

**РЕПРОДУКТИВНАЯ ФУНКЦИЯ У ГИБРИДНОЙ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПТИЦЫ. Сообщение V. ВЛИЯНИЕ
ХРАНЕНИЯ ИНКУБАЦИОННЫХ ЯИЦ
(обзор)**

Ю.И. ЗАБУДСКИЙ

В зависимости от режима предынкубационного хранения (продолжительность, температура и влажность воздуха) изменяются физико-химические характеристики компонентов яйца. Из-за выделения воды и CO_2 через скорлупу повышается рН белка и желтка, что, в свою очередь, влияет на активность ферментов и снижает бактерицидность дейтоплазмы. В желтке модифицируется состав аминокислот, развивается процесс перекисного окисления липидов (М.Н. Аргунов с соавт., 2015). Происходит деструкция вителлиновой мембраны и подскорлупных оболочек. Старение яиц вызывает гибель клеток бластодермы вследствие некроза и апоптоза (S. Bloom с соавт., 1998). Сдвигается вторичное половое соотношение (M. McDonald, 1960; M. Тагиров, 2010; M. Boerjan, 2016). Ухудшается результативность инкубации и выращивания молодняка (G. Fasenko, 1992; V. Christensen с соавт., 2001; K. Тона с соавт., 2003; P., Hristakieva 2011; D. Terđić с соавт., 2016). У цыплят, полученных из хранившихся яиц, снижается иммунокомпетентность (M. Golomytis с соавт., 2015). В течение 1-й нед активной жизни такие особи нуждаются в повышенной температуре среды (S. Yalcin с соавт., 2014). Индикаторами ценности хранившихся яиц служат значения числа единиц Хау, индексов белка и желтка, рН белка и др. (П. Царенко, 2015). Кинетика этих показателей зависит также от генотипа, возраста, условий кормления, наличия стресса у родителей и сезона года. Каждый день хранения спустя 2 сут после откладки яиц необходимо компенсировать продлением их инкубации на 1 ч. Зародыши, находящиеся в снесенных яйцах основных видов сельскохозяйственной птицы, развиты неодинаково. Стадия эмбриогенеза зависит от возраста и направления продуктивности матери, очередности яйца в цикле яйцекладки. К предынкубационному хранению менее чувствительны яйца с эмбрионами на стадии гастролы (I. Reijrink с соавт., 2008). Последствия негативного влияния старения на свойства инкубационных яиц можно частично профилактировать, используя ряд способов, в том числе посредством прогревания, которое обеспечивает развитие до указанной стадии эмбриогенеза (I. Kosin, 1956; M. Petek с соавт., 2004; Y. Piestun с соавт., 2013; D. Nicholson с соавт., 2013; Л. Дядичкина с соавт., 2016). Наблюдаемый эффект лимитируется свойствами яиц, а также регламентами хранения, прогревания (температура, кратность и длительность воздействия) и инкубации.

Ключевые слова: инкубационное яйцо, хранение, онтогенез, способы оценки качества, профилактика.

Предынкубационное хранение яиц, которое ухудшает не только результативность их инкубации, но и качество выводимого молодняка (1-3), считается одним из наиболее значимых факторов, лимитирующих результативность воспроизводства сельскохозяйственной птицы. Вместе с тем эта технология широко применяется на птицеводческих предприятиях, что обеспечивает возможность ограничения численности поголовья родительского стада и тем самым повышение рентабельности производства. Кроме того, она позволяет инкубировать большие партии яиц и, соответственно, получать цыплят одного срока вывода в количествах, достаточных для реализации основного принципа промышленного животноводства: «all in — all out» (все заполнено — все пусто).

Настоящая статья посвящена вызванным предынкубационным хранением особенностям онтогенеза молодняка основных видов сельскохозяйственной птицы в пре- и постнатальный периоды, а также профилактике негативных последствий, обусловленных предынкубационным хранением.

Состояние эмбрионов в яйцах, откладываемых несушками. У уток, индюков и цесарок в снесенных яйцах эмбрионы находятся в основном на 7-8-й стадиях развития (СР) по классификации Н. Eyal-Giladi с соавт. (4), у кур — на 10-й, у перепелок и гусей — на 11-й (5, 6). Отбор птицы по признакам продуктивности вызвал у генотипов гетероген-

нитет онтогенеза, и в частности раннего эмбриогенеза. В яйцах индеек, которых отбирали на увеличение прироста живой массы, эмбрионы чаще оказываются на стадии ранней гаструлы, чем их собратья из дивергентной линии (7). Через 3-4 сут после снесения яиц от бройлерных кур линий А и В, различающихся по оплодотворяемости и выводимости, СР эмбрионов составила соответственно 10,3 и 10,7 (8), а после 7 сут инкубации — 28,7 и 29,5 по классификации V. Hamburger с соавт. (9). У эмбрионов кур на 10-й СР уже образовались *area pellucida* и *area opaca* (4), различимы лишь первые признаки гипобласта (5).

Состояние эмбрионов определяется также возрастом матерей и очередностью яйца в цикле яйцекладки. Площадь бластодермы в свежих не инкубированных яйцах расширяется по мере старения самок (10). В большинстве яиц бройлерных кур 32- и 63-недельного возраста у эмбрионов отмечают соответственно СР 11 и 12 (11). В яйцах, снесенных в первые дни цикла, зародыши находятся на 10,36 СР, тогда как в яйцах, отложенных в следующие дни, — соответственно на 10,05 СР (12).

Кондиции инкубационных яиц с эмбрионами на разных СР неодинаковы. Выводимость куриных яиц с эмбрионами, не достигшими гаструлы (< 10 СР) к моменту снесения, составляет менее 55 %, но если эта стадия уже сформировалась (12-13 СР), то число получаемых цыплят существенно повышается (13, 14). Исходя из такой закономерности, Г.М. Fasenko с соавт. (15) сформулировали гипотезу о лучшей лежкости яиц с эмбрионами на 12-13 СР по сравнению с яйцами с менее развитыми зародышами. На основе этой гипотезы разработан способ профилактики ухудшения ценности хранящихся яиц посредством прогревания в инкубаторе (ПЯ), который мы рассмотрим ниже.

Снесенные яйца, как правило, оказываются в среде с температурой ниже, чем в организме самки. Под воздействием гипотермии эмбриогенез прекращается и начинается факультативная диапауза (16). В куриных яйцах, хранившихся 0; 4 и 21 сут, таковая зарегистрирована при 14 °С, а эмбрионы отнесены соответственно к 9,9; 10,0 и 9,9 СР (17). Однако при температуре окружающего воздуха выше порога диапаузы генез продолжается. Эмбрионы в яйцах кур, находившиеся в гнездах в течение 1,5 ч (28,1 °С), были на 10,4 СР, а за 6,5 ч (30,4 °С) достигли 11,7 СР (18). Пребывание яиц от 59-недельных кур в гнезде при 30 °С или 20 °С обуславливало уменьшение выводимости на 2,4 % у первых относительно вторых. Той же закономерности для яиц от 37-недельных кур не обнаружили.

Бластодерма в снесенных яйцах кур состоит из 40-60 тыс. клеток, часть которых со временем погибает (4). Например, в индюшиных яйцах, хранившихся 0 и 14 сут (18 °С), число таких клеток уменьшилось из-за некроза и апоптоза с 32 до 21 тыс., или на 34,4 % (19). Последний выявлен в 3,1 % клеток бластодермы яиц у только что снесенных яиц кур, а после 14 сут хранения (12 °С) их доля составляет уже 13,9 % (20). У яиц, хранившихся 14 сут, экспрессия ряда проапоптозных генов усилена по сравнению с таковой у хранившихся 4 сут (21).

Таким образом, можно констатировать, что у основных видов сельскохозяйственной птицы стадия эмбриогенеза в момент снесения яиц различается. Инкубационные качества яиц с эмбрионами на разных СР неодинаковы. Отложенные яйца целесообразно охладить, обеспечив остановку эмбриогенеза.

