

Птицеводство: наука и технологии

УДК 636.5:636.082.2:591.3

doi: 10.15389/agrobiology.2017.4.686rus

РЕПРОДУКТИВНАЯ ФУНКЦИЯ У ГИБРИДНОЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПТИЦЫ. СООБЩЕНИЕ IV. ВЛИЯНИЕ МАТЕРИНСКИХ ГОРМОНОВ, ДЕПОНИРОВАННЫХ В ЯЙЦЕ*
(обзор)**Ю.И. ЗАБУДСКИЙ**

Обобщены исследования особенностей репродукции у маточного поголовья сельскохозяйственной птицы, вызванных аккумулярованными в дейтоплазме яиц материнскими гормонами, которые приводят к существенным отклонениям в онтогенезе у потомков. Накопление материнских половых стероидов в желтке яиц влияет на поведение, рост, морфологию, иммунную функцию и жизнеспособность потомства (Т. Groothuis с соавт., 2005). Так, тестостерон и андростендион вызывают изменения постнатального роста (Н. Schwabl, 1996), иммунокомпетентности (М. Tobler с соавт., 2010), моделей конкурентного и агонистического поведения при нерепродуктивных отношениях между особями (W. Müller с соавт., 2009) и сексуальных контактах (С.М. Eising с соавт., 2006). Наблюдаемые последствия развиваются у потомков при прямом регулировании гормонами соответствующих функций либо в результате опосредованного влияния через другие системы органов. Обсуждаются дозозависимые закономерности изменения роста и развития у эмбрионов и цыплят при моделировании состояния стресса у матерей посредством введения кортикостерона. В желтке яиц нарушается соотношение жирных кислот и их ассимиляция эмбрионами (S. Yalçın с соавт., 2011), снижается оплодотворенность и качество скорлупы, а смертность в пре- и постнатальный периоды увеличивается (М. Eriksen с соавт., 2003; N. Saino с соавт., 2005; Y.-H. Kim с соавт., 2014). Обнаружены особенности проявления этих эффектов у потомков линий кур при дивергентном отборе по скорости роста (А. Abdelkareem с соавт., 2013). В желтке яиц с белой скорлупой, снесенных несушками в состоянии покоя, содержание кортикостерона практически в 2 раза выше, чем у имеющих коричневую скорлупу (К. Navaga с соавт., 2010). Под действием стресс-факторов разной природы активность гипоталамо-гипофизональной оси изменяется неадекватно, нарушается кинетика реакций с участием половых гормонов, ингибируется репродуктивная функция. Повышенная концентрация кортикостерона в крови матерей сопровождается изменениями содержания гормонов гонад в желтке яиц (А. Janczak с соавт., 2009; F. Guibert с соавт., 2013) и продуктивности (А. Bertin с соавт., 2008; E. de Haas с соавт., 2013), соотношения полов в потомстве (S.M. Correa с соавт., 2005; T.W. Pike с соавт., 2005; S. Pryke с соавт., 2011). Миграция гормонов по цепи мать—яйцо—эмбрион и их участие в регулировании обмена веществ у потомков происходят в период раннего онтогенеза, когда функции органов и систем наиболее лабильны. Изменения онтогенеза у молодняка, вызванные депонированными материнскими гормонами, можно рассматривать как адапционные реакции на факторы окружающей среды (Т. Mousseau с соавт., 1998; Z. Kankova с соавт., 2012). Под влиянием этих гормонов у потомков формируются фенотипические признаки, наследуемые эпигенетически (Т. Groothuis с соавт., 2008; D. Но с соавт., 2011). Установленные закономерности надо принимать во внимание при выращивании, содержании и воспроизводстве сельскохозяйственной птицы. При применении технологических и ветеринарно-профилактических мероприятиях следует учитывать возможность трансвариальной передачи сигналов об условиях окружающей среды посредством материнских гормонов, вызывающих у потомков соответствующие адапционные реакции.

Ключевые слова: птица, яйцо, материнские гормоны, аккумуляция, стресс, онтогенез у потомков.

В овогенезе в дейтоплазме яйца накапливаются материнские биологически активные вещества, определяя характер онтогенеза у потомков. Аккумулярованные гормоны существенно влияют на метаболизм развивающегося организма, формируя у особей следующего поколения фенотипические

* «Репродуктивная функция у гибридной сельскохозяйственной птицы. Сообщение I. Влияние селекции по признакам продуктивности (обзор)»; «Репродуктивная функция у гибридной сельскохозяйственной птицы. Сообщение II. Влияние селекции по непродуктивным признакам (обзор)» и «Репродуктивная функция у гибридной сельскохозяйственной птицы. Сообщение III. Влияние возраста родительского стада (обзор)» см. в журнале «Сельскохозяйственная биология», 2014, № 4: 16-29 (doi: 10.15389/agrobiology.2014.4.16rus, doi: 10.15389/agrobiology.2014.4.16eng); «Сельскохозяйственная биология», 2015, том 50, № 4: 444-457 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.4.444rus, doi: 10.15389/agrobiology.2015.4.444eng) и «Сельскохозяйственная биология», 2016, том 51, № 4: 436-449 (doi: 10.15389/agrobiology.2016.4.436rus, doi: 10.15389/agrobiology.2016.4.436eng).

признаки, наследуемые эпигенетически (1-3). Под действием различных стресс-факторов у несушек активируются стресс-реализующие системы, в результате чего увеличивается концентрация гормонов в яйцах.

В настоящем обзоре впервые обобщены и проанализированы особенности репродуктивной функции у маточного поголовья сельскохозяйственной птицы, обусловленные депонированными в дейтоплазме яиц материнскими гормонами.

Влияние материнских половых стероидов. Накопление материнских гормонов в желтке (дейтоплазме) яиц влияет на поведение, рост, морфологию, иммунную функцию и жизнеспособность потомков (4). Так, тестостерон и андростендион обуславливают изменения постнатального роста (5), иммунокомпетентности (6), моделей конкурентного и агонистического поведения при нерепродуктивных отношениях между особями (7) и сексуальных контактах (8). Наблюдаемые последствия развиваются при прямом регулировании этими гормонами соответствующих функций либо при опосредованном влиянии через другие системы (2, 9, 10).

Содержание половых стероидов в желтке яиц зависит от генотипа, природы и силы воздействия стресс-факторов на организм самки в период яйцекладки. Так, содержание перепелов в нестабильных сообществах приводит к увеличению концентрации тестостерона, тогда как количество прогестерона и андростендиона не изменяется (11). При приближении человека у перепелов снижалось содержание тестостерона и андростендиона и повышалось — прогестерона (12). Изучение концентрации тестостерона в желтке в зависимости от социального статуса несушек (в клетки помещали по 5 кур и одному петуху породы белый леггорн, исследовали четыре социальных ранга — доминирующий, два промежуточных и подчиненный) показало, что в ряду от доминирования до подчинения живая масса особей и откладываемых яиц уменьшалась соответственно с 1862 до 1503 г и с 66,8 до 63,5 г, а концентрация тестостерона увеличивалась (13).

Z. Kankova с соавт. (14) изучили влияние дивергентной селекции японских перепелов по содержанию тестостерона в желтке на активность иммунной системы при ограниченном кормлении и уменьшении массы тела. У особей линии Л⁺ (здесь и далее по тексту как Л⁺ и Л⁻ обозначены линии птицы, подвергавшиеся контрастному отбору по какому-либо признаку) масса тела и содержание IgY оказались больше, а соотношение гетерофилов и лимфоцитов — меньше, чем у Л⁻, тогда как иммунный ответ на введение фитогемагглютинина и концентрация кортикостерона не зависели от генотипа. Увеличение содержания тестостерона в желтке стимулировало клеточно-опосредованный иммунный ответ у птенцов мексиканской чечевицы (*Carpodacus mexicanus*) и гуморально опосредованный иммунный ответ у взрослых зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) (6). Андрогены подавляли как гуморальный, так и клеточный иммунный ответ у озерной чайки (*Larus ridibundus*) (15) и галок (*Corvus monedula*) (16) в разные сроки раннего онтогенеза.

