортикостерона зафиксирован уже на 15-е сут. Последний оказался ниже у Cobb-БВ по сравнению с SAS-Hybro-СВ, тогда как у SAS-Hybro зависимости от $p\text{CO}_2$ не выявили.

N. Vuys с соавт. (31) инкубировали по две партии яиц от отцовской предрасположенной к асциту (АП) и материнской не предрасположенной (АнП) форм мясных кур. В течение 1-13-х сут во всех шкафах поддерживали содержание CO_2 0,2 %, а с 14-х по 19-е сут в одном из них его увеличили до 0,4 % за счет менее активной вентиляции. Эмбрионы АП достигли I стадии перинатального периода достоверно позже по сравнению с эмбрионами АнП в обоих вариантах опыта. При 0,2 % CO_2 это происходило соответственно через $470,67 \pm 0,78$ и $464,17 \pm 0,70$ ч от начала инкубации яиц. Эмбрионы АнП, развивавшиеся при 0,2 %, выводились достоверно раньше, чем АП, — соответственно через $492,52 \pm 1,11$ и $500,97 \pm 1,17$ ч, однако это различие нивелировалось при 0,4 % ($494,12 \pm 0,58$ и $493,47 \pm 0,70$ ч). У АП генотипов выявлено достоверно меньшее содержание гормонов T_4 и T_3 , чем у АнП. У эмбрионов обоих генотипов, инкубированных при 0,4 %, концентрация T_3 в плазме крови оказалась выше, а смертность от асцита меньше, чем при 0,2 %. Отношение массы правого желудочка к

общей массе желудочков у эмбрионов АП и АнП было больше при 0,2 % CO₂, чем при 0,4 %.

У эмбрионов мясных кур Arbor Acres по сравнению с таковыми от свободно спаривающейся популяции Athens-Canadian выявлена гетерохрония внутренних органов, выражающаяся, в том числе, уменьшением относительной массы сердца (32).

На эмбрионах — потомках кур кросса Ross × Cobb установлено, что гетерохрония сердца не только может быть обусловлена генотипом, гипоксией эмбрионов, но и развивается вследствие увеличения температуры инкубации (33). Контрольную партию яиц инкубировали при температуре скорлупы 37,8 °С, опытную с 7-х сут до завершения инкубации — при 38,9 °С. Выводимость яиц по вариантам оказалась практически тождественной — 94,5±0,57 и 92,5±1,04 %. Масса сердца, тела и остаточного желтка при выводе были достоверно меньше в опытной группе по сравнению с контролем — соответственно на 26 %, 3,4 и 0,5 г. Показатели общей смертности цыплят и смертности в результате асцита оказались достоверно большими в опыте, чем в контроле, — соответственно 12,5±1,16 и 8,4±1,28 %; 6,6±1,02 и 2,8±0,65 % за 42-суточный период выращивания. Следовательно, инкубация яиц при температуре, увеличенной с 7-х сут инкубации на 1,1 °С по сравнению с нормативной, провоцирует гетерохронную развития сердца и повышение общей смертности цыплят на 4,1 %, а от асцитов — на 3,8 %.

S. Druyan с соавт. (9, 34) в результате успешной дивергентной селекции поголовья материнской формы кур на устойчивость к асциду у потомков получили чувствительную (Л⁺) и резистентную (Л⁻) линии. Смертность бройлеров в провокационных условиях выращивания составила соответственно 93,2 и 9,0 %. Установлено, что число сердечных сокращений у 1-суточных цыплят Л⁺ и Л⁻ достоверно различалось (в среднем соответственно 435 и 404 уд/мин), но к 17-м сут выращивания разница практически нивелировалась (419 и 417 уд/мин), причем у первых за счет уменьшения числа сокращений, а у вторых — вследствие его увеличения. Как известно, умеренная гипоксия инициирует учащение сердечного ритма у птиц (35), что подтверждается повышенным рСО₂ в воздушной камере яиц от Л⁺ в терминальный период инкубации.

Представленные данные позволяют заключить, что причины и условия для развития асцита возникают уже в период инкубации яиц, причем эмбриогенез в яйцах, получаемых от кур Л⁺ и Л⁻, различается (табл. 1).

1. Особенности эмбриогенеза у генотипов мясных кур с разной предрасположенностью к асцитному синдрому (23, 27, 30, 34)

Показатель	Генотип	
	чувствительный	резистентный
Относительная масса сердца	Уменьшение	Увеличение
Воздушная камера яиц на 18-е сут инкубации:		
рО ₂	Уменьшение	Увеличение
рСО ₂	Увеличение	Уменьшение
Содержание в плазме крови Т ₃ , Т ₄	Уменьшение	Увеличение
Продолжительность инкубации	Увеличение	Уменьшение
Число сердечных сокращений у 1-суточных цыплят	Увеличение	Уменьшение

Примечание. Абсолютные величины показателей эмбриогенеза у сравниваемых генотипов, опубликованные независимыми исследователями, различаются, однако прослеживается закономерность изменения этих показателей относительно друг друга. Например, величина рСО₂ у чувствительного генотипа ниже по сравнению с аналогичным показателем у резистентного.

Гипотиреоз, присущий предрасположенным к асциду генотипам мясных кур (23, 24, 36, 37), развивается также вследствие селекции на уве-

личение скорости роста и конверсии корма (22). По-видимому, именно пониженная функциональная активность щитовидной железы определяет процессы, в результате которых в тканях бройлеров образуется дефицит кислорода, обуславливающий гипертрофию миокарда вследствие усиленной работы сердца, недостаточную эффективность сердечно-сосудистой системы и, как следствие, развитие синдрома асцита.

Обнаружена прямая корреляция показателей, характеризующих развитие легких и активность щитовидной железы в период эмбриогенеза: объем легких оказывался тем больше, чем выше концентрация тиреоидных гормонов, и наоборот (7, 15). Причем у цыплят с лучше развитыми легкими, но выращиваемых в условиях хронической гипоксии, смертность от асцитов была достоверно ниже.