Влияние хранения на свойства инкубационных яиц. При охлаждении яйца сжимаются, а вода, диоксид углерода и воздух транспортируются через скорлупу наружу. В результате яйца уток, хранившиеся 8

и 15 сут, теряют соответственно 0,53 и 0,78 % массы (22), яйца индюков, хранившиеся 10 и 14 сут, — 1,0 и 1,5 % (23), яйца кур и перепелов, хранившиеся 10 и 20 сут, — соответственно 1,8 и 3,5; 1,9 и 4,7 % (24, 25), тогда как размеры воздушной камеры увеличиваются.

Снижение содержания CO_2 служит причиной повышения рН белка с 7,6 у свежеснесенных яиц до 9,0 у хранившихся 4 сут, но в дальнейшем этот показатель практически не изменяется (14). Одновременно с подщелачиванием уменьшается вязкость плотного белка, что обусловлено состоянием овомуцин-лизоцимного комплекса, образованного посредством электростатических связей между составляющими его молекулами. Максимальной стабильностью комплекс обладает при рН 7,0, а в диапазоне 9,0-9,5 происходит его дезинтеграция, вероятно, вследствие щелочного гидролиза (26). Бактерицидность лизоцима в белке хранящихся яиц убывает (27), активность других ферментов также изменяется. Из-за разности осмотического давления вода белка диффундирует в желток, смещая активную реакцию с рН 6,0-6,3 до рН 6,5-6,8 (14). По мере старения яиц содержание белков в вителлиновой мембране меняется (28), а ее прочность ослабевает (29). Пониженная температура замедляет эти процессы, ограничивая проникновение *Salmonella enteritidis* в желток (30).

Численные значения ряда маркеров качества хранящихся яиц, включая индексы белка и желтка, а также число единиц Хау (ЧЕХ), уменьшаются. Так, в куриных яйцах, хранившихся 14 сут, отмечали снижение соответственно с 8,2 до 5,3 %, с 45,5 до 42,8 %, и с 79,7 до 62,2 (3). То же происходит в яйцах фазанов (уменьшение с 2,4 до 1,8 %; с 43,9 до 40,1 %; с 83,0 до 76,5), что коррелирует с девиацией вывода молодняка (сокращение с 66,7 до 41,6 %) (31).

Чем выше температура окружающей среды, тем значительней нарушения. У свежих яиц кур ЧЕХ достигало 91,4, а у хранившихся 10 сут (5, 21 или 29 °С) его величина уменьшилась соответственно до 76,3; 53,7 или 40,6 (32). В меньшей степени кондиции яиц снижаются вследствие хранения при влажности 75-90 % (33).

При долговременном хранении в дейтоплазме регистрируется перекисное окисление липидов. У кур за 21 сут, прошедшие после откладки яиц, количество малонового диальдегида в желтке повышается с 0,13 до 0,17 мкмоль/л (34). При этом активируется антиоксидантная система, что выражается повышением активности каталазы и глутатионпероксидазы.

Таким образом, в дейтоплазме хранящихся яиц уменьшается содержание воды и диоксида углерода, подщелачиваются белок и желток. Дезинтеграция овомуцин-лизоцимного комплекса приводит к разжижению плотного белка. Снижается способность лизоцима растворять стенку бактериальных клеток, изменяется активность других ферментов. Развивается процесс перекисного окисления липидов, активируется система антиоксидантной защиты. Меняются свойства вителлиновой мембраны. Изменение значений таких маркеров качества инкубационных яиц, как высота воздушной камеры, индексы белка и желтка, ЧЕХ и, в конечном итоге, выводимости указывает на снижение ценности яиц вследствие хранения.

Эмбриогенез в яйцах, инкубируемых после хранения. Из-за хранения эмбриогенез замедлен по сравнению с развитием зародышей в инкубируемых свежеснесенных яйцах. После 42-часовой инкубации яиц, хранившихся 7 и 14 сут, отставание составило соответственно 5 и 12 ч по сравнению со свежеснесенными (35). Инкубация яиц, хранившихся 18 сут, до вывода 50 % цыплят оказалась на 16 ч длительней, чем у хранившихся 3 сут (соответственно 502 и 486 ч) (2). Пролонгация происходит

из-за задержки начала I стадии перинатального периода и ее удлинения, но не II стадии. По-видимому, это вызвано запаздыванием роста концентрации кортикостерона в крови, который необходим для увеличения соотношения трийодтиронина и тироксина, участвующих в регулировании вывода.

В целом следствием старения яиц является ретардация развития не только эмбрионов, но и выведенного молодняка. У цыплят из яиц, которые хранились 14 сут, по сравнению с выведенными из яиц, хранившихся 3 сут, длина тощей кишки, а также ширина и площадь ворсинок в ней уменьшены (36). За первые 7 сут выращивания живая масса цыплят, полученных из яиц после предынкубационного хранения 3 сут, повысилась на 76 %, а в случае 18 сут — на 64 % (37).

Динамика характеристик результативности инкубации яиц в зависимости от долговременности их хранения неодинакова. Так, вывод перепелят (хранение яиц 1; 3; 5 и 7 сут) составил в среднем соответственно 86, 88, 84 и 82 % (38), а цыплят (хранение яиц 1; 3; 6 и 15 сут) — 88, 89, 92 и 82 % (39). Из представленных данных следует, что в результате краткосрочного хранения яиц обоих видов (перепелов — 3 сут, кур — 6 сут) искомый показатель увеличивается. С увеличением сроков хранения яиц с 5 до 30 сут эмбриональная смертность при инкубации повышается у кур и уток соответственно с 2,0 и 14,3 % до 100 % (16). Представленные данные подтверждают объективность вывода ряда исследователей (33) о том, что закладка яиц на инкубацию через несколько суток после снесения благоприятно влияет на эмбриогенез и результативность инкубации.

Установлен феномен сдвига вторичного полового соотношения вследствие хранения яиц, проявление которого определяется рядом условий. M.W. McDonald (41) обнаружил в группе цыплят породы белый леггорн, полученных из яиц, хранившихся 7 сут (4,4 °C), преобладание самок (54,6 %), тогда как температуры 15,5 °C или 26,6 °C такого эффекта не вызывали. У цыплят породы род-айленд красный, вылупившихся из яиц, которые хранились 15 и 21 сут (11,5 °C), констатировали соотношение полов 1,85♂:1♀, тогда как у выведенных после хранения яиц в течение 3 сут — 1♂:1♀ (42). Среди цыплят кросса Lohmann («Lohmann Tierzucht», Германия), полученных из яиц, хранившихся 11 сут, к которым применили ПЯ (3-6 ч), доминировали самки (43). Вместе с тем у молодняка кросса Слобожанский (Национальная академия аграрных наук, Украина) (42), как и у цыплят кросса Prelux-G (University of Ljubljana, Department of Animal Science, Словения), выведенных из яиц, которые были получены от 24- и 65-недельных матерей, хранились от 3 до 15 сут (15 °C) и подверглись ПЯ (5 ч, 37,8 °C) (39), аналогичной закономерности не отмечали.

Следовательно, хранение инкубационных яиц провоцирует изменения паттерна онтогенеза как в эмбриональный, так и в постэмбриональный периоды.

