



Нейрогуморальная регуляция, морфологические и экстерьерные стадии развития репродуктивной системы мясных кур в процессе пубертата (обзор)

Лидия Ивановна Малахеева, Алексей Сергеевич Комарчев, Егор Игоревич Куликов

ФГБНУ Федеральный научный центр «Всероссийский научно-исследовательский и технологический институт птицеводства» Российской академии наук (ФНЦ «ВНИТИП» РАН)

Аннотация: В данной статье продолжается описание гистологических и морфологических трансформаций органов репродуктивной системы у кур мясного направления продуктивности, вызванных изменениями нейрогуморальной регуляции в препубертатный и пубертатный периоды ее развития. Обсуждаются механизмы активации гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси у кур и петухов и ее воздействия на морфофункциональное состояние репродуктивных органов при половом созревании.

Ключевые слова: мясные куры, родительское стадо, физиология, воспроизводство, плодовитость, гормональный статус, морфология репродуктивных органов.

Для цитирования: Малахеева, Л.И. Нейрогуморальная регуляция, морфологические и экстерьерные стадии развития репродуктивной системы мясных кур в процессе пубертата (обзор) / Л.И. Малахеева, А.С. Комарчев, Е.И. Куликов // Птицеводство. – 2023. – №3. – С. 34-40.

doi: 10.33845/0033-3239-2023-72-3-34-40

Введение. В предыдущем обзоре [1] были отражены изменения, происходящие в органах репродуктивной системы кур мясного направления продуктивности под влиянием гормонального статуса на стадии медленного роста. Развитие внутренних органов и систем провоцирует запуск процессов, стимулирующих активное половое созревание птицы. Одним из малоизученных и спорных вопросов на данном этапе остается роль нейропептидов и нейромедиаторов в активизации гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси.

Стадия 2, период 1. В первом периоде второй стадии полового созревания, часто называемым «препубертатным» или первой фазой пубертатного периода, происходят значительные изменения в центральной нервной (ЦНС) и гипоталамо-гипофизарной системах, активация гонад и надпо-

чечников, что ведет к изменению поведенческих реакций и предвещает появление вторичных половых признаков. Импульсы от рецепторов внутренних органов и тканей, несущие информацию о степени их развития и функциональном состоянии, поступают в ЦНС, где происходит анализ полученных данных, и, как предполагается, приводят к активизации гипоталамо-гипофизарно-гонадной оси (ГГГО). Сроки второго этапа полового созревания сильно варьируют в зависимости от породных и индивидуальных особенностей, условий кормления и выращивания птицы [2-4]. Так, было показано, что при высокой концентрации кортикостерона в яичнике, которая может быть следствием острого и хронического стресса, уменьшается экспрессия рецепторов лютеинизирующего гормона (ЛГ) и за-

держивается начало яйцекладки, т.е. половое созревание [5,6]. При оптимальных условиях выращивания данный этап у кур мясного направления продуктивности начинается в возрасте 7-10 недель и продолжается 4-6 недель.

В результате активизации ГГГО повышается синтез куриных гонадотропин-рилизинг гормонов (кГНРГ), обуславливающих изменения поведения птицы и стимулирующих высвобождение ЛГ и фолликулостимулирующего гормона (ФСГ) аденогипофизом при активном участии ионов кальция. Гонадотропные гормоны передней доли гипофиза регулируют выработку стероидных гормонов, действующих по типу обратной связи на гипоталамус [7]. Было доказано существование у птиц двух типов ГНРГ [8], на высвобождение которых значительную роль оказывает световой раздражитель. Поэтому



в условиях недостаточной световой защиты корпусов ремонтного молодняка часто наблюдаются ранние проявления препубертатного периода. Куриный ГнРГ первого типа (кГнРГ-I), обнаруживающийся преимущественно в преоптической области и аксонах септальных ядер гипоталамуса, заканчивающихся на срединном возвышении, является аналогом подобного гормона у млекопитающих и играет основную роль в высвобождении гонадотропинов [9,10]. Считается, что кГнРГ-II играет более важную роль, чем кГнРГ-I, в высвобождении ЛГ *in vitro*, несмотря на то, что последний считается первичным. При этом *in vivo* существенных отличий в контроле синтеза ЛГ между двумя типами кГнРГ не обнаружено [11]. Имеются сведения, что кГнРГ-II играет определенную роль в уходе и поведении при спаривании, при этом его роль в регуляции выделения гонадотропинов аденогипофизом незначительна [12].