Доказано влияние пренатальной гипоксии на проявление асцитного синдрома в постнатальный период. Эмбриогенез, протекающий при относительно высоком содержании CO_2 в воздухе, завершается раньше, чем при нормативном и тем более пониженном, что обусловлено увеличенной активностью щитовидной железы в условиях гипоксии (22, 23, 31, 36). Как ни парадоксально, у цыплят, выведенных из яиц, которые инкубировались в условиях гипоксии, зафиксировано уменьшение числа случаев асцита (28, 27). Одной из причин этого феномена может быть сокращение периода эмбриогенеза, в результате которого происходит более ранняя смена аллантоисного типа дыхания на легочный, переход к активной жизни и улучшение обеспечения кислородом тканей.

Есть основания заключить, что одним из способов профилактики развития синдрома асцита у цыплят-бройлеров и увеличения сохранности поголовья может послужить режим инкубации яиц, адекватный требованиям соответствующего генотипа мясных кур.

Стрессочувствительность и агрессивность. Установлено увеличение содержания кортикостерона в белке и желтке яиц, получаемых от стрессированных несушек (38, 39). В белке яиц, сносимых несушками после иммобилизации, зафиксировано достоверное увеличение концентрации кортикостерона с 1,4-1,5 до 1,7-2,0 нг/г (40). Та же закономерность выявлена при разных режимах гипертермии, а также при переводе кур в новые типы клеток и изменении плотности посадки.

Гормоны, аккумулирующиеся в яйце, негативно влияют на эмбриогенез (41-43). Так, инъекции кортикостерона (10 или 20 нг/мл) в яйцо вызывают увеличение смертности эмбрионов, сокращение периода эмбриогенеза, развитие билатеральной асимметрии длины цевки (44).

При моделировании развития стресса у японских перепелок (*Coturnix coturnix japonica*) посредством вживления имплантов, содержащих или не содержащих кортикостерон, обнаружена корреляция между количеством гормона, проникающего в организм и аккумулирующегося в желтке сносимых яиц (45). Показатели роста у потомства, получаемого от матерей с такими имплантами, оказались хуже по сравнению с контролем, а реактивность гипоталамо-гипофизарно-кортикоадреналовой системы (ГГКАС) в ответ на иммобилизацию — значительней.

У японских перепелов выявлен половой и возрастной диморфизм по показателям роста и стрессореактивности в ответ на инъекции кортикостерона в желток яиц перед инкубацией (46). Установлено замедление роста самцов, но не самок и уменьшение стрессореактивности у взрослых перепелок, но не перепелов.

В результате селекции по признаку стрессочувствительности у перепелов происходит сокращение эмбриогенеза: молодняк L^+ выводится на

3,7 ч раньше, чем Л⁻ (47). Это подтверждено в опыте с вживлением пустых (контроль) и содержащих кортикостерон имплантов (опыт): Л⁻ (контроль) 397,8±0,5 ч > Л⁻ (опыт) 395,9±0,7 ч > Л⁺ (контроль) 393,8±0,3 ч > Л⁺ (опыт) 391,2±0,4 ч (48).

Расклев и выщипывание перьев (РВП) у соседней особи — один из наиболее распространенных пороков поведения яичных кур, фиксируемый у 40-80 % поголовья промышленных стад (49, 50). Различают легкую (игнорируемую реципиентом) и тяжелую формы РВП (4, 51). Интенсивность РВП растет с началом яйцекладки, что обусловлено повышенным выделением половых гормонов. При селекции птицы на увеличение продуктивности учащаются случаи РВП (52).

В результате селекции белых леггорнов в течение 5 поколений по признакам РВП содержание в плазме крови серотонина у Л⁺ становилось достоверно больше, чем у Л⁻ — соответственно 0,059 и 0,037 ммоль/л (53). Полученные данные согласуются с результатами Н. Cheng с соавт. (54), доказавшими, что высокое содержание этого нейротрансмиттера у кур, проявляющих склонность к РВП, ассоциируется с низкой сохранностью из-за каннибализма.

Селекция на уменьшение РВП эффективна (51, 55, 56), однако ее последствия для репродуктивной и других функций организма не вполне ясны. При сравнении стрессореактивности у 6-го поколения кур породы белый леггорн, селекционированных по признакам РВП, и свободно спаривающейся контрольной линии (КЛ), которые происходили от одной популяции, выявлено, что в состоянии покоя у особей этих генотипов концентрация кортикостерона в плазме крови в среднем составляет 1,6 нг/мл (52). У самцов она была достоверно больше, чем у самок, — соответственно 1,9 и 1,5 нг/мл. В ответ на действие стресс-фактора (иммобилизация) у Л⁺ кур с выраженными пороками поведения, характерными для РВП, и Л⁻ особей концентрация кортикостерона повышалась неодинаково и составила соответственно 11,0 и 7,9 нг/мл при промежуточном значении показателя (10,2 нг/мл) у КЛ.

У белых леггорнов выявлена отрицательная фенотипическая корреляция между легкой формой РВП и стрессореактивностью (-0,11±0,03), массой яиц от 44- (-0,18±0,07) и 50-недельных (-0,16±0,06) кур, а также деформацией скорлупы яиц от 50-недельных особей (-0,16±0,07) (57). Для такой особенности поведения, как склевывание почвы, установлена прямая связь с деформацией скорлупы яиц, полученных от 50-недельных кур ($r = 0,63 \pm 0,26$), и обратная — с прочностью скорлупы (значения r для яиц от 35-, 44- и 50-недельных кур соответственно -0,86±0,29; -0,81±0,20 и -0,76±0,24).

G. Su с соавт. изучили репродуктивную функцию кур породы белый леггорн в пяти поколениях, селекционируемых по признакам РВП (58). Число расклевов у Л⁻ оказалось достоверно меньше, чем у Л⁺, а число и масса яиц, снесенных за 1 мес, больше: соответственно 0,38 и 2,01 расклева за 1 ч, 1223 и 1132 г, 24,4 и 18,3 шт. Однако качество яйца у Л⁺ было лучше, чем у Л⁻: единицы Хау — 73,0 и 64,9, толщина скорлупы — 38,1 и 37,0 мм, доля желтка — 30,6 и 29,5 %. Показатели качества яиц от КЛ имели промежуточные значения. Следовательно, в результате селекции на уменьшение РВП, обусловившей статистически достоверное уменьшение числа расклевов в 5-м поколении, на фоне увеличения ряда количественных показателей яичной продуктивности произошло ухудшение исследованных качественных характеристик яиц.