Влияние генотипа, возраста и физиологического состояния родителей на резистентность эмбрионов-потомков, развивающихся после предынкубационного хранения яиц. Опубликованные данные свидетельствуют о варьировании устойчивости инкубационных яиц современных высокопродуктивных генотипов сельскохозяйственной птицы к хранению. Например, у кур кросса ISA-White («Institut de Sélection Animale», Франция) в яйцах, хранившихся 10 сут, высота белка снижалась с 9,7 до 4,7 мм, у ISA-Brown — с 8,3 до 4,1 мм, тогда как диапазон значений pH яичного белка у этих генотипов не различался (7,4-9,3) (44). Продолжительность инкубации яиц пекинских уток после хранения в течение 3 и 14 сут составила соответственно 27,9 и 28,2 сут, мускусных —

33,7 и 34,6 сут (45), то есть у первых этот срок увеличивался на 1,07 %, у вторых — на 2,67 %. У мясных и яичных перепелок выводимость яиц, хранившихся 10 сут, достигала соответственно 83 и 85 %, тогда как после 14-суточного хранения — 78 и 83 % (46). Обращает на себя внимание тот факт, что у яичного генотипа с увеличением сроков хранения выводимость уменьшается менее значительно.

У генотипов птицы, несущей яйца с разной устойчивостью к хранению, метаболизм у полученных эмбрионов и цыплят неодинаков. Так, у линии бройлерных кур, которая характеризуется повышенной лежкостью яиц (L^+), у 17-суточных эмбрионов в яйцах, заложенных на инкубацию через 14 и 1 сут хранения, содержание гликогена в тканях печени составило соответственно 19,7 и 30,0 мг/г, а у линии L^- — 23,5 и 24,8 мг/г (47). Выводимость яиц после 14 сут хранения по сравнению с таковой для 1 сут снижалась у L^+ на 8 %, у L^- — на 15 %.

Доказано влияние генетической селекции на изменение устойчивости хранящихся яиц к бактериальному обсеменению. Так, D.R. Jones с соавт. (48) использовали яйца от кур свободно спариваемых линий 5, 7 и 10, селекцию которых прекратили соответственно в 1950, 1959 и 1970 году, а также от несушек товарного стада, генетически связанного с этими линиями. Авторами установлено, что степень поверхностной контаминации скорлупы у свежих яиц от несушек всех генотипов была одинаковой, но, например, яйца от поголовья стада, инокулированные после снесения *Salmonella enteritidis* (SE) и *Pseudomonas fluorescens* (PF), на 7-е сут хранения оказались более обсемененными, а яйца от линии 10 — менее обсемененными. При этом на скорлупе преобладали сальмонеллы (в среднем численность SE и PF составила соответственно 2,7 и 0,8 log КОЕ/мл). Компоненты яиц, наоборот, были сильнее инфицированы псевдомонадой. Обсемененность SE и PF воздушной камеры, скорлупы, дейтоплазмы яиц от несушек старших возрастных групп превышала таковую в яйцах от молодых кур. В целом яйца от линии 10 оказались менее контаминированными.

Характеристики яиц изменяются с возрастом несушек, а устойчивость к хранению ухудшается. В яйцах, отложенных курами 32- и 59-недельного возраста, значения рН белка повышались (соответственно 8,1 и 8,3), а его высота, наоборот, уменьшалась (7,7 и 6,3 мм) (49). В яйцах от 35- и 45-нед кур после 7 сут хранения ЧЕХ снизилось соответственно с 77 до 69 %, выводимость — с 88 до 85 %, а качество цыплят — с 97 до 79 % (50). Физиологическое состояние цыплят, выведенных из хранившихся 10 сут яиц от кур-несушек 27- и 61-недельного возраста, которым скармливали дефицитный по фосфору рацион, различалось (51). В опыте у молодняка, полученного от старшей возрастной группы, содержание золы в костях меньше, а рахит фиксируется чаще, чем у сверстников, выведенных из яиц от молодых несушек.

Цыплят из яиц, проинкубированных после 3 и 14 сут хранения, растили под брудерами при оптимальной температуре (ОТ, 32-28 °С), при повышенной (ПТ, 34-30 °С) или низкой температуре (НТ, 30-27 °С) (52). На 2-е сут выращивания у особей из яиц, хранившихся 3 сут, температура тела не зависела от температуры окружающей среды, но оказалась наименьшей у тех цыплят, которых получили из яиц, хранившихся 14 сут, и содержали при НТ. За первые 7 сут выращивания молодняка из яиц после 3 сут хранения больший прирост живой массы зарегистрировали при ОТ, после 14 сут — при ПТ.

Искусственная линька кур не влияла негативно на лежкость яиц (53). Выводимость и живая масса 7-суточных цыплят из яиц, которые до

инкубации хранились 8-18 сут и были получены от перелинявших самок, оказались выше, чем для партии яиц от не линявших кур. Однако отметим, что влияние хранения на кондиции инкубационных яиц от кур, подвергшихся искусственной линьке, изучено недостаточно.

Предупреждение снижения инкубационных свойств яиц при хранении. Профилактировать последствия старения яиц можно несколькими способами, неодинаковыми по механизму действия, например, помещая яйца в регулируемую газовую среду (54, 55) или располагая острым концом вверх (56, 57), нанеся слой прополиса на скорлупу (58) и др. Один из таких способов — ПЯ считается наиболее эффективным в условиях производства. Опыты, проведенные на основных видах сельскохозяйственной птицы, доказывают его результативность (табл.).

Выводимость при однократном прогревании яиц (ПЯ) до начала хранения

Вид птицы	Возраст несушек, нед.	Условия		Результат	Ссылка
		хранения	ПЯ		
Бройлерные куры	32	11,5 °С; 60 %	37,50 °С; 6, 12 или 18 ч	При Хр4 нет эффекта; при Хр14 (для 6 ч ПЯ) выводимость 79,0 % (контроль — 70,5 %)	(15)
	44	12,06 °С; 76 %	36,92 °С; 6 или 12 ч	При Хр4 и Хр9 (для 6 ч ПЯ) выводимость выше, при Хр14 (для 6 или 12 ч) выводимость ниже	(66)
Индюки	39-40	17,4 °С; 66 %	37,50 °С; 6 или 12 ч	При Хр4 нет эффекта; при Хр14 (для 12 ч ПЯ) выводимость 75,3 % (контроль — 70,6 %)	(61)
Перепела	20, 37	15 °С; 65 %	37,50 °С; 8 ч	Выводимость в опыте 82,6 %, в контроле — 70,6 %; от 20-недельных несушек — 84,7 %, от 37-недельных — 77,6 %. Различия между вариантами Хр5 и Хр15 незначительные	(62)
Цесарки	—	18 °С	37,50 °С; 3, 6 или 9 ч	При Хр14 (для 6 ч ПЯ) выводимость выше по сравнению с контролем	(67)

Примечание. Для условий хранения приведены температура и влажность воздуха. Хр — предынкубационное хранение яиц (цифрой обозначена продолжительность, сут). Проверк означает, что в цитируемой статье (67) возраст цесарок не указан.

Прогревание свежеснесенных яиц при 37,5-37,8 °С минимизирует девиацию их качества (59, цит. по 60). Установлены корреляционные связи показателей инкубации с регламентами как хранения, так и прогревания. В частности, у кур и индюшек в случае, когда яйца до инкубации хранились 14 сут, ПЯ повышало выводимость, чего не наблюдали при 4-суточном хранении (61). На первую группу яиц благоприятнее влияло 6-часовое прогревание, на вторую — 12-часовое.

Результативность ПЯ зависит от возраста несушек. В свежих яйцах перепелок, которые обработали однократно (8 ч, 37,5 °С) и в течение хранения ежедневно дважды поворачивали (62), после 5 и 15 сут хранения в партии от 20-недельных несушек выводимость вследствие ПЯ улучшилась на 4,4 %, от 37-недельных — только на 1,4 %, при этом срок хранения не влиял на результаты инкубации. По данным М. Gucbilmez с соавт. (63), лучший результат в партиях яиц от младших несушек (в возрасте 27 и 29 нед) связан с тем, что у большинства эмбрионов еще не развился гипобласт, а ПЯ обеспечивает его образование, обуславливая развитие до стадии, более устойчивой к длительному старению (15).