Таким образом, при действии стресс-факторов на организм самки в период образования яиц количество половых стероидов в желтке изменяется. Концентрации тестостерона, прогестерона и андростендиона зависят от природы (иерархическое доминирование либо подчинение, испуг, режим кормления и т.д.) и силы стрессора. Обнаружена зависимость массы особей и отложенных ими яиц от социального ранга матерей. По содержанию тестостерона в желтке наблюдается половой диморфизм. Иммуномодулирующий эффект материнских андрогенов различается по типу ответа в зависимости от вида птицы, стадии развития и условий окружающей среды.

Влияние материнских глюкокортикоидов. В промышленных условиях высока вероятность возникновения у птицы стресса под действием технологических факторов (17-23). Риск развития напряжения метаболизма характерен как для яичных кроссов кур, проявляющих повышенную агрессивность, склонность к расклевам, выщипыванию перьев (РВП), проявлению синдромов жирной печени и внезапного прекращения яйцекладки, так и для бройлерных кур, предрасположенных к асцитам и имеющих сниженную термотолерантность (24, 25). Напряжение метаболизма у птиц реализуется через возбуждение симпато-адреномедуллярной и гипоталамо-гипофиз-кортикоадреналовой (ГГКАС) систем в результате выделения в кровь норадреналина, адреналина и кортикостерона (26, 27). Эти гормоны, регулируя интенсивность метаболизма, подготавливают организм к универсальной реакции «бороться или бежать» (28, 29). Циркулирующий кортикостерон изменяет эндокринную функцию гонад (30), белковый и жировой обмен (31, 32), вителлогенез в печени (33) и в итоге ингибирует репродуктивную функцию (34, 35). Это происходит на фоне повышенной активности гипоталамо-гипофиз-гонадной оси, регулирующей реализацию генетического потенциала яичной продуктивности с участием тестостерона, прогестерона, андростендиона и эстрадиола (36).

Депонирование в желтке материнского кортикостерона ассоциируется с изменениями характеристик инкубационных яиц. Снижаются показатели оплодотворенности, качества скорлупы, возрастает смертность в период эмбриогенеза и после вывода, развивается иммунодефицит (37, 38). Эти процессы происходят на фоне депрессии репродуктивной функции, вызванной генетической селекцией по продуктивным и/или непродуктивным признакам либо старением родителей (24, 25, 39). Сообщалось, что стресс-реактивность птицы с возрастом уменьшается и зависит от генотипа, причем у гибридов она выше, чем у специализированных линий (40).

Репродуктивная функция при селекции по тождественным, но разным продуктивным и непродуктивным признакам или дивергентном отборе по одному и тому же признаку различается (24, 25). Содержание материнских глюкокортикоидов в дейтоплазме яиц от высокопродуктивной птицы разных кроссов неодинаково (41-46). При дивергентной селекции по скорости роста выявлены различия по количеству кортикостерона в желтке и белке яиц, а также в экспрессии ферментов, регулирующих внутриклеточный обмен глюкокортикоидов (11-β- и 20-β-гидроксистероидная дегидрогеназа), в печени у эмбрионов — потомков мясных кур (41). В яйцах от особей Л⁺ накапливалось больше кортикостерона, чем от Л⁻. Установлена такая же закономерность (увеличение или уменьшение содержания кортикостерона в плазме крови в ответ на краткосрочную иммобилизацию) у японских перепелов при дивергентной селекции (42). Концентрация кортикостерона оказалась значительно выше в яйцах Л⁺, чем в Л⁻, как при состоянии покоя у несушек, так и после действия стресс-фактора.

Поголовье генотипов с белой скорлупой яиц пугливее имеющих коричневую скорлупу (43). Изучение особенности проявления двух ассоциированных признаков — тревоги и синдрома РВП у цыплят яичных кур кроссов Dekalb White и ISA Brown показало (44), что первые в 7-недельном возрасте совершали 16,9, вторые — лишь 11,4 расклева за 20 мин; допустимая дистанция до человека-наблюдателя в 10-недельном возрасте составляла соответственно не менее 153 и 58 см. В желтке яиц от индивидуально содержащихся кур кроссов Hy-Line W-36 концентрация кортикостерона оказалась в 2 раза больше, чем от Hy-Line Brown, — соответственно 1,6 и 0,8 нг/г (45). Зафиксирована тождественность концентраций корти-

костерона в плазме крови и помете у несушек породы белый леггорн и кросса Hy-Line Brown в состоянии покоя (46). Однако после поимки у первых концентрация гормона и продолжительность тонической неподвижности увеличивались больше, чем у вторых. Следовательно, куры, несущие яйца с белой и коричневой скорлупой различаются по степени стресс-реактивности. У первых в желтке депонируется больше материнского кортикостерона, вызывающего повышенную агрессивность.

Доказаны корреляционные связи между показателями состояния иммунной и эндокринной систем у кур-несушек кросса ISA Brown вследствие дивергентного отбора по признаку первичного антителогенеза (47). Под действием стресс-факторов разной природы (отбор проб крови и плотность посадки) у особей L^+ , контрольных (свободно спаривающиеся, исходная популяция) и L^- концентрация кортикостерона в крови оказалась неодинаковой. Например, при отборе крови этот показатель составлял соответственно 46, 28 и 81 нг/мл. Различия в реактивности ГГКАС у изученных генотипов выразились также в формировании копинг-стратегии поведения (реактивный стиль у поголовья L^- , проактивный — у L^+). Таким образом, дивергентная селекция по проявлению первичного иммунного ответа обусловила неодинаковые изменения реактивности ГГКАС, что позволяет дифференцировать поголовье по чувствительности к стресс-факторам, выражающейся в формировании разных копинг-стилей (48).

Дозозависимые изменения роста и развития потомков в пре- и постнатальный периоды онтогенеза обнаружены при моделировании стресса добавлением кортикостерона в корм курам. Наблюдения за кинетикой маркеров стресса, в том числе за концентрацией мочевой кислоты и соотношением гетерофилы:лимфоциты в крови, позволили определить, что степень тяжести этого состояния прямо пропорциональна дозе гормона ($1,0$; $1,5$ или $2 \text{ мг} \cdot \text{гол.}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$) (49). Уже через 3 сут после начала скармливания кортикостерона регистрировали изменения указанных маркеров, а также аккумуляцию кортикостерона в желтке яиц. Скармливание бройлерным курам корма, обогащенный кортикостероном ($2 \text{ мг} \cdot \text{гол.}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$), в течение 14 сут (50) привело не только к аккумуляции кортикостерона в желтке, но и к изменению в соотношении ряда жирных кислот и степени их ассимиляции эмбрионами. До закладки в инкубатор в желтке содержание докозагексаеновой кислоты (C 22:6 n3) оказалось меньше, стеариновой (C 18:0) и цис-8,11,14-эйкозатриеновой (C 20:3 n6) — больше, чем в контроле, тогда как в желточном мешке эмбрионов количество стеариновой (C 18:0), транс-октадеценовой (C 18:1tr n9), арахидоновой (C 20:4 n6) кислот было выше, а миристиновой (C 14:0), пальмитоолеиновой (C 16:1 n7), линолевой (C 18:2 n6) — ниже контрольного. Следовательно, развитие состояния стресса у матерей вызывало изменения жирового обмена у эмбрионов.