Отбор по признакам РВП обуславливает дифференцировку поголо-

вья по степени реактивности симпато-адреномедуллярной системы (САС) и ГКАС. Следствием селекции на увеличение стрессореактивности становится сокращение периода эмбриогенеза (47, 48). Положительный эффект отбора кур на уменьшение РВП вызывает ухудшения показателей качества яиц (58). Кроме того, изменяется состояние иммунной системы (53). Так, у Л⁺ отмечено достоверное усиление реакции на вакцинацию против вируса, вызывающего болезнь Гамборо, по сравнению с алогичными показателями у Л⁻ и КЛ. Число белых клеток крови оказалось больше у Л⁻ по сравнению с Л⁺ и КЛ. Следовательно, такая дивергентная селекция сказывается на состоянии здоровья птицы.

Эти особенности целесообразно учитывать в условиях промышленного производства продуктов птицеводства, когда вследствие большой скученности поголовья вероятны инфекционные болезни и развитие состояния стресса из-за действия так называемых технологических стресс-факторов, а также склонности кур к РВП.

Селекция по признакам гуморального иммунного ответа. Селекция по признакам гуморального иммунного ответа вызывает изменения энергетического обмена и синтеза протеинов, служащих критическими факторами для реализации как иммунной защиты организма, так и обеспечения репродуктивной и продуктивной функций (59). Например, отбор в 14 поколениях кур по признаку первичного антителогенеза отражается на скорости роста и яичной продуктивности (60). Молодки Л⁻ обладают большей живой массой, а половозрелые особи, наоборот, меньшей, причем несут первое яйцо раньше, тогда как число полученных от них яиц (и доля двухжелтковых) больше по сравнению с таковыми у Л⁺.

Селекция в 22 поколениях кур на изменение интенсивности антителогенеза значительно влияет на качество инкубационных яиц (61). Масса яиц от несушек одного возраста составила у КЛ 59,44 г, у Л⁻ — 55,50 г, у Л⁺ — 54,15 г. Относительная масса скорлупы, ее толщина, высота и рН яичного белка оказались меньшими у Л⁻, средними — у КЛ и наибольшими — у Л⁺. Причем высота белка снизилась с возрастом у всех несушек, а закономерность изменений этого показателя зависела от генотипа.

В результате успешного дивергентного отбора по признаку первичного иммунного ответа в 37 поколениях у кур Л⁺ и Л⁻ породы белый леггорн, выделенных из одной популяции, произошли изменения показателей роста и репродуктивной функции, по которым отбор не вели (62). Так, с 16-го по 37-е поколения у Л⁺ титр антител ($\log 2$) увеличился с $8,27 \pm 1,64$ до $18,20 \pm 6,10$, а у Л⁻ — уменьшился с $4,12 \pm 2,07$ до $2,0 \pm 1,30$. Снесение первого яйца у особей в 24-м поколении Л⁺ произошло в возрасте $181,0 \pm 20,9$ сут, у Л⁻ — $161,1 \pm 6,5$ сут. Цыплята Л⁺ характеризовались меньшей живой массой в 1-месячном возрасте по сравнению со сверстниками Л⁻. Характер корреляции между живой массой и титрами антител зависел от генотипа: у Л⁻ она была прямой, у Л⁺ — обратной.

Установлено, что в результате отбора белых леггорнов в 36 поколениях по признакам антителогенеза у особей Л⁻ яйцекладка начиналась на $11,67 \pm 3,53$ сут раньше, а несушки характеризовались меньшей живой массой ($-169,46 \pm 40,20$ г), чем у Л⁺ (63, 64). Вместе с тем у яиц от кур Л⁺ достоверно больше индекс формы (на $4,12 \pm 0,55$ %), высота белка (на $0,27 \pm 0,12$ мм) и выше качество белка, оцененное в единицах Хау (на $1,89 \pm 0,91$ %). Масса яиц и окрашенность желтка одинаковы у обоих генотипов, но качество скорлупы у Л⁻ лучше, ее масса и толщина — больше соответственно на $0,66 \pm 0,09$ г и $0,03 \pm 0,01$ мм по сравнению с аналогичными показателями у Л⁺.

Следует отметить, что данные о закономерностях изменения массы яиц и толщины скорлупы от Л⁺ и Л⁻, опубликованные А. Martin с соавт. (60) и Н. Albrecht с соавт. (64), противоречивы. Возможно, причина заключается в неодинаковой продолжительности отбора (соответственно 22 и 36 поколений), а также в различиях между генотипами исходных популяций.

Цыплятам 30-го поколения при селекции по признаку гуморального иммунного ответа на эритроциты барана в 7- и 12-недельном возрасте одновременно вводили человеческий сывороточный альбумин (ЧСА) и липополисахариды (65). У особей Л⁺ по сравнению с Л⁻ зафиксировано повышение титров специфических антител к ЧСА и естественных антител, связывающих гемоцианин лимфы улитки, а также большая чувствительность к иммунной модуляции липополисахаридами. У поголовья Л⁺ обнаружена задержка полового созревания и меньшая яичная продуктивность.

Представленные выше данные позволяют заключить, что селекция высокопродуктивной птицы по признакам гуморального иммунного ответа вызывает нарушение баланса между потенциалами антителогенеза, роста и развития, а также репродуктивной функции. Как следует из данных таблицы 2, несушки Л⁻ по живой массе, возрасту наступления половой зрелости (снесение первого яйца) и яичной продуктивности обладают преимуществом по сравнению с Л⁺. Однако Л⁺ превосходят Л⁻ по качеству яиц (высота и рН белка, единицы Хау, количество двухжелтковых яиц). Основные из перечисленных показателей, характеризующих качество инкубационных яиц, нормированы отраслевым стандартом ОСТ 10 321-2003 (66).