Обнаружена сезонность эффективности ПЯ. Y. Piestun с соавт. (64) как в зимний, так и летний периоды года применили ПЯ (30,2 °С в течение 12 ч) до закладки яиц на 4- и 9-суточное хранение. Выводимость яиц в контрольной и опытной партиях в первом случае различалась на 10 % (соответственно 84 и 94 %), во втором — лишь на 2 % (85 и 87 %). Во всех вариантах живая масса 35-суточного молодняка обоего пола увеличивалась, в том числе за счет относительной массы грудных мышц.

В эксперименте (65) хранили яйца от 61- и 28-нед кур при 28 °С (1-й вариант) или 18 °С (2-й вариант). В день сбора осуществили ПЯ

(37,8 °С; в 1-м и 2-м варианте соответственно 6,0 и 4,5 ч). В результате по вариантам отмечали изменения соответственно с 11,7 СР до 13,3 СР и с 9,0 СР до 12,6 СР. Вывод цыплят из яиц, хранившихся 12 сут, в 1-м варианте снижался по сравнению с контролем (соответственно 74 и 80 %), тогда как в партиях яиц, хранившихся 3, 5 и 8 сут, негативного влияния ПЯ на анализируемый показатель не зафиксировали. Для яиц, хранившихся 11 сут, во 2-м варианте получили позитивный результат: выводимость в опыте и контроле составила соответственно 86 и 81 %.

Эффект ПЯ в начале хранения может меняться с положительного на отрицательный в зависимости от продолжительности температурного воздействия. Так, у бройлерных кур ПЯ (6 ч, 36,9 °С), примененное к яйцам 4- и 9-суточного хранения, вызывало увеличение массы кишечника у 1-суточных цыплят и не влияло на морфологию слизистой оболочки 12-перстной кишки (66). Однако более длительная обработка (12 ч) оказывала депрессивное действие как на развитие слизистой, так и на живую массу цыплят. У цесарок исследование результативности однократного ПЯ при 37,5 °С в течение 3, 6 или 9 ч до закладки на хранение также выявило преимущество 6-часового воздействия, выразившееся в увеличении выводимости яиц, хранившихся 14 сут (67).

J. Dumond с соавт. (68) осуществили 4-кратное (по 4 ч) ПЯ кур при 37,5 °С с последующим хранением в течение 4 и 21 сут (контроль — интактная партия, хранившаяся 21-сут. ПЯ вызвало увеличение числа жизнеспособных клеток бластодермы. Выводимость составила соответственно 92 и 84 % (в контроле — 71 %), время инкубации — 511 и 504 ч (в контроле 519 ч) (68). У индюков ПЯ при 37,8-38,0 °С по 5 ч на 3-и и 5-е сут при общем сроке хранения 10 сут в сочетании с температурно-влажностным режимом, дифференцированным по периодам инкубации, обеспечило снижение эмбриональной смертности, повышение выводимости, сокращение сроков эмбриогенеза и улучшение результатов выращивания потомства (69).

Таким образом, степень развития эмбрионов к моменту снесения яиц неодинакова как у птицы разных видов, так и в пределах одного вида (4-6), а также у линий сельскохозяйственной птицы, выведенных в результате направленного отбора (7, 8). То же констатировали у зародышей одного и того же генотипа при разном возрасте матерей (10, 11) или в зависимости от очередности в цикле яйцекладки (12). Лучшей лежкостьюобладают яйца с эмбрионами на 12-13 СР (15).

При температуре окружающей среды ниже физиологического нуля в снесенных яйцах не происходит эмбриогенез. Единого мнения о диапазоне температуры, при которой развитие прекращается, нет (10). По одним данным, это 20-21 °С, другим — 25-27 °С, а третьим — 28-29 °С (70). По-видимому, столь значительные колебания вызваны не только факторами, перечисленными выше, но и различиями в термотолерантности генотипов, причем даже при одинаковом направлении продуктивности особей (71). Яйца после снесения надлежит охладить. В противном случае деление клеток бластодермы продолжится, но с увеличением частоты апоптоза, что негативно отразится на устойчивости к хранению. Микроклимат помещения, в котором происходит хранение, целесообразно изменять в зависимости от предполагаемой длительности. Для 1-2 сут хранения яиц от бройлерных кур оптимальны 19 °С и влажность 70 %, при сроке 13-16 сут — 12,5 °С и 90 % (72), для утиных яиц при хранении 1-3 сут оптимальны 15-18 °С, 1-8 сут — 12-15 °С, более 8 сут — 8-12 °С при влажности 78-80 % (73).

Как уж отмечалось, в зависимости от режима хранения запасы во-

ды в содержимом яйца уменьшаются из-за испарения через скорлупу, а воздушная камера становится объемней (23-25, 32), белок и желток подщелачиваются, происходит дезинтеграция овомуцин-лизоцимного комплекса, снижается литическая активность лизоцима, изменяется активность других ферментов, концентрации и соотношения аминокислот, в том числе незаменимых (74), нарушаются свойства подскорлупных оболочек и вителлиновой мембраны (28, 29), происходит обсеменение дейтоплазмы микрофлорой (30, 75), липиды желтка подвергаются перекисному окислению (34). Основные маркеры инкубационной ценности таких яиц — рН белка, индексы белка и желтка, ЧЕХ, высота воздушной камеры (3, 24).

При инкубации старых яиц эмбриогенез и рост выведенных цыплят отстает по сравнению с аналогичными показателями при использовании свежих яиц. У индюков при закладке на инкубацию яиц, хранившихся 5, 10 и 11-15 сут, 8-суточные эмбрионы достигали стадий развития соответственно 28,6; 27,7 и 27,0 (9) при массе 505, 437 и 406 мг (76). Одной из причин, вызывающих уменьшение массы эмбрионов, может быть активация механизмов гибели клеток бластодермы от апоптоза в период хранения (21). В среднем за каждые следующие сутки, прошедшие от откладки яиц до начала инкубации, ее время удлиняется на 1 ч, а выводимость уменьшается на 1 % (77). Физиологическое состояние особей разного срока вывода неодинаково (78). У зародышей в яйцах, подвергавшихся долговременному хранению, в финальный период эмбриогенеза отмечают снижение функции сердечно-сосудистой системы (79), вызванное истощением энергетических резервов организма, о чем свидетельствует активизация глюконеогенеза (47). Эти обстоятельства необходимо принимать во внимание, особенно при размножении высокопродуктивных бройлерных кур, предрасположенных к развитию синдрома асцита из-за присущей им хронической сердечной недостаточности, формирующейся уже в эмбриогенезе (80).

Цыплята, выведенные из хранившихся яиц, в течение 1-й нед активной жизни нуждаются в повышенной температуре среды (52). У такого молодняка иммунокомпетентность снижена (81). Учитывая известную роль лизина в формировании иммунодефицита (82), допустимо предположить, что по крайней мере одной из причин последнего может быть уменьшение содержания этой незаменимой аминокислоты в белке хранящихся яиц (74).

Обращает на себя внимание феномен лучшей результативности инкубации яиц после непродолжительного хранения (3-6 сут) по сравнению со свежими и хранившимися длительно (33, 38, 39). Вероятно, увеличенный вывод из первых вызван тем, что в них (в отличие от вторых) до закладки в инкубаторы успевают произойти процессы, тождественные протекающим в яйцах в течение формирования кладки выводковыми видами, живущими в природных условиях. Одна из особенностей размножения особей указанной группы, к которой относится большинство видов сельскохозяйственной птицы, заключается в том, что в этот период родители большую часть времени проводят вне гнезда. Например, утки, посещают гнездо лишь 1-2 раза в сутки (16). За этот период образуется градиент рН между дорсальной и базальной сторонами бластодермы (40), изменяется активность ферментов, снижается вязкость белка, создаются предпосылки для образования подзародышевой жидкости. При искусственной инкубации свежих яиц такой лаг-период отсутствует и соответствующие физико-химические процессы, обеспечивающие подготовку яиц к эмбриогенезу, не успевают произойти; в то же время этот срок оказывается недостаточным для развития в дейтоплазме изменений, снижающих качество инкубационных яиц, которое имеет место при долгосрочном хранении.