Скармливание яичным курам рациона, содержащего 30 мг/кг кортикостерона, в течение 14 сут обусловило увеличение количества потребляемого корма на 39 %. Живая масса при этом изменялась незначительно, но продуктивность резко уменьшилась по сравнению с контролем (51, 52). Масса яиц и скорлупы, а также прочность последней практически не изменились, толщина скорлупы увеличилась с 0,41 до 0,47 мм, высота белка снизилась с 7,8 до 5,5 мм, число единиц Хау — с 87 до 69. Кроме того, под действием кортикостерона уменьшилось содержание кальция и триглицеридов в плазме крови, а концентрации альбумина, глюкозы, мочевой кислоты и активность ряда ферментов возросли.

В эксперименте с введением 0,2 или 1 мкг кортикостерона в яйца кур из полученных цыплят сформировали соответственно I и II группы

(53, 54). Скорость роста с 8-недельного возраста у цыплят во II группе оказалась подавлена сильнее, чем в I и III (контроль). Ту же зависимость отмечали по продолжительности тонической неподвижности и частоте случаев агрессивного поведения из-за изменений в реактивности ГГКАС и серотонинергической системы, которые могут быть связаны с метилированием ДНК. В плазме крови и желтке яиц от кур II группы концентрация кортикостерона была больше, чем от I и III групп. Уменьшилась экспрессия рецепторов лютеинизирующего гормона и содержание фолликулостимулирующего гормона в клетках оболочки фолликулов по фазам их развития — F₁, F₂ и F₃. Кроме того, яйцекладка у птицы из II группы началась на 1 нед позже, а показатели яичной продуктивности и качества яиц были хуже, чем в I и III группах. У японских перепелок, которым имплантировали капсулы с кортикостероном (опыт) и без гормона (контроль), его содержание в плазме крови составило соответственно 11,7 или 1,3 нг/мл (55). За 1 нед после операции они несли по равному числу яиц, в желтках которых концентрация кортикостерона составила 2,1 и 0,9 нг/мл. Потомство опытной группы росло медленнее только в течение 1-й нед жизни. Реактивность ГГКАС в ответ на поимку и ограничение движения по достижении половой зрелости в 8-недельном возрасте оказалась выше, чем в контроле. При инъекциях кортикостерона непосредственно в яйцо (56) в количестве, вызывающем увеличение концентрации этого гормона в желтке практически в 2 раза, то есть до значений, полученных в результате имплантации (55), обнаружен половой диморфизм по реакции на кортикостерон: рост замедлялся у самцов, но не у самок, а стресс-реактивность уменьшалась у взрослых перепелок, но не у самок.

Следует отметить, что при имплантации капсул с кортикостероном матерям у половозрелых потомков выявили усиление ответа на действие тождественных стресс-факторов. По мнению авторов (55, 56), это противоречие обусловлено особенностями распределения кортикостерона при введении несущкам и непосредственно в яйцо. Несмотря на то, что стероиды жирорастворимы, их распределение по слоям желтка неодинаково (57). Это может стать причиной действия кортикостерона на метаболизм эмбрионов на разных стадиях развития, что вызовет, например, неодинаковое влияние гормона на интеграцию элементов ГГКАС. Так, на грызунах установлено, что характер последствий у потомков при пренатальном стрессе у матерей определяется стадией эмбриогенеза, в период которой имело место действие стресс-факторов и, соответственно, выделение глюкокортикоидов (58). Активность ГГКАС увеличивалась у морских свинок, если глюкокортикоиды вводили в течение ранней фазы лютеинизации овариального цикла, но при введении гормонов на поздней фазе происходила депрессия этой системы (59).

Половой диморфизм по динамике концентрации ряда гормонов в крови в предкладковый период и сексуальной активности описан у обыкновенной моевки (*Rissa tridactyla*) при введении кортикостерона через импланты (60). Концентрация лютеинизирующего гормона в крови самок, выделившегося в ответ на индукцию соответствующим рилизинг-фактором, снижалась, тогда как у самцов количество этого гормона и тестостерона, а также намерение спариваться не изменялись.

После имплантации кортикостерона (30 мг/гол.) или плацебо (контроль) под кожу кур породы белый леггорн и кросса ISA Brown (61) в крови и желтке яиц от опытной птицы концентрация тестостерона и прогестерона уменьшалась, но неодинаково. У кур ISA в контрольной группе для прогестерона она равнялась 3654 нг/г, в опытной — была на 9,3 %

меньше; у белых леггорнов — соответственно 3127 нг/г и на 4,9 % меньше. Яичная продуктивность у контрольных кур обоих генотипов в среднем составила по 17,5-18,5 шт/гол. за 19 сут после начала введения кортикостерона. Однако в опытной группе белых леггорнов за указанный период этот показатель снизился на 31,4 %, у ISA — практически не изменился и составил 18,0 шт/гол. У несушек обоих генотипов из опытных групп уменьшилось содержание тестостерона и прогестерона в крови и желтке яиц по сравнению с контрольными особями. Это согласуется с данными о антигонадотропном действии глюкокортикоидов, обеспечивающем доминирование физиологических функций, ответственных за выживаемость, что особенно важно при хроническом стрессе различной природы (62), в том числе при гипертермии (63-66), гиподинамии (67) и пр.

Таким образом, моделирование стресса у самок выводковых и птенцовых групп птиц, а также млекопитающих при разных способах введения кортикостерона позволило установить дозозависимые нарушения в онтогенезе потомков, что выражается в изменениях показателей яичной продуктивности, качества инкубационных яиц, метаболизма эмбрионов, развития молодняка. Выявлен половой диморфизм по гормональному статусу, стрессреактивности, росту потомков. У разных генотипов яичных кур введение кортикостерона вызывает неодинаковую реакцию как по концентрации гормонов в желтке яиц, так и по показателям яичной продуктивности (61).

Роль материнских гормонов в инверсии пола у потомства. В ответ на действие стрессоров разной природы самки животных факультативно влияют на соотношение полов у потомков (68). Это явление обнаружено не только в естественной среде обитания, но также в экспериментах и промышленных условиях. Две расы амадин Гульда (*Erythrura gouldiae*) — красноголовые и черноголовые сосуществуют в одном ареале. Самки предпочитают спариваться с самцами с той же окраской оперения, поскольку у дочерей от смешанных скрещиваний понижена жизнеспособность из-за генетической несовместимости родителей (69, 70). При спаривании с партнерами нежелательного фенотипа у самок развивается состояние стресса, маркером которого служит повышенная концентрация кортикостерона в крови (в среднем 68 нг/мл), тогда как у самок из пар одной и той же расы она составляет 19 нг/мл. Среди потомков от смешанных пар преобладают самцы (82 %), тогда как в потомстве однородных пар их доля ниже (до 46 %). Установлен феномен инверсии пола у потомков павлинов (*Pavo cristatus*) в результате удаления у отцов до начала спаривания части перьев из хвоста с характерными для этого вида пятнами (71). В желтке яиц, сносимых партнершами, увеличивалось содержание кортикостерона и наблюдалась тенденция к уменьшению концентрации тестостерона при неизменном количестве 17β -эстрадиола. В потомстве опытной группы оказалось больше самок и соотношение ♂:♀ достоверно уменьшилось по сравнению с контролем — соответственно 0,35 и 0,54. Интересно отметить сходство и различия в особенностях размножения у амадин Гульда (69, 70) и павлинов (71), которые определяются фенотипами самцов. У обоих видов при спаривании с самцами, относящимися к другой расе или имеющими измененный рисунок оперения, увеличивается концентрация кортикостерона в желтке яиц, но соотношение полов в потомстве у амадин сдвигается в сторону самцов, что уменьшает негативное влияние низкой жизнеспособности дочерей разнородных пар на популяцию, а у павлинов — в сторону самок.