2. Изменение показателей, характеризующих репродуктивную функцию кур, под влиянием дивергентной селекции по признакам первичного иммунного ответа

Показатель	Направления изменений		Ссылка
	линия Л ⁺	линия Л ⁻	
Наступление половой зрелости (снесение первого яйца)	Позже	Раньше	(60, 62, 63-65)
Яичная продуктивность	Уменьшена	Увеличена	(60, 65)
Интенсивность яйцекладки	Уменьшена	Увеличена	(63, 64)
Масса яйца	Уменьшена	Увеличена	(61)
Индекс формы яйца	Увеличен	Уменьшен	(64)
Высота и рН яичного белка, единицы Хау	Увеличены	Уменьшены	(61, 64)
<u>Число двухжелтковых яиц</u>	Меньше	Больше	(60)

Примечание. Абсолютные величины показателей, характеризующих репродуктивную функцию у сравниваемых генотипов, опубликованные независимыми исследователями, различаются, однако прослеживается закономерность изменения этих показателей относительно друг друга. Например, число двухжелтковых яиц у Л⁺ меньше по сравнению с показателем у Л⁻.

Таким образом, перераспределение и элиминация определенных генных пулов в результате селекции птицы по непродуктивным признакам (асцитный синдром, склонность к РВП, стрессореактивность и иммунная защита организма) обуславливают дисфункцию репродуктивной системы у поголовья. Следует отметить, что направленный отбор вызывает скорелированные модификации по разным группам признаков. Так, при селекции на РВП обнаружена связь между стрессореактивностью, иммунным ответом и качеством яиц (57). По-видимому, при селекции по признакам стрессореактивности, обусловленной действием факторов разной природы (социальных, физических, биологических) изменения репродуктивной функции могут иметь отличительные черты. Подобное предположение основано на том, что в результате отбора по соответствующим признакам в популяциях варьируется численность особей, проявляющих неодинаковые стратегии поведения (копинг-стили) при преодолении стресса (5, 67). Та-

кая форма дихотомии обнаружена у разных классов животных, в том числе птиц, рыб и млекопитающих (68, 69).

Данные, полученные при изучении качества инкубационных яиц, метаболизма эмбрионов, результатов инкубации и состояния молодняка в поколениях сельскохозяйственной птицы, которую подвергали селекции по непродуктивным признакам, доказывают, что такой отбор может вызывать ухудшение не только репродуктивной, но и других функций. Например, успешная селекция на уменьшение расклевов и выщипывания перьев ассоциируется с улучшением показателей яичной продуктивности, но с ухудшением качества инкубационных яиц, а также с изменениями стрессореактивности и(или) иммунного ответа. У предрасположенных к асциту генотипов для эмбрионов-потомков характерна гетерохрония сердца и тахикардия, гипотиреоз, увеличенная продолжительность развития до вывода. Отметим, что подобные изменения имеют место также в результате селекции по продуктивным признакам (2).

Представляется, что выявленные закономерности следует использовать для разработки способов, позволяющих компенсировать снижение репродуктивной функции, обусловленное отбором. К перспективным приемам можно отнести оптимизацию состава рационов (70) и условий содержания родительского стада (6, 50), в том числе профилактику развития стресса (71-74), а также селекцию на улучшение качества яиц (84). При получении потомства необходимо индивидуализировать режимы инкубации яиц от каждого генотипа (75-78), регулировать эмбриогенез посредством введения биологически активных веществ в инкубационное яйцо (79) и термоконтрастного тренинга эмбрионов (80-83).

Итак, селекция птицы по непродуктивным признакам (устойчивость к асцитам, расклевам и действию стресс-факторов, первичный иммунный ответ) сказывается на репродуктивной и других физиологических функциях. Например, при склонности к развитию асцитного синдрома у особей достоверно усиливается реакция на вакцинацию против вируса болезни Гамборо, а у эмбрионов отмечается гетерохрония сердца и тахикардия, гипотиреоз, увеличивается время до вывода. Одним из способов профилактирования асцитов и повышения сохранности поголовья может быть подбор режима инкубации яиц. В белке и желтке яиц от несушек, находящихся в состоянии стресса, накапливается кортикостерон, что, в частности, негативно влияет на метаболизм эмбрионов и результаты инкубации. При положительном эффекте отбора кур на уменьшение склонности к расклевам и выщипыванию происходит ухудшение качества яиц, изменяется состояние иммунной, симпато-адреномедуллярной и гипоталамо-гипофизарно-кортикоадреналовой систем. Отбор по признакам гуморального иммунного ответа вызывает изменения энергетического обмена и синтеза протеинов, служащих критическими факторами для реализации как иммунной защиты организма, так и обеспечения репродуктивной и продуктивной функции. Под влиянием дивергентной селекции по признакам первичного иммунного ответа несушки из не склонных и склонных к асциту линий различались по живой массе, возрасту наступления половой зрелости, яичной продуктивности, показателям качества яиц (высота и рН белка, единицы Хау, число двухжелтковых яиц). Отмечено, что у высокопродуктивной птицы часто проявляется агрессивность, пороки поведения, снижена устойчивость к стрессу и болезням. Это следует учитывать в промышленном птицеводстве при скученности поголовья, когда повышается вероятность развития инфекций и усиливается действие технологических стрессоров. Продолжая исследование факторов, влияющих на репродук-

тивную функцию у современных генотипов сельскохозяйственной птицы, следует, в частности, обратить внимание на возраст родителей и профилактику стрессов, вызванных у них различными причинами. Условия хранения инкубационных яиц также представляют интерес в качестве подобного фактора. На основе полученных данных могут быть выявлены особенности экспрессии генов, определяющих плеiotропный эффект селекции.