С увеличением возраста несушек лежкость получаемых от них яиц снижается (50, 51). Согласно данным К. Damaziak с соавт. (83), выводимость хранившихся яиц от бройлерных кур 70- и 73-недельного возраста, а также качество получаемых от них цыплят хуже, чем в случае 49- и 52-недельных самок. Яйца от молодых матерей выдерживают более длительное хранение при высокой температуре и низкой влажности, чем снесенные несушками в конце продуктивного периода (84). Эмбрионы в хранившихся яйцах, снесенных самками разного возраста, различаются между собой по чувствительности к колебаниям температуры окружающей среды. Установлено значительное изменение генеза зародышей в яйцах от стареющих кур-матерей из-за флуктуации температуры воздуха (85). Авторы имитировали открывание двери склада, где находились яйца, заложенные на 7-суточное хранение (на предприятиях это обычно происходит в 09⁰⁰, 13⁰⁰ и 17⁰⁰ для планового движения партий яиц), вызывая колебание температуры в диапазоне 18-21 °С в течение 40 мин. В результате обнаружили уменьшение ранней эмбриональной смертности в потомстве 27-недельных кур и, наоборот, ее увеличение у потомков 50-недельных несушек по сравнению с показателями в партиях яиц, хранившихся при постоянной температуре.

Скорость роста особей современных генотипов птицы, выведенных посредством направленного отбора по признакам продуктивности, варьирует, в том числе на этапе раннего эмбриогенеза. Индюшки линии L⁺, которых отбирали на увеличение прироста живой массы, несут яйца с менее развитыми эмбрионами, чем самки линии L⁻ (7). Известно, что эмбрионы, не достигшие стадии гастролы, менее устойчивы к хранению (14). Этим доказывается необходимость индивидуализации режимов как хранения, так и ПЯ практически для каждого кросса. В частности, при изучении влияния генотипа, возраста матерей и продолжительности хранения на кондиции яиц (86) установлено большее значение ЧЕХ у хранящихся яиц от кросса кур Hy-Line Brown («Hy-Line International», США) с коричневой скорлупой по сравнению с этим показателем в яйцах от кросса Vovan Brown («Hendrix Genetics», Нидерланды) со скорлупой той же окраски и кроссов DeKalb White («Decalb Poultry Research», США) и Hy-Line W36 с белой скорлупой. Зафиксированы также различия в содержании сухих веществ в дейтоплазме, эластичности вителлиновой мембраны и ее устойчивости к деформации.

Учитывая разную потребность промышленного птицеводства в самцах и самках, заслуживают внимания данные о смещении вторичного полового соотношения относительно стандартного (1:1) при разных режимах хранения яиц (42, 43), тем более что установлен сдвиг этого соотношения, вызванный действием определенного температурного режима при инкубации яиц, фиксируемый на генетическом уровне и передаваемый следующему поколению (87).

Эффект ПЯ как один из наиболее эффективных способов профилактики снижения качества яиц в результате хранения (61-69) апробирован на основных видах сельскохозяйственной птицы. ПЯ при температуре 37,5 °С следует проводить через несколько суток после снесения, повторяя процедуру с интервалами 6-7 сут, при этом суммарное время ПЯ не должно превышать 15 ч при температуре выше 32 °С (88). Отметим, что тепловые воздействия на яйцо применяются не только в процессе предынкубационного хранения (в форме ПЯ), но также в период инкубации посредством периодических изменений температурного режима с целью тренинга гипоталамо-гипофизарно-кортикоадреналовой системы эмбрионов для стимулирования адаптационных возможностей организма (89-93). Эти два способа основаны на применении термоконтрастных воздействий, кото-

рые подобны колебаниям температуры, имеющим место в естественных условиях и в процессе кладки яиц, и при насиживании. ПЯ при хранении, как и тепловой тренинг в процессе искусственной инкубации, позволяют оптимизировать технологию размножения сельскохозяйственных видов, имитируя процессы, происходящие при размножении птиц в природной среде обитания. При этом следует помнить о неодинаковых требованиях современных высокопродуктивных генотипов птицы к условиям окружающей среды. Например, развивающиеся эмбрионы бройлерного кросса кур Ross 708 («Aviagen», Великобритания) более чувствительны к температурному режиму, чем зародыши другого бройлерного кросса Ross 308 (94).

Итак, при хранении яиц происходят изменения физико-химических свойств дейтоплазмы, вителлиновой мембраны и подскорлупных оболочек, снижается эффективность системы защиты от микрофлоры, результативность инкубации, ухудшаются кондиции получаемого молодняка. Замедлено развитие эмбрионов и рост цыплят, выведенных из таких яиц. Разработаны способы оценки качества хранившихся яиц. С целью компенсации снижения качества инкубационных яиц целесообразно прогревать их в процессе хранения.

*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
14 мая 2019 года*

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2019, V. 54, № 4, pp. 667-680

REPRODUCTIVE FUNCTION IN HYBRID POULTRY. V. THE EFFECT OF EGG STORAGE PRIOR TO INCUBATION (review)

Yu.I. Zabudskii

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

ORCID:

Zabudskii Yu.I. orcid.org/0000-0003-1195-0266

The author declares no conflict of interests

Received May 14, 2019

doi: 10.15389/agrobiol.2019.4.667eng

Abstract

Storage of eggs causes the death of the blastoderm cells, including necrosis and apoptosis (S. Bloom et al., 1998). Depending on the storage conditions (duration, temperature, and air humidity), the physicochemical parameters of egg ingredients vary. Water and CO₂ move through the shell, leading to an increase in pH of the albumen and yolk, which changes the activity of enzymes, reduces bactericidal properties of albumen and yolk. Violation of amino acid composition and ratio is characteristic of the yolk, and lipid peroxidation is developing (M.N. Argunov et al., 2015). Destruction and increased permeability of the vitelline membrane and the internal eggshell membranes occur. The secondary sexual ratio shifts (M. McDonald, 1960; M. Tagirov, 2010; M. Boerjan, 2016). The efficiency of egg incubation decreases as well as chick yield (G. Fasenko, 1992; V. Christensen et al., 2001; K. Tona et al., 2003; P. Hristakieva, 2011; D. Terčič et al., 2016). Immunocompetence of chickens hatched from stored eggs lowers (M. Goliomytis et al., 2015). These hatchlings need elevated temperature of environment during the first weeks of life (S. Yalcin et al., 2014). Haugh units, albumen and yolk indexes, albumen pH, etc., being indicators of the stored egg quality (P. Tsarenko, 2015), vary depending on genotype, age and feeding, the stress of the parents, and the season. Each next day of storage following 2 days post egg laying needs an additional one-hour incubation period for compensation. The degree of embryo development in the freshly laid eggs is not the same in different bird species. The stage of embryogenesis depends on age, mother's type of use (for eggs, for meat, or for dual use), and the order of the egg in the cycle of egg laying. Eggs with embryos which reach the gastrula stage are less sensitive to storage (I. Reijrink et al., 2008). Reduced hatching can be partially leveled by different methods, including heating during storage which provides development to the specified stage of embryogenesis (I. Kosin, 1956; M. Petek et al., 2004; Y. Piestun et al., 2013; D. Nicholson

et al., 2013; L. Dyadichkina et al., 2016). Their positive effect is limited by the egg quality, modes of storage and heating (temperature, frequency and duration of exposure), as well as incubation.

Keywords: poultry, egg hatching, storage, ontogenesis, quality assessment methods, preventive methods.