Введение кортикостерона самкам японских перепелов посредством вживления капсул позволило установить, что именно повышенная кон-

центрация этого гормона вызывает инверсию пола у потомков и приводит к увеличению числа самок (72). Описаны другие примеры участия половых гормонов в регулировании соотношения полов у потомства (73). Обнаружена дозозависимая инверсия пола у потомков кур в результате инъекций прогестерона (2,0 и 0,25 мг): численность петушков составила соответственно 25 и 61 %, в контроле (введение плацебо) — 63 % (74). Различия социального ранга у кур-матерей приводят к инверсии пола у потомства (13). Так, у потомков доминирующих и подчиненных несушек соотношение ♂:♀ составляло 0,6 и 0,4. Концентрация тестостерона в желтке яиц коррелировала с социальным рангом кур, а также половой принадлежностью развивающихся эмбрионов-потомков: для курочек этот показатель изменялся в ряду от доминирующих кур к подчиненным от 1,1 до 2,3 пг/мг, для петушков — лишь от 1,7 до 1,9 пг/мг.

Изменение соотношения полов в потомстве стрессированных женских особей выявлено у разных видов птиц (75), лошадей (76) и людей (77). Принято рассматривать этот феномен как проявление адаптационных реакций на изменения условий окружающей среды, характер взаимоотношений в сообществе, становление иерархии в популяции. Механизм инверсии пола у цыплят, выведенных из яиц, в дейтоплазме которых депонированы увеличенные концентрации гормонов, не вполне понятен. Введение кортикостерона самкам зебровых амадин (*Taeniopygia guttata*) в период предполагаемого мейотического деления обусловило значительное увеличение числа самцов среди птенцов (78). Те же результаты получены на перепелах и курах в ответ на введение соответственно кортикостерона и тестостерона (79, 80). Однако 5-минутное стрессирование (bag handling) самок этого вида примерно в тот же период (за 5 ч до овуляции), вызвавшее физиологическое увеличение концентрации кортикостерона, не привело к смещению первичного соотношения полов (81). Такое противоречие может быть связано с разной силой и природой действующего фактора. Кроме того, на результаты исследований может влиять неодинаковая жизнеспособность эмбрионов разного пола (82).

Участие материнских гормонов в формировании у потомков эпигенетических адаптаций. Обнаружено увеличение содержания андростендиона и 17β-эстрадиола в желтке яиц от кур, содержащихся на полу, по сравнению с этим показателем у несушек в клетках (83). По мнению авторов, концентрация этих гормонов может быть связана с механизмом, посредством которого матери информируют потомков о состоянии окружающей среды или условиях существования.

При хаотичной смене освещенности в опытной группе яичных кур и регулярной — в контрольной (12 ч/12 ч) и свободном доступе к стандартному корму и мучным червям (84) особи из опытной группы предпочитали корм, имели большую массу и существенно чаще клевали, чем контрольные, — соответственно 595 и 322 движений за 15 мин. Тест на парное доминирование оказался отрицательным, различий между группами не обнаружено. Потомков кур обеих групп выращивали при режиме 12 ч/12 ч. В опытной группе дочери, но не сыновья чаще клевали корм, чем в контрольной. При тесте парного доминирования потомки опытной группы также чаще клевали корм, а интервалы между движениями были короче, чем у контрольных, — соответственно 199 и 470 с. Первые предпочитали червей и имели большую живую массу, а их выживаемость к 40-недельному возрасту составила 65 %, тогда как у вторых — лишь 39 %. В желтке яиц от опытных кур содержание 17β-эстрадиола достигло 1,04 против 0,87 ммоль/л у контрольных, концентрации кортикостерона, тестосте-

рона и андростендиона были тождественными. У особой обеих групп в клетках гипоталамуса имелись различия в экспрессии 9 генов, сохранившиеся у потомков. Эти различия оказались особенно выраженными по нескольким генам иммуноглобулина. Полученные данные доказывают участие материнского 17β -эстрадиола в обеспечении эпигенетической адаптации потомков к изменению условий окружающей среды (непредсказуемой смене освещенности), оказавшейся принципиально новой для родителей.

Когда половозрелых японских перепелов подвергли действию стресса разной природы (обдувание, встряхивание клеток, шум) (I группа), а контрольное поголовье оставили интактным (II группа) (85), сексуальное поведение у самцов F_1 -I изменилось по сравнению с их отцами: уменьшилось число попыток копуляции (соответственно 2,4 и 4,2) и число совершенных половых актов (1,2 и 2,2). В яйцах от F_1 -I по сравнению с яйцами от их матерей уменьшились содержание желтка (соответственно 27,5 и 29,3 %) и оплодотворенность (46,3 и 66,2 %), но не показатели выводимости. Однако желток яиц от F_1 -I содержал больше прогестерона и тестостерона по сравнению с желтком из яиц от матерей.

Следовательно, ассимиляция эмбрионами материнских стероидов из дейтоплазмы служит причиной формирования как краткосрочно проявляемых фенотипических признаков, так и их долгосрочного программирования у потомков (86, 87). О возможности подобных закономерностей свидетельствуют также данные о том, что материнский 17β -эстрадиол влияет на развитие мозга у эмбрионов, вызывая усиление анаболизма и маскулинизацию поведения у потомства (88).

Феномен влияния материнских гормонов на фенотип потомков выявлен у разных классов животных: пресмыкающихся (89), птенцовых (60) и выводковых птиц (67), лошадей (76). По данным Л.К. Трофимовой (90), под действием различных стресс-факторов изменяется локомоторная и ориентировочно-исследовательская активность, тревожность, вегетативный баланс (показатели вариабельности сердечного ритма), работа стресс-реализующих и стресс-лимитирующих систем организма беременных крыс и их потомства, у которого, кроме того, нарушается физическое развитие. Изменения онтогенеза у потомства под влиянием материнских гормонов можно рассматривать как эпигенетические адаптационные реакции на сигналы родителей о необходимости подготовки к перемене условий среды (1, 91). Изучение закономерностей этих процессов открывает перспективы лучшего понимания изменчивости в популяциях животных при фенотипической эволюции. Следует отметить, что влияние родителей на онтогенез потомков осуществляется не только посредством аккумуляции в дейтоплазме материнских гормонов, но и с помощью других сигнальных систем. Так, родители зебровых амадин посредством издаваемых звуков информируют эмбрионы в насиживаемых яйцах об увеличении окружающей температуры выше $26\text{ }^\circ\text{C}$ (92).

В естественной среде сигналы об изменении условий, передаваемые потомкам с участием материнских гормонов, по-видимому, служат механизмом, который обеспечивает сохранение вида. Однако с позиций промышленного птицеводства адаптационную реакцию, результатом которой становится снижение репродуктивной функции, следует расценивать как нежелательную, особенно в связи с дефицитом инкубационных яиц у высокопродуктивных бройлерных кур (93). Успешная селекция на увеличение продуктивности последних имеет и негативные последствия — снижение воспроизводительной функции и эффективности систем жизнедеятельности, в том числе сердечно-сосудистой (асцитный синдром) (24, 25, 94).