Высвобождение кГнРГ регулируется нейропептидами, к которым относятся вазоактивный кишечный полипептид (VIP), нейропептид Y (NPY), субстанция P и опиоидные пептиды; нейропептидами (например, норадреналин, дофамин); моноaminaми и пептидным гормоном грелином, синтезируемым эндокринными клетками желудочно-кишечного тракта (ЖКТ). Нейропептид VIP, концентрация которого значительно повышается после световой стимуляции, активизирует секрецию пролактина из гипофиза, который, в свою очередь, обуславливает инстинкт «насиживания» [13]. Известно, что NPY оказывает влияние на высвобождение кГнРГ из срединного возвышения [14]. Также NPY, наряду с лептином, имеет решающее значение для контроля потребления корма птицей

и, возможно, отвечает за чувство насыщения, обуславливает репродуктивную активность и сроки полового созревания [15]. Ряд ученых отмечают положительную роль грелина в секреции ЛГ и повышение экспрессии рецепторов грелина в гипоталамусе, яичниках и клетках Лейдига при половом созревании кур [16]. Близлежащие нейроны, выделяющие нейропептиды, например, вазотоцин, также могут определять сексуальное поведение птиц, как и кГнРГ. Ингибирующим действием на выработку кГнРГ-I обладают опиоидные пептиды. Таким образом, нейропептиды, наряду со стероидами и пролактином, оказывают значительное влияние на появление брачного поведения и элементов ухаживания у птицы в период полового созревания.

Высвобождение ЛГ и ФСГ разными участками аденогипофиза предполагает, что их секреция может находиться под действием различных регуляторных механизмов [17]. У самцов ЛГ стимулирует выработку половых гормонов (андростендиона и тестостерона) клетками Лейдига [12], в то время как основная роль ФСГ заключается в стимуляции сперматогенеза путем воздействия на клетки Сертоли, особенно в присутствии тестостерона [18]. У кур ФСГ, в основном, стимулирует рост и созревание фолликулов за счет дифференцировки гранулезных клеток, а ЛГ оказывает значительное влияние на выработку эстрогенов в яичниках в препубертатный период. Таким образом, под действием гонадотропных гормонов в органах репродукции начинает активизироваться и синтез половых гормонов, хотя в данном периоде их роль не столь значима.

До данного периода развитие яичных фолликулов регулировалось аутокринным и паракринным

путями, без активного участия гонадотропных гормонов. Морфогенетические костные белки типа BMP4 и BMP7 повышают чувствительность клеток гранулезного слоя к действию ФСГ [19], но при высокой концентрации последнего, наоборот, ингибируют его действие. К этому моменту экспрессия рецепторов антимюллерова гормона (АМГ) практически не идентифицируется, и роль АМГ в дальнейшем ограничивается только участием в отборе фолликулов для овуляции. Связываясь с клеточными рецепторами гранулезных клеток, ФСГ стимулирует развитие кровеносных сосудов в соединительнотканном слое теки и отложение фосфолипидов, липопротеинов и фосфопротеинов, поступающих с кровотоком из печени, в цитоплазму яйцеклетки.