REFERENCES

1. Fasenko G.M. Egg storage and the embryo. *Poultry Science*, 2007, 86(5): 1020-1024 (doi: 10.1093/ps/86.5.1020).
2. Tona K., Malheiros R.D., Bamelis F., Careghi C., Bruggeman V., Moraes V.M., Onagbesan O., Decuyper E. Effects of storage time on incubating egg gas pressure, thyroid hormones and corticosterone levels in embryos, and their hatching parameters. *Poultry Science*, 2003, 82(5): 840-845 (doi: 10.1093/ps/82.5.840).
3. Tsarenko P.P. *Pritsevodstvo*, 2010, 4: 45-47 (in Russ.).
4. Eyal-Giladi H., Kochav S. From cleavage to primitive streak formation: a complementary normal table and a new look at the first stages of development of the chick. I. General morphology. *Developmental Biology*, 1976, 49(2): 321-337 (doi: 10.1016/0012-1606(76)90178-0).
5. Bakst M.R., Gupta S.K., Akuffo V. Comparative development of the turkey and chicken embryo from cleavage through hypoblast formation. *Poultry Science*, 1997, 76(1): 83-90 (doi: 10.1093/ps/76.1.83).
6. Sellier N., Brillard J.-P., Dupuy V., Bakst M.R. Comparative staging of embryo development in chicken, turkey, duck, goose, guinea fowl, and Japanese quail assessed from five hours after fertilization through seventy-two hours of incubation. *Journal of Applied Poultry Research*, 2006, 15(2): 219-228 (doi: 10.1093/japr/15.2.219).
7. Arora K.L., Kosin I.L. Changes in the gross morphological appearance of chicken and turkey blastoderms during preincubation storage. *Poultry Science*. 1966, 45(4): 819-825 (doi: 10.3382/ps.0450819).
8. Bakst M.R., Akuffo V., Nicholson D., French N. Comparison of blastoderm traits from 2 lines of broilers before and after egg storage and incubation. *Poultry Science*, 2012, 91(10): 2645-2648 (doi: 10.3382/ps.2011-02118).
9. Hamburger V., Hamilton H.L. A series of normal stages in the development of the chick embryo. *Journal of Morphology*, 1951, 88(1): 49-92 (doi: 10.1002/jmor.1050880104).
10. Meijerhof R. Pre-incubation holding of hatching eggs. *World's Poultry Science Journal*, 1992, 48(1): 57-68 (doi: 10.1079/WPS19920006).
11. Pokhrel N., Ben-Tal Cohen E., Genin O., Sela-Donenfeld D., Cinnamon Y. Cellular and morphological characterization of blastoderms from freshly laid broiler eggs. *Poultry Science*, 2017, 96(12): 4399-4408 (doi: 10.3382/ps/pex242).
12. Fasenko G.M., Hardin R.T., Robinson F.E., Wilson J.L. Relationship of hen age and egg sequence position with fertility, hatchability, viability, and preincubation embryonic development in broiler breeders. *Poultry Science*, 1992, 71(8): 1374-1383 (doi: 10.3382/ps.0711374).
13. Steinke L. Keimscheibeuntersuchungen an hühnereiern unter besonderer berücksichtigung des entwicklungsstandes. *Archiv für Geflügelkunde*, 1972, 36(1): 5-10.
14. Reijrink I.A.M., Meijerhof R., Kemp B., van Den Brand H. The chicken embryo and its micro environment during egg storage and early incubation. *World's Poultry Science Journal*, 2008, 64(4): 581-598 (doi: 10.1017/S0043933908000214).
15. Fasenko G.M., Robinson F.E., Whelan A.I., Kremeniuk K.M., Walker J.A. Prestorage incubation of long-term stored broiler breeder eggs. I. Effects on hatchability. *Poultry Science*, 2001, 80(10): 1406-1411 (doi: 10.1093/ps/80.10.1406).
16. Bolotnikov A.M., Shurakov A.I., Kamenskii Yu.N., Dobrinskii L.N. *Ekologiya rannego ontogeneza ptits* [Ecology of early ontogenesis in birds]. Sverdlovsk, 1985 (in Russ.).
17. Fasenko G.M., Robinson F.E., Hardin R.T. Research note: variability in preincubation embryonic development in domestic fowl. 2. Effect of duration of egg storage period. *Poultry Science*, 1992, 71(12): 2129-2132 (doi: 10.3382/ps.0712129).
18. Fasenko G.M., Wilson J.L., Robinson F.E., Hardin R.T. Effects of length of egg nest holding time and high environmental temperatures on pre-storage embryonic development, survival, and hatchability of broiler breeders. *Journal of Applied Poultry Research*, 1999, 8(4): 488-492 (doi: 10.1093/japr/8.4.488).
19. Bakst M.R., Akuffo V. Impact of egg storage on embryonic development. *Avian and Poultry Biology Reviews*, 2002, 13(7): 125-131 (doi: 10.3184/147020602783698520).
20. Bloom S.E., Muscarella D.E., Lee M.Y., Rachlinski M. Cell death in the avian blastoderm: resistance to stress-induced apoptosis and expression of anti-apoptotic genes. *Cell Death and Differentiation*, 1998, 5(6): 529-538 (doi: 10.1038/sj.cdd.4400381).
21. Hamidu J.A., Uddin Z., Li M., Fasenko G.M., Guan L.L., Barreda D.R. Broiler egg storage induces cell death and influences embryo quality. *Poultry Science*, 2011, 90(8): 1749-1757 (doi: 10.3382/ps.2011-0136).