Рутинные технологические и ветеринарно-профилактические мероприятия в условиях промышленного птицеводства тоже могут вызывать напряжение метаболизма у поголовья племенных стад. Так, у яичных кур при смене корма увеличивается агрессивность, усиливаются признаки РВП (95). Скармливание перепелам смеси семян вместо привычного комбикорма вызывает увеличение активности ГКАС и повышенную выработку кортикостерона (96). В результате ограниченного кормления кур ткани яичника выделяли *in vitro* большее количество прогестерона и меньшее — тестостерона, тогда как секреция 17 β -эстрадиола и аргинин-вазотоцина не изменялась (97). В гипоталамусе и яичнике у 23-недельных особей экспрессия грелина и его рецепторов активировалась, в яичниках 7-недельных самок у первого — уменьшалась, у вторых — не менялась (98). Следовательно, лимитированное кормление может повлиять на образование половых гормонов, а также возрастные изменения функции грелина, обладающего свойствами гонадолиберина. Эти данные доказывают необходимость осторожного использования ограниченного кормления родительского стада из-за возможного нарушения обмена гормонов, регулирующих репродуктивную функцию, что, по-видимому, также влияет на лежкость инкубационных яиц. При 6-кратном аварийном повышении содержания аммиака в воздухе птичника концентрация кортикостерона в крови яичных кур увеличилась более чем в 2 раза, 17 β -эстрадиола и прогестерона — уменьшилась, яичная продуктивность значительно снизилась (99). Очевидно, что такое яйцо не следует использовать как инкубационное.

Итак, в результате развития у самок птиц стресса, в том числе при действии технологических факторов, в яйцах повышается концентрация материнских гормонов. Стресс-реактивность и количество гормонов, накапливаемых в дейтоплазме, у генотипов неодинаковы. Селекция птицы по продуктивным и (или) непродуктивным признакам также изменяет стресс-реактивность. Миграция гормонов по цепи мать—яйцо—эмбрион и их участие в регулировании обмена веществ у потомков происходят в раннем онтогенезе, когда функции органов и систем наиболее лабильны. Аккумуляция в желтке тестостерона обуславливает изменения постнатального роста, иммунокомпетентности и модели поведения. У потомства выявлен половой диморфизм в проявлении последствий повышенного депонирования гормонов в желтке кур-матерей из-за необычных условий их содержания и кормления в период яичной продуктивности. При выполнении технологических и ветеринарно-профилактических мероприятий следует учитывать роль материнских гормонов в трансвариальной передаче потомкам сигнальной информации о действующих стрессорах, что приводит к метаболическим расстройствам, подавлению репродуктивной функции и снижает эффективность промышленного птицеводства.

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

*Поступила в редакцию
22 февраля 2017 года*

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2017, V. 52, № 4, pp. 686-699

REPRODUCTIVE FUNCTION IN HYBRID POULTRY. IV. AN IMPACT OF MATERNAL HORMONES ACCUMULATED IN EGG

(review)

Yu.I. Zabudskii

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

Abstract

Deposit of maternal hormones in the egg yolk is shown to significantly change the pattern of ontogenesis in descendants. Accumulation of maternal sexual steroids in yolk influences behavior, growth, morphology, immune function and viability of descendants (T. Groothuis et al., 2005). Testosterone and androstenedione cause changes in postnatal growth (H. Schwabl, 1996), immunocompetence (M. Tobler et al., 2010), models of competitive and agonistic behavior in non-reproductive relationships between individuals (Müller W. et al., 2009) and sexual intercourse (C. Eising et al., 2006). Such consequences develop as a result of regulation of corresponding functions in the descendant body, including indirect influence through other systems. Stress simulation in females by administration of corticosterone (K) led to a dose dependent change in growth and development in the chicken. Imbalance in fatty acids' ratio and assimilation in descendant embryo occurred in the yolk (S. Yalçın et al., 2011) reduce fertility and shell quality, and embryo mortality and death of chicks increase (M. Eriksen et al., 2003; Saino N. et al., 2005; Y.-H. Kim et al., 2014). Similar effects were found in the offspring of hens lines divergently selected by growth rate (A. Abdelkareem et al., 2013). In the yolk of white shell eggs of unstressed layers the corticosterone level is almost two times higher than that in brown shell eggs (K. Navara et al., 2010). Under the influence of different stress factors the activity of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis alters, resulting in an inadequate kinetics of sex hormones and inhibition of the reproductive function. Increased concentration of blood corticosterone in the mother hens is accompanied by changes in the content of gonadal hormones in the egg yolk (A. Janczak et al., 2009; F. Guibert et al., 2013), productivity (A. Bertin et al., 2008; E. de Haas et al., 2013) and the sex ratio (S. Correa et al., 2005; T. Pike et al., 2005; S. Pryke et al., 2011). Migration of the hormones form a mother hen to the egg and the embryo, and their interference in metabolism regulation in the descendant occur during early ontogenesis, when the functions of organs and systems are the most labile. Changes in ontogenesis caused by accumulated maternal hormones can be regarded as an adaptive response in the descendants to be ready to a shift in environmental conditions (T. Mousseau et al., 1998; Z. Kankova et al., 2012). Due to egg-deposited maternal hormones the offspring can form phenotypic traits which are inherited epigenetically (T. Groothuis et al., 2008; D. Ho et al., 2011). All these finding should be taken into account at poultry commercial reproduction. When using technological methods and veterinary measures, it is necessary to appreciate possibility of transovarial transfer of signal information about outer conditions mediated by the maternal hormones to cause adaptations in the descendants.

Keywords: bird, egg, maternal hormones, accumulation, stress, ontogenesis descendants.

REFERENCES

1. Mousseau T.A., Fox C.W. The adaptive significance of maternal effects. *Trends in Ecology & Evolution*, 1998, 13(10): 403-407 (doi: 10.1016/S0169-5347(98)01472-4).
2. Groothuis T.G.G., Schwabl H. Hormone-mediated maternal effects in birds: mechanisms matter but what do we know of them? *Philosophical transactions of Royal Society B*, 2008, 363: 1647-1661 (doi: 10.1098/rstb.2007.0007).
3. Ho D.H., Reed W.L., Burggren W.W. Egg yolk environment differentially influences physiological and morphological development of broiler and layer chicken embryos. *The Journal of Experimental Biology*, 2011, 214: 619-628 (doi: 10.1242/jeb.046714).
4. Groothuis T.G.G., Müller W., von Engelhardt N., Carere C., Eising C. Maternal hormones as a tool to adjust offspring phenotype in avian species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 2005, 29(2): 329-352 (doi: 10.1016/j.neubiorev.2004.12.002).
5. Schwabl H. Maternal testosterone in the avian egg enhances postnatal growth. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 1996, 114(3): 271-276 (doi: 10.1016/0300-9629(96)00009-6).
6. Tobler M., Hasselquist D., Smith H.G., Sandell M.I. Short- and long-term consequences of prenatal testosterone for immune function: an experimental study in the zebra finch. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2010, 64(5): 717-727 (doi: 10.1007/s00265-009-0889-0).
7. Müller W., Dijkstra C., Groothuis T.G.G. Maternal yolk androgens stimulate territorial behavior in black-headed gull chicks. *Biology Letters*, 2009, 5(5): 586-588 (doi: 10.1098/rsbl.2009.0283).
8. Eising C.M., Müller W., Groothuis T.G.G. Avian mothers create different phenotypes by hormone deposition in their eggs. *Biology Letters*, 2006, 2(1): 20-22 (doi: 10.1098/rsbl.2005.0391).
9. Groothuis T.G.G., Eising C.M., Dijkstra C., Müller W. Balancing between costs and benefits of maternal hormone deposition in avian eggs. *Biology Letters*, 2005, 1(1): 78-81 (doi: 10.1098/rsbl.2004.0233).