Гистологически в данный период можно наблюдать истончение покровного эпителия яичника, увеличение коркового слоя за счет снижения количества примордиальных фолликулов и увеличения преантральных (реже антральных) фолликулов, имеющих большие размеры. В цитоплазме ооцита начинают откладываться компоненты так называемого темного желтка, имеющего меньший процент воды и минеральных веществ и более высокую плотность, в результате чего формируется шейка латеры с ядром Пандера, что позволяет удерживать бластодиск эксцентрично на поверхности яйцеклетки. Отложение светлого и темного желтка идет чередующимися слоями в течение суток [20]. В научной литературе можно встретить название данной стадии развития фолликулов как стадия «малых желтых фолликулов» (или преиерархальных), размер которых не превышает 8 мм, в то время как размеры малых белых фолликулов варьируют от 1 до 5 мм. Формирование



таких антральных и преантральных фолликулов может идти в течение нескольких месяцев. Между перителлиновой мембраной и слоем гранулезных клеток хорошо идентифицируется светлая зона, представляющая внеклеточный гликокаликс, идентичный *zona pellucida* у млекопитающих. Гранулезные клетки приобретают цилиндрическую форму. Хорошо различимы внутренний и наружный слои теки. Наружный слой теки, преимущественно представленный фиброцитами и иммунокомпетентными клетками, выполняет опорную и защитную функции. Однако у птиц со временем в этом слое обнаруживаются и ароматазные клетки, синтезирующие фермент ароматазу, под действием которого из андростендиона вырабатывается 17 β -эстрадиол (E2). Внутренний слой теки имеет развитую сеть кровеносных сосудов и содержит железистые клетки, выполняющие эндокринную функцию [21,22]. Отмечается и высокая степень васкуляризации мозговой ткани яичника. В условиях низкой концентрации эстрогенов в препубертатный период скорость развития тканей яйцевода еще незначительна.

У петухов стимуляция клеток Сертоли ФСГ приводит к активизации сперматогенеза с образованием сперматоцитов 1-го и 2-го порядков, реже сперматид. Плотность и объем семенных канальцев увеличивается за счет образования многослойного сперматогенного эпителия, повышается васкуляризация интерстициальной ткани семенников [23].

Таким образом, в препубертатный период, характеризующийся активизацией ГГГО и началом синтеза стероидных гормонов, наблюдается незначительное увеличение абсолютной и относительной массы органов репродуктивной системы. Так, к 15 неделе масса

семенников у петухов увеличивается до 0,5 г [24]. У кур также отмечается увеличение индекса роста яичника до 2,22% в период 60-90 дней жизни против 0,92% в период от 15 до 60 дней [22].

Активный синтез кГНПГ, модулируемый нейромедиаторами и нейрорепептидами, приводит к изменению поведения птицы: повышается возбудимость, активность, реакции на внешние раздражители становятся более выраженными, появляются элементы брачного поведения, ухаживания, аллопрининга. Эта последняя форма ухаживания (когда птица охорашивает перья объекту ухаживания) при чрезмерно агрессивном поведении или наличии определенных стресс-факторов может приводить к птеротилломании (выщипыванию птицым собственной оперения) или каннибализму.

Начало активного синтеза стероидных гормонов и повышение чувствительности к ним тканевых рецепторов приводит к подавлению экспрессии рецепторов соматотропного гормона (СТГ), что выражается в резком торможении развития костной ткани и прекращению роста костяка. Фактически все мировые генетические компании отмечают тот факт, что у мясной родительской птицы 90% скелета уже сформировано к возрасту 85-90 дней. С этим связаны и практические рекомендации по проведению бонитировки птицы в указанном возрасте. Дальнейшая стимуляция развития костной ткани и роста птицы происходит уже в пубертатный период под действием половых гормонов. Некоторые ученые указывают на негативное влияние кортикостероидов и тестостерона на иммунитет, что выражается в снижении иммунологической реактивности птицы и повышении ее чувствительности к инфекциям [25,26].

Стадия 2, период 2. Увеличение синтеза стероидов под действием гонадотропных гормонов обуславливает подготовку организма кур и петухов к размножению: развитие вторичных половых признаков, появление половых рефлексов, и означает начало активной стадии полового развития – собственно пубертатного периода, предваряющего яйцекладку.