22. Dyadichkina L.F., Pozdnyakova N.S., Melekhina T.A., Goldin Yu.S., Yukhacheva N.A., Minakhina V.A. *Ptitsa i ptitseprodukty*, 2017, 2: 60-62 (in Russ.).
23. Hristakieva P., Lalev M., Oblakova M., Mincheva N., Ivanova I. Effect of storage duration on the quality of hatching turkey eggs. *Archiva Zootechnica*, 2011, 14(3): 57-65.
24. Tsarenko P.P., Kuleshova L.A. *Izvestiya Sankt-Peterburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2015, 40: 112-117 (in Russ.).
25. Tsarenko P.P., Vasil'eva L.T. *Ptitsevodstvo*, 2016, 11: 29-34 (in Russ.).
26. Belitz H.-D., Grosch W., Schieberle P. Eggs. In: *Food chemistry*. Springer, Berlin, Heidelberg, 2009: 546-562 (doi: 10.1007/978-3-540-69934-7_12).
27. Baron F., Nau F., Guerin-Dubiard C., Bonnassie S., Gautier M., Andrews S.C., Jan S. Egg white versus *Salmonella Enteritidis*: A harsh medium meets a resilient pathogen. *Food Microbiology*, 2016, 53(B): 82-93 (doi: 10.1016/j.fm.2015.09.009).
28. Mori M., Masuda N. Proteins of the vitelline membrane of quail (*Coturnix coturnix japonica*) eggs. *Poultry Science*, 1993, 72(8): 1566-1572 (doi: 10.3382/ps.0721566).
29. Brake J., Walsh T.J., Benton C.E., Jr., Petite J.N., Meijerhof R., Penalva G. Egg handling and storage. *Poultry Science*, 1997, 76(1): 144-151 (doi: 10.1093/ps/76.1.144).
30. Chen J., Thesmar S.H., Kerr W.L. Outgrowth of *Salmonellae* and the physical property of albumen and vitelline membrane as influenced by egg storage conditions. *Journal of Food Protection*, 2005, 68(12): 2553-2558 (doi: 10.4315/0362-028X-68.12.2553).
31. Demirel Ş., Kırıkçı K. Effect of different egg storage times on some egg quality characteristics and hatchability of pheasants (*Phasianus colchicus*). *Poultry Science*, 2009, 88(2): 440-444 (doi: 10.3382/ps.2008-00131).
32. Samli H.E., Ağa A., Senkoylu N. Effects of storage time and temperature on egg quality in old laying hens. *Journal of Applied Poultry Research*, 2005, 14(3): 548-553 (doi: 10.1093/japr/14.3.548).
33. Christensen V. Factors associated with early embryonic mortality. *Worlds Poultry Science Journal*, 2001, 57(4): 359-372 (doi: 10.1079/WPS20010025).
34. Argunov M.N., Stepanov V.A., Petunina K.V. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2015, 4(47/2): 66-75 (in Russ.).
35. Mather C.M., Laughlin K.F. Storage of hatching eggs: The effect on early embryonic development. *British Poultry Science*, 1977, 18(5): 597-603 (doi: 10.1080/00071667708416408).
36. Yalcin S., Gursel I., Bilgen G., Izzetoglu G.T., Horuluoglu B.H., Gucluer G. Egg storage duration and hatch window affect gene expression of nutrient transporters and intestine morphological parameters of early hatched broiler chicks. *Animal*, 2015, 1: 1-7 (doi: 10.1017/S175173111500261X).
37. Tona K., Bamelis F., De Ketelaere B., Bruggeman V., Moraes V.M.B., Buysse J., Onagbesan O., Decuypere E. Effects of egg storage time on spread of hatch, chick quality, and chick juvenile growth. *Poultry Science*, 2003, 82(5): 736-774 (doi: 10.1093/ps/82.5.736).
38. Petek M., Baspınar H., Ogan M., Balci F. Effects of egg weight and length of storage period on hatchability and subsequent laying performance of quail. *Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences*, 2005, 29(2): 537-542.
39. Terčič D., Pestotnik M. Effects of flock age, prestorage heating of eggs, egg position during storage and storage duration on hatchability parameters in layer parent stock. *Acta argiculturae Slovenica*, 2016, 5: 138-142.
40. Stern C.D. The sub-embryonic fluid of the egg of the domestic fowl and its relationship to the early development of the embryo. In: *Avian incubation*. S.G. Tullett (ed.). Butterworth-Heinemann, London, 1991: 81-90.
41. McDonald M.W. Effect of temperature of storage and age of fowl eggs on hatchability and sex ratio, growth, and viability of the chickens. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1960, 11(4): 664-672 (doi: 10.1071/AR9600664).
42. Tagirov M.T. *Biotechnologia*, 2010, 3(3): 84-91 (in Russ.).
43. Boerjan M. *Pre-storage incubation and SPIDES: New procedures in hatching egg storage*. Pas Reform, 2014. Available <https://www.pasreform.com/en/knowledge/25/pre-storage-incubation-and-spides-new-procedures-in-hatching-egg-storage>. Accessed 24.07.2019.
44. Silversides F.G., Scott T.A. Effect of storage and layer age on quality of eggs from two lines of hens. *Poultry Science*, 2001, 80(8): 1240-1245 (doi: 10.1093/ps/80.8.1240).
45. Bagliacca M., Paci G., Marzoni M. Effect of egg weight categories, storage time and storage temperature on incubation length in duck eggs (*Cairina moschata* L. and *Anas platyrhynchos domestica* L.). *The Journal of Poultry Science*, 2005, 42(3): 205-214 (doi: 10.2141/jpsa.42.205).
46. Romao J.M., Moraes T.G.V., Teixeira R.S.C., Cardoso W.M., Buxade C.C. Effect of egg storage length on hatchability and weight loss in incubation of egg and meat type Japanese quails. *Brazilian Journal of Poultry Science*, 2008, 10(3): 143-147 (doi: 10.1590/S1516-635X2008000300001).
47. Christensen V.L., Wineland M.J., Fassenko G.M., Donaldson W.E. Egg storage effects on plasma glucose and supply and demand tissue glycogen concentrations of broiler embryos. *Poultry Science*, 2001, 80(12): 1729-1735 (doi: 10.1093/ps/80.12.1729).
48. Jones D.R., Curtis P.A., Anderson K.E., Jones F.T. Microbial contamination in inoculated shell eggs: II. Effects of layer strain and egg storage. *Poultry Science*, 2004, 83(1): 95-100 (doi: 10.1093/ps/83.1.95).

49. Lapro C., Gama L.T., Chaveiro Soares M. Effects of broiler breeder age and length of egg storage on albumen characteristics and hatchability. *Poultry Science*, 1999, 78(5): 640-645 (doi: 10.1093/ps/78.5.640).
50. Tona K., Onagbesan O., De Ketelaere D., Decuypere E., Bruggeman V. Effects of age of broiler breeders and egg storage on egg quality, hatchability, chick quality, chick weight, and chick posthatch growth to forty-two days. *Journal of Applied Poultry Research*, 2004, 13(1): 10-18 (doi: 10.1093/japr/13.1.10).
51. Shim M.Y., Pesti G.M., Bakalli R.I., Edwards H.M. Jr. The effect of breeder age and egg storage time on phosphorus utilization by broiler progeny fed a phosphorus deficiency diet with 1-OH vitamin D₃. *Poultry Science*, 2008, 87(6): 1138-1145 (doi: 10.3382/ps.2007-00378).
52. Yalcin S., Bilgen G., Gursel I. Effect of egg storage duration on brooding temperature requirements of broilers. *Proc. XIVth European Poultry Conference. Stavanger, Norway, June 23-27, 2014*. Stavanger, 2014: 608.
53. Tona K., Bamelis F., De Ketelaere B., Bruggeman V., Decuypere E. Effect of induced molting on albumen quality, hatchability, and chick body weight from broiler breeders. *Poultry Science*, 2002, 81(3): 327-332 (doi: 10.1093/ps/81.3.327).
54. Krivopishin I.P. *Ozon v promyshlennom ptitsevodstve* [Ozone in industrial poultry farming]. Moscow, 1988 (in Russ.).
55. Reijrink I.A.M., van Duijvendijk L.A.G., Meijerhof R., Kemp B., van den Brand H. Influence of air composition during egg storage on egg characteristics, embryonic development, hatchability, and chick quality. *Poultry Science*, 2010, 89(9): 1992-2000 (doi: 10.3382/ps.2009-00610).
56. Elibol O., Brake J. Effect of egg position during three and fourteen days of storage and turning frequency during subsequent incubation on hatchability of broiler hatching eggs. *Poultry Science*, 2008, 87(6): 1237-1241 (doi: 10.3382/ps.2007-00469).
57. Popova L.A., Komarhev A.S. *Ptitsevodstvo*, 2014, 2: 10-13 (in Russ.).
58. Akpinar G., Canogullari S., Baylan M., Alasahan S., Aygun A. The use of propolis extract for the storage of quail eggs. *Journal Applied Poultry Research*, 2015, 24(4): 427-435 (doi: 10.3382/japr/pfv043).
59. Kosin I.L. Studies on pre-incubation warming of chicken and turkey eggs. *Poultry Science*, 1956, 35(6): 1384-1392 (doi: 10.3382/ps.0351384).
60. Coleman J.W., Siegel P.B. Selection for body weight at eight weeks of age: 5. Embryonic stage at oviposition and its relationship to hatchability. *Poultry Science*, 1966, 45(5): 1008-1011 (doi: 10.3382/ps.0451008).
61. Fassenko G.M., Christensen V.L., Wineland M.J., Petitte J.N. Examining the effects of pre-storage incubation of turkey breeder eggs on embryonic development and hatchability of eggs stored for four or fourteen days. *Poultry Science*, 2001, 80(2): 132-138 (doi: 10.1093/ps/80.2.132).
62. Petek M., Dikmen S. The effects of pre-storage incubation of quail breeder eggs on hatchability and subsequent growth performance of progeny. *Animal Research*, 2004, 53(6): 527-534 (doi: 10.1051/animres:2004035).
63. Gucbilmez M., Ozlu S., Shiranjang R., Elibol O., Brake J. Effects of pre-incubation heating of broiler hatching eggs during storage, flock age, and length of storage period on hatchability. *Poultry Science*, 2013, 92(12): 3310-3313 (doi: 10.3382/ps.2013-03133).
64. Piestun Y., Druyun S., Brake J., Yahav S. Thermal treatments prior to and during the beginning of incubation affect phenotypic characteristics of broiler chickens post hatching. *Poultry Science*, 2013, 92(4): 882-889 (doi: 10.3382/ps.2012-02568).
65. Silva F.H.A., De Faria D.E., Torres K.A.A., De Faria Filho D.E., Coelho A.A.D., Savino V.J.M. Influence of egg pre-storage heating period and storage length on the digestive tract of newly-hatched broiler chicks. *Brazilian Journal of Poultry Science*, 2008, 10(1): 17-22 (doi: 10.1590/S1516-635X2008000100004).
66. Kgwatalala P.M., Faki O., Nsoso S.J. Influence of pre-storage incubation on the hatchability of guinea fowl eggs stored for fourteen days. *Journal of Animal Science Advances*, 2013, 3(6): 304-309 (doi: 10.5455/jasa.20130627052724).
67. Reijrink I.A.M., Meijerhof R., Kemp B., Graat E.A.M., van Den Brand H. Influence of pre storage incubation on embryonic development, hatchability, and chick quality. *Poultry Science*, 2009, 88(12): 2649-2660 (doi: 10.3382/ps.2008-00523).
68. Dymond J., Vinyard B., Nicholson A.D., French N.A., Bakst M.R. Short periods of incubation during egg storage increase hatchability and chick quality in long-stored broiler eggs. *Poultry Science*, 2013, 92(11): 2977-2987 (doi: 10.3382/ps.2012-02816).
69. Dyadichkina L.F., Pozdnyakova N.S., Melekhina T.A., Goldin Yu.S., Kolomeitsev V.A., Mina-khina V.A., Yuchacheva N.A. *Ptitsevodstvo*, 2016, 9: 2-6 (in Russ.).
70. Decuypere E., Michels H. Incubation temperature as a management tool: a review. *World's Poultry Science Journal*, 1992, 48(1): 28-38 (doi: 10.1079/WPS19920004).
71. 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.).
72. *Rukovodstvo po inkubatsii Hubbard Balt Iza*, 2013. Available