10. Navara K.J., Hill G.E., Mendonca M.T. Variable effects of yolk androgens on growth, survival, and immunity in eastern bluebird nestlings. *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches*, 2005, 78(4): 570-578 (doi: 10.1086/430689).
11. Guibert F., Richard-Yris M.-A., Lumineau S., Kotrschal K., Guemene D., Bertin A., Mostl E., Houdelier C. Social instability in laying quail: consequences on yolk steroids and offspring's phenotype. *PLoS ONE*, 2010, 5: e14069 (doi: 10.1371/journal.pone.0014069).
12. Bertin A., Richard-Yris M.-A., Houdelier C., Lumineau S., Moestl E., Kuchar A., Hirschenhauser K., Kotrschal K. Habituation to humans affects yolk steroid levels and offspring phenotype in quail. *Hormones and Behavior*, 2008, 54 (3): 396-402 (doi: 10.1016/j.yhbeh.2008.04.012).
13. Müller W., Eising C.M., Dijkstra C., Groothuis T.G.G. Sex differences in yolk hormones depend on maternal social status in Leghorn chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Proceedings of the Royal Society London B*, 2002, 269: 2249-2255 (doi: 10.1098/rspb.2002.2159).
14. Kankova Z., Zeman M., Okuliarova M. Selection for high egg testosterone and immune response of young Japanese quail under mild food restriction. *Avian Biology Research*, 2014, 7(1): 25-32 (doi: 10.3184/175815514X13903006158502).
15. Müller W., Groothuis T.G.G., Kasprzik A., Dijkstra C., Alatalo R.V., Sitar H. Prenatal androgen exposure modulates cellular and humoral immune function of black-headed gull chicks. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2005, 272: 1971-1977 (doi: 10.1098/rspb.2005.3178).
16. Sandell M.I., Tobler M., Hasselquist D. Yolk androgens and the development of avian immunity: an experiment in jackdaws (*Corvus monedula*). *Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(6): 815-822 (doi: 10.1242/jeb.022111).
17. Zabudskii Yu.I. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 1993, 4: 69-74 (in Russ.).
18. Zabudskii Yu.I. Profilaktika teplovogo stressa u kur-nesushek posredstvom vypaivaniya rastvora khlorida ammoniya. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 1999, 2: 104-110 (in Russ.).
19. Zabudskii Yu.I., Shuvalova M.V. *Materialy XVII Mezhdunarodnoi konferentsii Vsemirnoi nauchnoi assotsiatsii po pitsevodstvu (15-17 maya 2012 g.)* [Proc. XVII Int. Conf. «Innovations and their use in commercial poultry», WPSA]. Sergiev Posad, 2012: 240-242 (in Russ.).
20. Kavtarashvili A.Sh., Kolokol'nikova T.N. Physiology and productivity of poultry under stress (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2010, 4: 25-37 (in Russ.).
21. Miftakhutdinov A.V. *Aktual'nye voprosy veterinarnoi biologii*, 2013, 1: 49-53 (in Russ.).
22. Fisinin V.I., Surai P., Kuznetsov A.I., Miftakhutdinov A.V., Terman A.A. *Stressy i stressovaya chuvstvitel'nost' kur v myasnom pitsevodstve: diagnostika i profilaktika* [Stresses and stress sensitivity in meat chicks — detection and prevention]. Troitsk, 2013 (in Russ.).
23. Fisinin V.I., Kavtarashvili A.Sh. Heat stress in poultry. I. Danger, related physiological changes and symptoms (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2015, 50(2): 162-171 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.2.162eng).
24. Zabudskii Yu.I. Reproductive function in hybrid poultry. I. An impact of breeding for productivity traits (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2014, 4: 16-29 (doi: 10.15389/agrobiology.2014.4.16rus) (in Russ.).
25. Zabudskii Yu.I. Reproductive function in hybrid poultry. II. An impact of breeding for traits other than productivity (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2015, 50(4): 444-457 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.4.444eng).
26. Siegel H.S. Physiological stress in birds. *BioScience*, 1980, 30(8): 529-534 (doi: 10.2307/1307973).
27. Hill J.A. Indicators of stress in poultry. I. Danger, related physiological changes and symptoms (review). *World Poultry Science Journal*, 1983, 39(1): 24-32 (doi: 10.1079/WPS19830002).
28. Moudgal R.P., Mohan J., Panda J.N. Adrenalin and noradrenalin in egg yolk of guinea fowl and chicken: age dependent changes. *Indian Journal of Poultry Science*, 1989, 24(4): 301-303.
29. Bulmer E., Gil D. Chronic stress in battery hens: measuring corticosterone in laying hen eggs. *International Journal of Poultry Science*, 2008, 7(9): 880-883 (doi: 10.3923/ijps.2008.880.883).
30. Johnson A.L. Reproduction in the female. In: *Sturkie's avian physiology*. G.C. Whittow (ed.). San Diego, CA, Academic Press, 2002: 569-591.
31. Dong H., Lin H., Jiao H.C., Song Z.G., Zhao J.P., Jiang K.J. Altered development and protein metabolism in skeletal muscles of broiler chickens (*Gallus gallus domesticus*) by corticosterone. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2007, 147(1): 189-195 (doi: 10.1016/j.cbpa.2006.12.034).
32. Cai Y.L., Song Z.G., Zhang X.H., Wang X.J., Jiao H.C., Lin H. Increased de novo lipogenesis in liver contributes to the augmented fat deposition in dexamethasone exposed broiler chickens (*Gallus gallus domesticus*). *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 2009, 150(2): 164-169 (doi: 10.1016/j.cbpc.2009.04.005).
33. Salvante K.G., Williams T.D. Effects of corticosterone on the proportion of breeding