Синтез стероидных гормонов в яичном фолликуле находится в прямой взаимосвязи с его развитием. Перед рекрутированием фолликула в преовуляторную иерархию, в которой овуляции подвергается только один фолликул в день, рецепторы гранулезных клеток преантральных и антральных фолликулов к ФСГ, VIP и связанные с сигнальным G-белком, являющимся посредником в передаче гормональных сигналов от рецепторов клеточной мембраны к эффекторным белкам, передают внутриклеточный сигнал через циклический аденозинмонофосфат (цАМФ), иницируя процессы роста и созревания преовуляторных фолликулов, экспрессию генов, необходимых для стероидогенеза, повышенную экспрессию антиапоптотических белков, факторов роста эндотелия сосудов для развития сети кровеносных сосудов и отложения желтка, экспрессию рецепторов к ЛГ [27]. После рекрутирования фолликула в преовуляторную иерархию он становится чувствительным к действию ЛГ. Одновременно в гранулезных клетках преантральных и антральных фолликулов начинает активно синтезироваться гормон ингибин В, подавляющий синтез ФСГ по типу обратной связи, и, в меньшей степени, активин, стимулирующий секрецию ФСГ, обеспечивая, таким образом, гормональный баланс при созревании фолликулов



и их иерархическом отборе [28]. Рецепторы к ЛГ, локализующиеся на секреторных клетках внутренней теки, в ответ на стимуляцию их ЛГ начинают синтезировать андрогены (андростендион) и прогненолон, а в преовуляторных фолликулах – прогестерон (в отдельных российских источниках называемый прожестин) [29]. Андрогены под действием фермента ароматазы преобразуются в эстрогены, большая часть которых синтезируется в преиерархальных фолликулах. Эстрогены крайне важны для синтеза компонентов яйцеклетки и развития вторичных половых признаков; они также подавляют синтез пролактина. В клетках теки также синтезируется и большая часть гормона активина, усиливающего пролиферацию гранулезных клеток и активность ароматазы [30]. На данном этапе повышается экспрессия рецепторов фекальных и гранулезных клеток к инсулиноподобному фактору роста (IGF), стимулирующему рост фолликулов и стероидогенез.

Рецепторы к ЛГ у петухов экспрессируются на мембране клеток Лейдига и через систему сигнальных белков и цАМФ приводят к синтезу тестостерона и андростендиона (предшественника тестостерона), стимулирующих сперматогенез [31]. Было доказано, что через 1-2 недели после повышения уровня ЛГ в плазме крови у петухов уровень тестостерона в плазме увеличивается в 4 раза (с 2,3 нг/мл в 16 недель до 9,5 нг/мл в 24 недели) [32,33]. Также была установлена прямая корреляция уровня ЛГ с ЖМ петухов. Под действием ФСГ клетки Сертоли увеличивают экспрессию ингибина В, негативно коррелирующего с синтезом ЛГ и ФСГ, а также активина (стимулирующего деление сперматогоний), эстрогенов и андроген-связывающего



Рис. 1. Развитие преантральных фолликулов в яичнике у молодки родительского стада кросса «Смена 9» в возрасте 17,5 недель

белка, способствующего созреванию сперматозоидов [34]. Таким образом, баланс стероидных гормонов обуславливает появление вторичных половых признаков и рефлексов и, следовательно, их выраженность может быть использована для прогнозирования фертильности у птицы.

В цитоплазме ооцитов у кур на данном этапе продолжается отложение желточного материала. Количество преантральных и антральных фолликулов в корковом слое яичника увеличивается, а количество примордиальных – сокращается, за счет чего поверхность органа приобретает четкую бугристую структуру. По данным [35], общая площадь фолликулярной ткани яичников с 16 по 18 неделю возрастает на 13% и в 2,6 раза – между 10 и 18 неделями. Также в корковом слое можно установить присутствие атретических фолликулов. Визуально краниальная часть левого «рабочего» яичника увеличивается и расширяется, однако, с учетом увеличения живой массы за счет развития мышечной и жировой ткани, относительная (к

массе тела) масса яичника в данный период может снижаться [22]. С внешней поверхности органа можно отчетливо видеть фолликулы размерами до 8-10 мм (рис. 1). Рост яйцевода, инициированный действием эстрогенов, начинается не ранее 120 дней жизни [36].