- http://www.isabalt.com/uploads/technical/2016/11/04/rukovodstvo-po-inkubatsii.pdf). No date.
73. Fisinin V.I., Dyadichkina L.F., Goldin Yu.S. et al. *Tekhnologiya inkubatsii yaits sel'skokhozyaistvennoi ptitsy: metodicheskie nastaveniya* [The technology of poultry eggs incubation: instructions]. Sergiev Posad, 2011 (in Russ.).
 74. Sarkisyan S., Abramyan V., Mkhchyan E. *Ptitsevodstvo*, 2009, 4: 39-40 (in Russ.).
 75. Gast R.K., Holt P.S. Influence of the level and location of contamination on the multiplication of *Salmonella enteritidis* at different storage temperatures in experimentally inoculated eggs. *Poultry Science*, 2000, 79(4): 559-563 (doi: 10.1093/ps/79.4.559).
 76. Bakst M.R., Welch G.R., Camp M.J. Observations of turkey eggs stored up to 27 days and incubated for 8 days: embryo developmental stage and weight differences and the differentiation of fertilized from unfertilized germinal discs. *Poultry Science*, 2016, 95 (5): 1165-1172 (doi: 10.3382/ps/pew010).
 77. Mailyan E. *Agrorynok*, 2009, 5: 16-18 (in Russ.).
 78. Grikhina N.V., Galkina Yu.Yu. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Problemy i perspektivy razvitiya nauki i obrazovaniya» (Kishinev, 06 iyunya 2017 goda)* [Proc. Int. Conf. «Problems and prospects for the development of science and education» (Kishinev, June 06, 2017)]. Kishinev, 2017: 62-66 (in Russ.).
 79. Haque M.A., Pearson J.T., Hou P.-D.L., Tazawa H. Effects of pre-incubating egg storage on embryonic functions and growth. *Respiration Physiology*, 1996, 103(1): 89-98 (doi: 10.1016/0034-5687(95)00062-3).
 80. Zabudskii Yu.I. Reproductive function in hybrid poultry. III. An impact of breeder flock age (review). *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2015, 50(4): 444-457 (doi: 10.15389/agrobiology.2015.4.444eng).
 81. Goliomytis M., Tsioupzian T., Hager-Theodorides A.L. Effects of egg storage on hatchability, chick quality, performance and immunocompetence parameters of broiler chickens. *Poultry Science*, 2015, 94(9): 2257-2265 (doi: 10.3382/ps/pev200).
 82. Chen C., Sander J.E., Dale N.M. The effect of dietary lysine deficiency on the immune response to Newcastle disease vaccination in chickens. *Avian Diseases*, 2003, 47(4): 1346-1351 (doi: 10.1637/7008).
 83. Damaziak K., Pawęska M., Gozdowski D., Niemiec J. Short periods of incubation, egg turning during storage and broiler breeder hens age for early development of embryos, hatching results, chicks quality and juvenile growth. *Poultry Science*, 2018, 97(9): 3264-3276 (doi: 10.3382/ps/pey163).
 84. Rocha J.S.R., Baiao N.C., Barbosa V.M., Pompeu M.A., Fernabdes M.N.S., Lara L.J.C., Matias C.F.O., Batista J.V.M.S.P. Negative effects of fertile storage on the egg and the embryo and suggested hatchery management to minimize such problems. *World's Poultry Science Journal*, 2013, 69(1): 35-44 (doi: 10.1017/S0043933913000044).
 85. Özlü S., Elibol O., Brake J. Effect of storage temperature fluctuation on embryonic development and mortality, and hatchability of broiler hatching eggs. *Poultry Science*, 2018, 97(11): 3878-3883 (doi: 10.3382/ps/pey253).
 86. Jones D.R.D., Karcher M., Regmi P., Robison C.O., Gast R.K. Hen genetic strain and extended cold storage influence on physical egg quality from cage-free aviary housing system. *Poultry Science*, 2018, 97(7): 2347-2355 (doi: 10.3382/ps/pex052).
 87. Yilmaz A., Tepeli C., Garip M., Caglayan T. The effects of incubation temperature on the sex of Japanese quail chicks. *Poultry Science*, 2011, 90(10): 2402-2406 (doi: 10.3382/ps.2011-01471).
 88. Nicholson D., French N., Tullett S., van Lierde E., Jun G. Short periods of incubation during egg storage — SPIDES. *Lohmann Information*, 2013, 48(2): 51-61.
 89. Zabudskii Yu.I. Povyshenie adaptatsii broilerov k intensivnoi tekhnologii otkorma posredstvom okhlazhdeniya inkubiruemykh yaits s progressivno uvelichivayushcheiya ekspozitsiei. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 1993, 28(4): 69-74 (in Russ.).
 90. Zabudskii Yu.I., Shuvalova M.V. *Materialy XVII Mezhdunaronoi konferentsii Vsemirnoi nauchnoi assotsiatsii po pitsevodstvu (15-17 maya 2012 goda, Sergiev Posad)* [Proc. XVII Int. Conf. of the World's Poultry Science Association (May 15-17, 2012, Sergiev Posad)]. Sergiev Posad, 2012: 240-242 (in Russ.).
 91. 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, 47(4): 14-21 (doi: 10.15389/agrobiology.2012.4.14rus) (in Russ.).
 92. Artemov A.D. *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh*, 2014, 1: 5-20 (in Russ.).
 93. Zhuchkova N.A. *Vestnik Orlovskogo GAU*, 2017, 1(64): 81-85 (doi: 10.15217/48484) (in Russ.).
 94. Hamidu J.A., Torres C.A., Johnson-Dahl M.L., Korver D.R. Physiological response of broiler embryos to different incubator temperature profiles and maternal flock age during incubation. I. Embryonic metabolism and day-old chick quality. *Poultry Science*, 2018, 97 (8): 2934-2946 (doi: 10.3382/ps/pey089).