- females, reproductive output and yolk precursor levels. *General and Comparative Endocrinology*, 2003, 130(3): 205-214 (doi: 10.1016/S0016-6480(02)00637-8).
34. Etches R.J., Williams J.B., Rzaasa J. Effects of corticosterone and dietary changes in the hen on ovarian function, plasma LH and steroids and the response to exogenous LH-RH. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1984, 70(1): 121-130 (doi: 10.1530/jrf.0.0700121).
 35. Downing J.A., Bryden W.L. Determination of corticosterone concentrations in egg albumen: a non-invasive indicator of stress in laying hens. *Physiology & Behavior*, 2008, 95(3): 381-387 (doi: 10.1016/j.physbeh.2008.07.001).
 36. Moudgal R.P., Mohan J., Panda J.N. Corticosterone-mediated depression in reproductive functioning of White Leghorn hens: action mechanism. *Indian Journal of Animal Science*, 1991, 61(8): 803-807.
 37. Eriksen M.S., Torjesen H.A., Bakken P.A. Prenatal exposure to corticosterone impairs embryonic development and increases fluctuating asymmetry in chickens (*Gallus gallus domesticus*). *British Poultry Science*, 2003, 44(5): 690-697 (doi: 10.1080/00071660310001643660).
 38. Saino N., Romano M., Ferrari R., Martinelli R., Moller P. Stressed mothers lay eggs with high corticosterone levels which produce low-quality offspring. *Journal of Experimental Zoology*, 2005, 303a: 998-1006 (doi: 10.1002/jez.a.224).
 39. Zabudskii Yu.I. Reproductive function in hybrid poultry. III. An impact of breeder flock age (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2016, 51(4): 436-449 (doi: 10.15389/agrobiology.2016.4.436eng).
 40. Fisinin V.I., Kravchenko N.A. *Doklady VASKHNIL*, 1977, 7: 29-30 (in Russ.).
 41. Abdelkareem A.A., Wenqiang M., Feng G., Yingdong N., Grossmann R., Zhao R. Differences in egg deposition of corticosterone and embryonic expression of corticosterone metabolic enzymes between slow and fast growing broiler chickens. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2013, 164(1): 200-206 (doi: 10.1016/j.cbpa.2012.09.004).
 42. Hayward L.S., Satterlee D.G., Wingfield J.C. Japanese quail selected for high plasma corticosterone response deposit high levels of corticosterone in their eggs. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2005, 78(6): 1026-1031 (doi: 10.1086/432854).
 43. Murphy L.B. Responses of domestic fowl to novel food and objects. *Applied Animal Ethology*, 1977, 3(4): 335-349 (doi: 10.1016/0304-3762(77)90058-X).
 44. De Haas E.N., Bolhuis E., Kemp B., Groothuis T., Rodenburg T. Parents and early life environment affect behavioral development of laying hen chickens. *PLoS ONE*, 2014, 9(3): e90577 (doi: 10.1371/journal.pone.0090577).
 45. Navara K., Pinson S. Yolk and albumen corticosterone concentrations in eggs laid by white versus brown caged laying hens. *Poultry Science*, 2010, 89(7): 1509-1513 (doi: 10.3382/ps.2009-00416).
 46. Fraisse F., Cockrem J.F. Corticosterone and fear behavior in white and brown caged laying hens. *British Poultry Science*, 2006, 47(2): 110-119 (doi: 10.1080/00071660600610534).
 47. Adriaansen-Tennekes R., Decuyper E., Parmentier H.K., Savelkoul H.F.J. Chicken lines selected for their primary antibody response to sheep red blood cells show differential hypothalamic-pituitary-adrenal axis responsiveness to mild stressors. *Poultry Science*, 2009, 88(9): 1879-1882 (doi: 10.3382/ps.2009-00150).
 48. Koolhaas J. M. 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).
 49. Babacanoglu E., Yalcin S., Uysal S. Evaluation of a stress model induced by dietary corti-costerone supplementation in broiler breeders: effects on egg yolk corticosterone concentration and biochemical blood parameters. *British Poultry Science*, 2013, 54(4): 677-685 (doi: 10.1080/00071668.2013.847901).
 50. Yalcin S., Bagdatlioglu N., Babacanoglu E. Effect of maternal corticosterone on utilisation of residual yolk sac fatty acids by developing broiler embryo. *British Poultry Science*, 2011, 52(2): 264-272 (doi: 10.1080/00071668.2010.549669).
 51. Kim Y.-H., Kim J., Yoon H.-S., Choi Y.-H. Effects of dietary corticosterone on egg production and quality in laying hens. *Proc. 25th Annual Australian Poultry Science Symposium*. Sydney, New South Wales, 2014: 126.
 52. Kim Y.-H., Kim J., Yoon H.-S., Choi Y.-H. Effects of dietary corticosterone on yolk colors and eggshell quality in laying hens. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 2015, 28(6): 840-846 (doi: 10.5713/ajas.14.0849).
 53. Abdelkareem A.A., Wenqiang M., Yingdong N., Song W., Ruqian Z. Corticosterone in ovo modifies aggressive behaviors and reproductive performances through alterations of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis in the chicken. *Animal Reproduction Science*, 2014, 146: 193-201 (doi: 10.1016/j.anireprosci.2014.02.013).
 54. Abdelkareem A.A., Wenqiang M., Yingdong N., Qin Z., Ruqian Z. Embryonic exposure to corticosterone modifies aggressive behavior through alterations of the hypothalamic pituitary adrenal axis and the serotonergic system in the chicken. *Hormones and Behavior*, 2014, 65(2): 97-105 (doi: 10.1016/j.yhbeh.2013.12.002).

55. Hayward L.S., Wingfield J.C. Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *General and Comparative Endocrinology*, 2004, 135(3): 365-371 (doi: 10.1016/j.ygcen.2003.11.002).
56. Hayward L.S., Richardson J.B., Grogan M.N., Wingfield J.C. Sex differences in the organizational effects of corticosterone in the egg yolk of quail. *General and Comparative Endocrinology*, 2006, 146(2): 144-148 (doi: 10.1016/j.ygcen.2005.10.016).
57. Hackl R., Bromundt V., Daisley J., Kotrschal K., Möstl E. Distribution and origin of steroid hormones in the yolk of Japanese quail eggs (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Comparative Physiology B*, 2003, 173(4): 327-331 (doi: 10.1007/s00360-003-0339-7).
58. Welberg L.A.M., Seckl J.R. Prenatal stress, glucocorticoids and the programming of the brain. *Journal of Neuroendocrinology*, 2001, 13(2): 113-128 (doi: 10.1111/j.1365-2826.2001.00601.x).
59. Lui L., Li A., Matthews S.G. Maternal glucocorticoid treatment programs HPA regulation in adult offspring: sex-specific effects. *American Journal of Physiology — Endocrinology and Metabolism*, 2001, 280(5): E729-E739.
60. Goutte A., Angelier F., Chastel C.C., Trouve C., Borge M., Bech S., Gabrielsen G.W., Chastel O. Stress and the timing of breeding: glucocorticoid-luteinizing hormone relationships in an arctic seabird. *General and Comparative Endocrinology*, 2010, 169(1): 108-116 (doi: 10.1016/j.ygcen.2010.07.016).
61. Henriksen R., Groothuis T.G., Rettenbacher S. Elevated plasma corticosterone decreases yolk testosterone and progesterone in chickens: linking maternal stress and hormone-mediated maternal effects. *PLoS ONE*, 2011, 6(8): e23824 (doi: 10.1371/journal.pone.0023824).
62. Sapolsky R.M., Romero L.M., Munck A.U. How do glucocorticoids influence stress responses? Integrating permissive, suppressive, stimulatory, and preparative actions. *Endocrine Reviews*, 2000, 21(1): 55-89 (doi: 10.1210/edrv.21.1.0389).
63. Rozenboim I., Tako E., Gal-Garber O., Proudman J.A., Uni Z. The effect of heat stress on ovarian function of laying hens. *Poultry Science*, 2007, 86(8): 1760-1765 (doi: 10.1093/ps/86.8.1760).
64. Zabudskii Yu.I. *Pitisevodstvo*, 2004, 2: 13 (in Russ.).
65. Zabudskii Yu.I., Golikova A.P., Fedoseeva N.A. Heat training for prenatal period of ontogenesis as a method to increase the thermotolerance in poultry (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2012, 4: 14-21 (doi: 10.15389/agrobiol.2012.4.14eng) (in Russ.).
66. Zabudskii 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 (in Russ.).
67. Okuliarova M., Sarnikova B., Rettenbacher S., Skrobanek P., Zeman M. Yolk testosterone and corticosterone in hierarchical follicles and laid eggs of Japanese quail exposed to long-term restraint stress. *General and Comparative Endocrinology*, 2010, 165(1): 91-96 (doi: 10.1016/j.ygcen.2009.06.007).
68. Badyaev A.V., Young R.L., Hill G.E., Duckworth R.A. Evolution of sex-biased maternal effects in birds. IV. Intra-ovarian growth dynamics can link sex determination and sex-specific acquisition of resources. *Journal of Evolutionary Biology*, 2008, 21(2): 449-460 (doi: 10.1111/j.1420-9101.2007.01498.x).
69. Pryke S.R., Griffith S.C. Genetic incompatibility drives sex allocation and maternal investment in a polymorphic finch. *Science*, 2009, 323(5921): 1605-1607 (doi: 10.1126/science.1168928).
70. Pryke S.R., Rollins L.A., Buttemer W.A., Griffith S.C. Maternal stress to partner quality is linked to adaptive offspring sex ratio adjustment. *Behavioral Ecology*, 2011, 22: 717-722 (doi: 10.1093/beheco/arr040).
71. Pike T.W., Petrie M. Offspring sex ratio is related to paternal train elaboration and yolk corticosterone in peafowl. *Biology Letters*, 2005, 1: 204-207 (doi: 10.1098/rsbl.2005.0295).
72. Pike T.W., Petrie M. Experimental evidence that corticosterone affects offspring sex ratios in quail. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences*, 2006, 273(1590): 1093-1098 (doi: 10.1098/rspb.2005.3422).
73. Pike T.W., Petrie M. Potential mechanisms of avian sex manipulation. *Biological Reviews*, 2003, 78(4): 553-574 (doi: 10.1017/S1464793103006146).
74. Correa S.M., Adkins-Regan E., Johnson P.A. High progesterone during avian meiosis biases sex ratios toward females. *Biology Letters*, 2005, 1: 215-218 (doi: 10.1098/rsbl.2004.0283).
75. Alonso-Alvarez C. Manipulation of primary sex-ratio: an updated review. *Avian and Poultry Biology Reviews*, 2006, 17(1): 1-20 (doi: 10.3184/147020606783437930).
76. Cameron E.Z., Linklater W.L. Extreme sex ratio variation in relation to change in condition around conception. *Biology Letters*, 2007, 3: 395-397 (doi: 10.1098/rsbl.2007.0089).
77. Pollet T.V., Fawcett T.W., Buunck A.P., Nettle D. Sex-ratio biasing towards daughters among lower ranking co-wives in Rwanda. *Biology Letters*, 2009, 5: 765-768 (doi: 10.1098/rsbl.2009.0394).
78. Gam A.E., Mendonça M.T., Navara K.J. Acute corticosterone treatment prior to ovulation biases offspring sex ratios towards males in zebra finches *Taeniopygia guttata*. *Journal of Avian Biology*, 2011, 42(3): 253-258 (doi: 10.1111/j.1600-048X.2010.05251.x).