ФГБОУ ВПО Российский государственный аграрный заочный университет,
143900 Россия, Московская обл., г. Балашиха, ул. Ю. Фучика, 1,
e-mail: zabudsky@hotmail.com

Поступила в редакцию
3 февраля 2015 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2015, V. 50, № 4, pp. 444-457

REPRODUCTIVE FUNCTION IN HYBRID POULTRY. II. AN IMPACT OF BREEDING FOR TRAITS OTHER THAN PRODUCTIVITY (review)

Yu.I. Zabudskii

Russian State Agrarian Correspondence University, 1, ul. Fuchika, Balashikha, 143900 Russia, e-mail zabudsky@hotmail.com

Received February 3, 2015

doi: 10.15389/agrobiol.2015.4.444eng

Abstract

Herein, the data are summarized on the impact of such selection criteria as poultry cannibalism, ascites resistance, stress responsiveness, and primary immune response to reproductive function in poultry. The selection for one of these signs changes the productivity and other body functions. High-productive meat crosses differ from slow-growing chicks in a susceptibility to ascites (R. Wideman, 2001). Broilers' mortality because of ascites makes 5-10 %, and at the lowered temperature of the environment can reach 50 % calculated from world production (H. Pavlidis et al., 2007). Prerequisites to development of the disorder are formed during embryogenesis (E. Decuyper et al., 2000). In the embryos who are the descendants of ascite resistant poultry (L^-), a relative heart weight is reliable higher, and pipping shells and a hatching occur earlier, than in L^+ genotype lines for which the hypothyroidism and tachycardia are characteristic (D. Luger et al., 2002). An observed increase in egg incubation period in L^+ lines can be caused by lower activity of thyroid gland and an increased pCO_2 in egg air camera, and as a result, the embryos suffered from hypoxia. A positive correlation is revealed between the development of lungs and the thyroid gland activity during embryogenesis, i.e. the lungs volume is the larger the higher thyroidal hormone rate, and vice versa (M. Hassanzadeh et al., 2008). In the chickens with better developed lungs, grown up under chronic hypoxia, the mortality from ascites was reliably lower. In L^+ and L^- broilers the mortality was 93.2 and 9.0 %, respectively (S. Druyan, 2009). The heart beating in L^+ and L^- 1-day chickens differed, being on average 435 and 404 beats per minute, respectively, but to the day 17 the difference practically leveled (419 and 417 beats per minute, respectively) due to a decreased rate in L^+ and an increased rate in L^- . Divergent selection for the feather pecking behavior causes differentiation in reactivity of the neuro-endocrine and immune systems (A. Buitenhuis, 2006). There are the evidences that the optimized incubation protocols for meat hens can prevent broiler chicks from ascites and improve safety of the poultry. Feather pecking reduced in the course of selected is associated with improvements in egg production (number and weight of eggs), but the deterioration in the quality of hatching eggs, the results of incubation, the state of derived chickens and changes of stress responsiveness and(or) immune response. So, the feather pecking rate was reliable lower in L^- than in L^+ poultry, and the number and weight of eggs laid during a month are higher (i.e. 0.38 and 2.01 feather pecking per hour, 1223 and 1132 g, 24.4 and 18.3 eggs, respectively). However, the egg quality in L^+ hens was better compared to L^- , with the Haugh units of 73.0 and 64.9, shell thickness of 38.1 and 37.0 mm, and yolk ration of 30.6 and 29.5 %, respectively (G. Su, 2006). Selection for humoral immune response causes the metabolic changes and influences on the synthesis of proteins which are key factors for both immune protection and ensuring reproductive function and egg production, so there is an imbalance between a potential of antibody response, growth, development and reproductive function. Under the influence of divergent selection for primary immune response, body weight, time of puberty and egg production were higher in the L^- layers compared to L^+ hens, while the L^+ hens surpassed them in egg quality, such as height and pH of the egg white, Haugh units,

the number of two-yolk eggs. The changes in reproductive function due to poultry targeted selection should be compensated by genotype-specific optimization of feed rations and rearing technologies for adult hens, and by an adjustment of egg incubation conditions.

Keywords: poultry, genotype, selection, breeding, traits, ascytes, stress responsiveness, feather pecking, antibody response, egg's quality and incubation, embryo metabolism.

REFERENCES

1. Lilburn M., Antonelli A. The effects of genotype on embryonic development in eggs from divergent turkey genotypes. *Poultry Sci.*, 2012, 9(4): 823-828 (doi: 10.3382/ps.2011-01883).
2. Zabu'dskii Yu.I. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2014, 4: 16-29 (doi: 10.15389/agrobiology.2014.4.16rus, doi: 10.15389/agrobiology.2014.4.16eng).
3. Cheng H., Muir M. Mechanisms of aggression and production in chickens: genetic variations in the functions of serotonin, catecholamine, and corticosterone. *World's Poult. Sci. J.*, 2007, 63(2): 233-254 (doi: 10.1017/S0043933907001432).
4. Wysocki M., Bessei W., Kjaer J., Bennewitz J. Genetic and physiological factors influencing feather pecking in chickens. *World's Poult. Sci. J.*, 2010, 66(4): 659-671 (doi: 10.1017/S0043933910000644).
5. Adriaansen-Tennekes R., Decuyper E., Parmentier H., Savelkoul H. Chicken lines selected for their primary antibody response to sheep red blood cells show differential hypothalamic-pituitary-adrenal axis responsiveness to mild stressors. *Poultry Sci.*, 2009, 88(9): 1879-1882 (doi: 10.3382/ps.2009-00150).
6. Zabu'dskii Yu.I., Kiselev L.Yu., Delyan A.S., Kamalov R.A., Golikova A.P., Fedoseeva N.A., Myshkina M.S. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh*, 2012, 1: 5-16.
7. Hassanzadeh M. New approach for the incidence of ascites syndrome in broiler chickens and management control the metabolic disorders. *Int. J. Poult. Sci.*, 2009, 8: 90-98 (doi: 10.3923/ijps.2009.90.98).
8. Balog J. Ascites syndrome (pulmonary hypertension syndrome) in broiler chickens: Are we seeing the light at the end of the tunnel? *Avian and Poultry Biology Reviews*, 2003, 14: 99-126. (doi: 10.3184/147020603783637490).
9. Druyan S., Ben-David A., Cahaner A. Development of ascites-resistant and ascites-susceptible broiler lines. *Poultry Sci.*, 2007, 86(5): 811-822 (doi: 10.1093/ps/86.5.811).
10. Kapell D., Hill W., Neeteson A.-M., McAdam J., Koerhuis A., Avendaco S. Twenty-five years of selection for improved leg health in purebred broiler lines and underlying genetic parameters. *Poultry Sci.*, 2012, 91(12): 3032-3043 (doi: 10.3382/ps.2012-02578).
11. Pavlidis H., Balog J., Stamps L., Hughes J., Huff W., Anthony N. Divergent selection for ascites incidence in chickens. *Poultry Sci.*, 2007, 86(12): 2517-2529 (doi: 10.3382/ps.2007-00134).
12. Druyan S., Shlosberg A., Cahaner A. Evaluation of growth rate, body weight, heart rate and blood parameters as potential indicators for selection against susceptibility to the ascites syndrome in young broilers. *Poultry Sci.*, 2007, 86(4): 621-629 (doi: 10.1093/ps/86.4.621).
13. Wideman R. Pathophysiology of heart/lung disorders: Pulmonary hypertension syndrome in broiler chickens. *World's Poult. Sci. J.*, 2001, 57(3): 289-307 (doi: 10.1079/WPS20010021).
14. Chimene C., Buyse J., Buys N., Ladmakhi M., Albers G., Decuyper E. Interaction of genotype, egg-shell conductance and dietary T₃ supplementation in the development of heart-failure syndrome and ascites in broiler-chickens. *Archiv fur Gefli-gelkunde*, 1995, 59: 129-134.
15. Hassanzadeh M., Buyse J., Decuyper E. Further evidence for the involvement of anatomical parameters of cardiopulmonary system in the development of ascites syndrome in broiler chickens. *Acta Veterinaria Hungarica*, 2008, 56(1): 71-80 (doi: 10.1556/AVet.56.2008.1.7).
16. Cherian G. Metabolic and cardiovascular diseases in poultry: role of dietary lipids. *Poultry Sci.*, 2007, 86(5): 1012-1016 (doi: 10.1093/ps/86.5.1012).
17. Havenstein G., Ferket P., Qureshi M. Carcass composition and yield of 1957 versus 2001 broilers when fed representative 1957 and 2001 broiler diets. *Poultry Sci.*, 2003, 82(10): 1509-1518 (doi: 10.1093/ps/82.10.1509).
18. Wideman R., Rhoads D., Erf G., Anthony N. Pulmonary arterial hypertension (ascites syndrome) in broilers: a review. *Poultry Sci.*, 2013, 92(1): 64-83 (doi: 10.3382/ps.2012-02745).
19. Julian R. The response of the heart and pulmonary arteries to hypoxia, pressure, and volume: a short review. *Poultry Sci.*, 2007, 86(5): 1006-1011 (doi: 10.1093/ps/86.5.1006).
20. Olkowski A. Pathophysiology of heart failure in broiler chickens: structural, biochemical, and molecular characteristics. *Poultry Sci.*, 2007, 86(5): 999-1005 (doi: 10.1093/ps/86.5.999).
21. Coleman M., Coleman G. Ascites control through proper hatchery management. *Mis-set World Poultry*, 1991, 7: 33-35.

22. Decuyper E., Buyse J., Buys N. Ascites in broiler chickens: exogenous and endogenous structural and functional causal factors. *World's Poult. Sci. J.*, 2000, 56(4): 367-377 (doi: 10.1079/WPS20000025).
23. Dewil E., Buys N., Albers G., Decuyper E. Different characteristics in chick embryos of two broiler lines differing in susceptibility to ascites. *Br. Poultry Sci.*, 1996, 37(5): 1003-1013 (doi: 10.1080/000716696608417931).
24. Luger D., Shinder D., Yahav S. Hyper or hypothyroidism: its association with the development of ascites syndrome in fast-growing chickens. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 2002, 127: 293-299 (doi: 10.1016/S0016-6480(02)00050-3).
25. Villamor E., Kessels C., Ruijtenbeek K., Van Suylen R., Belik J., Blanco C. Chronic in ovo hypoxia decreases pulmonary arterial contractile reactivity and induces biventricular cardiac enlargement in the chicken embryo. *American Journal of Physiology — Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 2004, 287(3): 642-651 (doi: 10.1152/ajpregu.00611.2003).
26. Decuyper E. Ascites as a multifactorial syndrome of broiler chickens: considerations from a developmental and selection viewpoint. *Proc. 2nd Symp. of World's Poultry Science Association of the Iran Branch*. Tehran, 2002: 119-136.
27. Buys N., Buyse J., Hassanzadeh M., Decuyper E. Intermittent lighting reduces the incidence of ascites in broilers: an interaction with protein content of feed on performance and the endocrine system. *Poultry Sci.*, 1998, 77(1): 54-61 (doi: 10.1093/ps/77.1.54).
28. Hassanzadeh M., Bozorgmeri M., Buyse J., Bruggeman V., Decuyper E. Effect of chronic hypoxia during the embryonic development on the physiological functioning and on hatching parameters related to ascites syndrome in broiler chickens. *Avian Pathol.*, 2004, 33(6): 558-564 (doi: 10.1080/03079450400013188).
29. Decuyper E., Onagbesan O., De Smit D., Tona K., Everaert N., Witters A., Debonne M., Verhoelst V., Buyse J., Hassanzadeh M., De Vaerdemaeker J., Arckens L., Bruggeman V. Hypoxia and hypercapnia during incubation of chicken eggs on development and subsequent performance. *Proc. XII European Poultry Conf.* Italy, Verona, 2006: 486-487.
30. De Smit L., Bruggeman V., Debonne M., Tona J., Kamers B., Everaert N., Witters A., Onagbesan O., Arckens L., De Vaerdemaeker J., Decuyper E. The effect of nonventilation during early incubation on the embryonic development of chicks of two commercial broiler strains differing in ascites susceptibility. *Poultry Sci.*, 2008, 87(3): 551-560 (doi: 10.3382/ps.2007-00322).
31. Buys N., Dewil E., Gonzales E., Decuyper E. Different CO₂ levels during incubation interact with hatching time and ascites susceptibility in two broiler lines selected for different growth rate. *Avian Pathology*, 1998, 27(6): 605-612 (doi: 10.1080/03079459808419391).
32. Christensen V., Havenstein G., Davis G. Egg characteristics, carbohydrate metabolism, and thyroid hormones in late chick embryos from different genetic lines. *Poultry Sci.*, 1995, 74(3): 551-562 (doi: 10.3382/ps.0740551).
33. Molenaar R., Hulet R., Meijerhof R., Maatjens C., Kemp B., Van den Brand H. High eggshell temperatures during incubation decrease growth performance and increase the incidence of ascites in broiler chickens. *Poultry Sci.*, 2011, 90(3): 624-632 (doi: 10.3382/ps.2010-00970).
34. Druyan S., Shinder D., Shlosberg A., Cahaner A., Yahav S. Physiological parameters in broiler lines divergently selected for the incidence of ascites. *Poultry Sci.*, 2009, 88(9): 1984-1990 (doi: 10.3382/ps.2009-00116).
35. Faraci F. Circulation during hypoxia in birds. *Comp. Biochem. Physiol. A Comp. Physiol.*, 1986, 85(4): 613-620.
36. Malan D., Scheele C., Buyse J., Kwakernaak C., Siebrits F., Van Der Klis J., Decuyper E. Metabolic rate and its relationship with ascites in chicken genotypes. *Br. Poultry Sci.*, 2003, 44(2): 309-315 (doi: 10.1080/000716603100024603).
37. Scheele C., Van Der Klis J., Kwakernaak C., Dekker R., Van Middelkoop J., Buyse J., Decuyper E. Ascites and venous carbon dioxide tensions in juvenile chickens of highly selected genotypes and native strains. *World's Poult. Sci. J.*, 2005, 61(1): 113-129 (doi: 10.1079/WPS200447).
38. Navara K., Pinson S. Yolk and albumen corticosterone concentrations in eggs laid by white versus brown caged laying hens. *Poultry Sci.*, 2010, 89(7): 1509-1513 (doi: 10.3382/ps.2009-00416).
39. Bulmer E., Gil D. Chronic stress in battery hens. *Int. J. Poult. Sci.*, 2008, 7: 880-883.
40. Downing J., Bryden W. Determination of corticosterone concentrations in egg albumen: a non-invasive test of stress in laying hens. *Physiology & Behavior*, 2008, 95: 381-387 (doi: 10.1016/j.physbeh.2008.07.001).
41. Love O., Chin E., Wynne-Edwards K., Williams T. Stress hormones: a link between maternal condition and sex-biased reproductive investment. *The American Naturalist*,