79. Pinson S.E., Parr C.M., Wilson J.L., Navara K.J. Acute corticosterone administration during meiotic segregation stimulates females to produce more male offspring. *Physiological and Biochemical Zoology*, 2011, 84(3): 292-298 (doi: 10.1086/659373).
80. Pinson S.E., Wilson J.L., Navara K.J. Elevated testosterone during meiotic segregation stimulates laying hens to produce more sons than daughters. *General and Comparative Endocrinology*, 2011, 174(2): 195-201 (doi: 10.1016/j.ygcen.2011.08.020).
81. Gam A.E., Navara K.J. Endogenous corticosterone elevations five hours prior to ovulation do not influence offspring sex ratios in Zebra Finches. *Avian Biology Research*, 2016, 9(3): 131-138 (doi: 10.3184/175815516X14495923605779).
82. Bondarenko Yu.V. *Nauchno-tehnicheskii byulleten' Ukrainskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta ptitsevodstva UAA*, 1986, 20: 3-6 (in Russ.).
83. Janczak A., Torjesen P., Rettenbacher S. Environmental effects on steroid hormone concentrations in laying hens' eggs. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section A — Animal Science*, 2009, 59(2): 80-84 (doi: 10.1080/09064700903023348).
84. Nätt D., Lindqvist N., Stranneheim H., Lundeborg J., Torjesen P.A., Jensen P. Inheritance of acquired behavior adaptations and brain gene expression in chickens. *PLoS ONE*, 2009, 4(7): e6405 (doi: 10.1371/journal.pone.0006405).
85. Guibert F., Lumineau S., Kotschal K., Möstl E., Richard-Yris M.-A., Houdelier C. Trans-generational effects of prenatal stress in quail. *Proceedings of the Royal Society B: biological sciences*, 2013, 280: 2012-2368 (doi: 10.1098/rspb.2012.2368).
86. Seckl J.R. Prenatal glucocorticoids and long-term programming. *European Journal of Endocrinology*, 2004, 151: U49-U62 (doi: 10.1530/eje.0.151U049).
87. Muller W., Lessells M., Korsten P., von Engelhardt N. Manipulative signals in family conflict? On the function of maternal yolk hormones in birds. *American Naturalist*, 2007, 169(4): E84-E96 (doi: 10.1086/511962).
88. Schwarz J.M., McCarthy M.M. Steroid-induced sexual differentiation of the developing brain: multiple pathways, one goal. *Journal of Neurochemistry*, 2008, 105(5): 1561-1572 (doi: 10.1111/j.1471-4159.2008.05384.x).
89. Meylan S., Clibert J. Is corticosterone mediated phenotype development adaptive? Maternal corticosterone treatment enhances survival in male lizards. *Hormones and Behavior*, 2005, 48(1): 44-52 (doi: 10.1016/j.yhbeh.2004.11.022).
90. Trofimova L.K. *Antenatal'nye stressy razlichnoi etiologii: vliyaniye na beremennykh krysi i ikh potomstvo. Avtoreferat kandidatskoi dissertatsii* [Effects of antenatal stresses caused by different agents on pregnant mother rats and their progeny. PhD Thesis]. Moscow, 2009 (in Russ.).
91. Kankova Z., Zeman M., Okuliarova M. Growth and innate immunity are not limited by selection for high egg testosterone content in Japanese quail. *The Journal of Experimental Biology*, 2012, 215: 617-622 (doi: 10.1242/jeb.064030).
92. Mariette M.M., Buchanan K.L. Prenatal acoustic communication programs offspring for high posthatching temperatures in a songbird. *Science*, 2016, 353(6301): 812-814 (doi: 10.1126/science.aaf7049).
93. Bobrovnik V.S. *Rynok inkubatsionnogo yaitsa Rossii*. Available <http://webpticeprom.ru/ru/articles-economics.html?pageID=1378128703>. No date (in Russ.).
94. Hristakieva P., Mincheva N., Oblakova M., Lalev M., Ivanova I. Effect of genotype on production traits in broiler chickens. *Slovak Journal of Animal Science*, 2014, 47(1): 19-24.
95. Dixon G., Green L.E. Effect of diet change on the behavior of chicks of an egg-laying strain. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 2006, 9(1): 41-58 (doi: 10.1207/s15327604jaws0901_4).
96. Pellegrini S., Busso J.M., Lèche A., Marin R.H. Effects of diet, time since defecation, and drying process of the droppings on corticosterone metabolite measurements in Japanese quail. *Poultry Science*, 2015, 94(5): 1068-1074 (doi: 10.3382/ps/pev072).
97. Sirotkin A.V., Harrath A.H., Grossmann R. The role of metabolic state and obestatin in control of chicken ovarian hormone release. *Poultry Science*, 2016, 95(8): 1939-1942 (doi: 10.3382/ps/pew108).
98. Sirotkin A.V., Pavlova S., Tena-Sempere M., Grossmann R., Jimenez M.R., Rodriguez J.M.C., Valenzuela F. Food restriction, ghrelin, its antagonist and obestatin control expression of ghrelin and its receptor in chicken hypothalamus and ovary. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 2013, 16(41): 141-153 (doi: 10.1016/j.cbpa.2012.07.010).
99. Edens F.W. Influence of atmospheric ammonia on serum corticosterone, estradiol-17 and progesterone in laying hens. *International Journal of Poultry Science*, 2015, 14(8): 427-435.