- 2005, 166(6): 751-766 (doi: 10.1086/497440).
42. Rubolini D., Romano M., Boncoraglio G., Ferrari R., Martinelli R., Galeotti P., Fasola M., Saino N. Effects of elevated egg corticosterone levels on behavior, growth, and immunity of yellow-legged gull (*Larus michahellis*) chicks. *Hormones and Behavior*, 2005, 47: 592-605 (doi: 10.1016/j.yhbeh.2005.01.006).
 43. Saino N., Romano M., Ferrari R., Martinelli R., Moller A. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low quality offspring. *The Journal of Experimental Zoology*, 2005, 303A(11): 998-1006 (doi: 10.1002/jez.a.224).
 44. Eriksen M., Torjesen H., Bakken P. Prenatal exposure to corticosterone impairs embryonic development and increases fluctuating asymmetry in chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Br. Poultry Sci.*, 2003, 44(5): 690-697 (doi: 10.1080/00071660310001643660).
 45. Hayward L., Wingfield J. Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 2004, 135: 365-371 (doi: 10.1016/j.ygcen.2003.11.002).
 46. Hayward L., Richardson J., Grogan M., Wingfield J. Sex differences in the organizational effects of corticosterone in the egg yolk of quail. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 2006, 146: 144-148 (doi: 10.1016/j.ygcen.2005.10.016).
 47. Schmidt J., Cole C., Zanes R., Satterlee D. Length of incubation and hatchling body weight in quail selected for reduced or exaggerated adrenocortical responsiveness to brief restraint. *Br. Poultry Sci.*, 2009, 50(2): 266-271 (doi: 10.1080/00071660802710140).
 48. Schmidt J., Andree R., Davis K., Treese S., Satterlee D. Influence of maternal corticosterone treatment on incubation length of eggs laid by Japanese quail hens selected for divergent adrenocortical stress responsiveness. *Br. Poultry Sci.*, 2009, 50(6): 739-747 (doi: 10.1080/00071660903317571).
 49. Blokhuis H., Van Niekerk T., Bessei W., Elson A., Guéméné D., Kjaer J., Leverino G., Nicol C., Tauson R., Weeks C., Van de Weerd H. The LayWel project: welfare implications of changes in poultry systems for laying hens. *World's Poult. Sci. J.*, 2007, 63(1): 101-114 (doi: 10.1017/S0043933907001328).
 50. Kavtarashvili A.Sh., Kolokol'nikova T.N. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2010, 4: 25-37.
 51. Hughes A., Buitenhuis A. Reduced variance of gene expression at numerous loci in a population of chickens selected for high feather pecking. *Poultry Sci.*, 2010, 89(7): 1858-1869 (doi: 10.3382/ps.2010-00827).
 52. Kjaer J., Guéméné D. Adrenal reactivity in lines of domestic fowl selected on feather pecking behavior. *Physiology & Behavior*, 2009, 96(2): 370-373 (doi: 10.1016/j.physbeh.2008.10.023).
 53. Buitenhuis A., Kjaer J., Labouriau R., Juul-Madsen H. Altered circulating levels of serotonin and immunological changes in laying hens divergently selected for feather pecking behavior. *Poultry Sci.*, 2006, 85(10): 1722-1728 (doi: 10.1093/ps/85.10.1722).
 54. Cheng H., Dillworth G., Singleton P., Chen Y., Muir W. Effects of group selection for productivity and longevity on blood concentrations of serotonin, catecholamines, and corticosterone of laying hens. *Poultry Sci.*, 2001, 80(9): 1278-1285 (doi: 10.1093/ps/80.9.1278).
 55. Kjaer J. B., Sørensen P., Su G. Divergent selection on feather pecking behavior in laying hens (*Gallus gallus domesticus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 2001, 71(3): 229-239 (doi: 10.1016/S0168-1591(00)00184-2).
 56. Thiruvenkadan A., Panneerselvam S., Prabakaran R. Layer breeding strategies: an overview. *World's Poult. Sci. J.*, 2010, 66(3): 477-501 (doi: 10.1017/S0043933910000553).
 57. Buitenhuis A., Rodenburg T., Wissink P., Visscher J., Koene P., Bovenhuis H., Ducro B., Van der Poel J. Genetic and phenotypic correlations between feather pecking behavior, stress response, immune response, and egg quality traits in laying hens. *Poultry Sci.*, 2004, 83(7): 1077-1082 (doi: 10.1093/ps/83.7.1077).
 58. Su G., Kjaer J., Sørensen P. Divergent selection on feather pecking behavior in laying hens has caused differences between lines in egg production, egg quality, and feed efficiency. *Poultry Sci.*, 2006, 85(2): 191-197 (doi: 10.1093/ps/85.2.191).
 59. Mashaly M., Heetkamp M., Parmentier H., Schrama J. Influence of genetic selection for antibody production against sheep blood cells on energy metabolism in laying hens. *Poultry Sci.*, 2000, 79(4): 519-524 (doi: 10.1093/ps/79.4.519).
 60. Martin A., Dunnington E., Gross W., Briles W., Briles R., Siegel P. Production traits and alloantigen systems in lines of chickens selected for high or low antibody responses to sheep erythrocytes. *Poultry Sci.*, 1990, 69(6): 871-878 (doi: 10.3382/ps.0690871).
 61. Van den Brand H., Parmentier H., Kemp B. Selection for antibody responses against sheep red blood cells and layer age affect egg quality. *Br. Poultry Sci.*, 2004, 45(6): 745-752 (doi: 10.1080/00071660400014218).
 62. Zhao X., Honaker C., Siegel P. Phenotypic responses of chickens to long-term selection for high or low antibody titers to sheep red blood cells. *Poultry Sci.*, 2012, 91(5): 1047-1056 (doi: 10.3382/ps.2011-01892).

63. Albrecht H., Siegel P., Pierson F., Lewis R. Egg quality traits differ in hens selected for high as compared with low antibody response to sheep red blood cells. *Poultry Sci.*, 2012, 91(12): 3025-3031 (doi: 10.3382/ps.2012-02505).
64. Albrecht H., Siegel P., Pierson F., McGilliard M., Lewis R. Reproductive soundness is higher in chickens selected for low as compared with high antibody response. *Poultry Sci.*, 2012, 91(8): 1796-1803 (doi: 10.3382/ps.2012-02169).
65. Henk K., Parmentier L., Verhofstad M., Ger de Vries Reilingh, Nieuwland Mike G.B. Breeding for high specific immune reactivity affects sensitivity to the environment. *Poultry Sci.*, 2012, 91(12): 3044-3051 (doi: 10.3382/ps.2012-02460).
66. *OST 10 321-2003. Yaitsa kurinye. Inkubatsionnye. Tekhnicheskie usloviya* [Industry Standard 10 321-2003. Hen eggs for incubation. Specification]. Moscow, 2003.
67. Koolhaas J. Coping style and immunity in animals: making sense of individual variation. *Brain, Behavior, and Immunity*, 2008, 22(5): 662-667 (doi: 10.1016/j.bbi.2007.11.006).
68. Øverli Ø., Sørensen C., Pulman K., Pottinger T., Korzan W., Summers C., Nilsson G. Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2007, 31(3): 396-412.
69. Koolhaas J., Bartolomucci A., Buwalda B., de Boer S., Flügge G., Korte S., Meerlo P., Murison R., Olivier B., Palanza P., Richter-Levin G., Sgoifo A., Steimer T., Stiedl O., van Dijk G., Wöhr M., Fuchs E. Stress revisited: a critical evaluation of the stress concept. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2011, 35(5): 1291-1301 (doi: 10.1016/j.neubiorev.2011.02.003).
70. Egorov I.A. *Ptitsa i ptitseprodukty*, 2013, 5: 8-12.
71. Zabudskii Yu.I. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural Biology], 1999, 2: 104-110.
72. Kiselev L.Yu., Zabudskii Yu.I., Klopov M.I., Novikova N.N., Kiselev V.L., Plieva T.Kh. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh*, 2012, 1: 52-55.
73. Fisinin V.I., Surai P., Kuznetsov A.I., Miftakhutdinov A.V., Terman A.A. *Stressy i stressovaya chuvstvitel'nost' kur v myasnom ptitsevodstve: diagnostika i profilaktika* [Stresses and stress sensitiveness in meat hens: diagnostics and prevention]. Troitsk, 2013.
74. Kuznetsov A.I., Miftakhutdinov A.V. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK*, 2013, 1: 42-44.
75. Dyadichkina L.F., Tsilinskaya T.V. *Ptitsa i ptitseprodukty*, 2011, 5: 39-43.
76. Zabudskii Yu.I. *Ptitsevodstvo*, 2004, 2: 13.
77. Shcherbatov V.I., Vorokov V.Kh., Petrenko Yu.Yu. *Ptitsevodstvo*, 2015, 1: 17-22.
78. Bur'yan M. *Ptitsevodstvo*, 2005, 4: 46-47.
79. Kochish I.I., Naidenskii M.S., Ermolova Yu.S. *Problemy veterinarnoi sanitarii, gigieny i ekologii*, 2012, 2(8): 28-30.
80. Zabudskii Yu.I. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural Biology], 1993, 4: 69-74.
81. Zabudskii Yu.I., Golikova A.P., Fedoseeva N.A. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural Biology], 2012, 4: 14-21 (doi: 10.15389/agrobiol.2012.4.14rus, 10.15389/agrobiol.2012.4.14eng).
82. Zabudskii Yu.I., Shuvalova M.V. *Materialy XVII Mezhdunarodnoi konferentsii Vsemimoi nauchnoi assotsiatsii po ptitsevodstvu (VNAP) (15-17 maya 2012 goda)* [Proc. XVII Int. Conf. «Innovations and their use in commercial poultry», WPSA]. Sergiev Posad, 2012: 240-242.
83. Artemov D.V. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh*, 2014, 1: 5-20.
84. Stanishevskaya O.I. *Zootekhnika*, 2010, 3: 4-5.