У петухов в семенных канальцах в результате активного сперматогенеза и дифференцировки клеток образуются многослойный сперматогенный эпителий, увеличивается количество сперматид, а в просвете канальцев встречаются отдельные зрелые сперматозоиды [37]. В период с 15 по 20 неделю физический рост семенников за счет развития семенных канальцев ускоряется, достигая к 20 неделе абсолютной массы 0,5-2,3 г, что составляет 0,08% от живой массы. При этом правый семенник, как правило, развивается более активно, чем левый, и на 20 неделю жизни имеет большую абсолютную массу [38].

Наибольшим изменениям под действием стероидных гормонов подвергаются внутренние органы и ткани, что связано с подготовкой последних к активному репродуктивному периоду. У кур отмечается значительное развитие мышечной ткани, отложение жира, что можно установить при пальпации лонных костей и брюшной стенки, увеличивается расстояние между лонными костями, наблюдается рост гребня, покраснение кожных придатков (гребня и сережек), начинают проявляться половые рефлексы. Также рядом ученых фиксировалось изменение концентраций макро- и микроэлементов в крови и костной ткани, что свидетельствует о перераспределении питательных веществ и создании резервов для продуктивного периода [35]. Формирование медуллярной костной ткани стимулировалось действием андрогенов, синтезируемых,



как было сказано выше, клетками внутренней теки. Вследствие негативного влияния эстрогенов на рост пера отмечается кратковременная задержка смены ювенального оперения на дефинитивное.

Андрогены стимулируют появление вторичных половых признаков у петухов: рост сережек и гребня, повышение интенсивности их окраски, незначительный рост длинных трубчатых костей. Самцы начинают проявлять интерес к курам, элементы брачного поведения, повышается социальная агрессивность, появляется характерный для взрослых петухов голос, положительная реакция на массаж живота, прямо

коррелирующая с их воспроизводительными качествами [39].

Заключение. Таким образом, процесс полового развития птицы, начавшись на ранних этапах эмбрионального периода, протекает достаточно интенсивно во все стадии жизни, но наиболее существенные изменения птица претерпевает в фазу пубертата. Трансформации, происходящие в ее организме, обуславливают определенные требования к технологическим процессам и условиям кормления на каждом этапе. Для более точного прогнозирования продуктивности на ранних стадиях полового созревания и повыше-

ния эффективности оценки птицы и ее использования необходимо проведение дополнительных комплексных исследований уровня гормональной активности в корреляции с гистоморфологическими и клиническими признаками.

Статья подготовлена в рамках выполнения государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ по теме «Разработать селекционно-генетические методы повышения выхода племенной и товарной продукции от сельскохозяйственной птицы» (№ Гос. рег. 121030100022-8).

Литература / References

1. Малахеева, Л.И. Нейрогуморальная регуляция, морфологические и экстерьерные стадии развития репродуктивной системы мясных кур до пубертатного периода (обзор) / Л.И. Малахеева, А.С. Комарчев, Е.И. Куликов, И.В. Кислова // Птицеводство. - 2023. - №2. - С. 38-43. [Malakheeva LI, Komarchev AS, Kulikov EI, Kislova IV (2023) *Ptitsevodstvo*, **72**(2): 38-43; doi 10.33845/0033-3239-2023-72-2-38-43 (in Russ.)]
2. Hocking, P.M. Control of the development of the follicular hierarchy in broiler breeder pullets by food restriction during rearing / P.M. Hocking, D. Waddington, M.A. Walker, A.B. Gilbert // *Brit. Poult. Sci.* - 1989. - V. 30. - No 1. - P. 161-173. doi: 10.1080/00071668908417134
3. Hocking, P.M. Relationship between body fatness, ovarian structure and reproduction in mature females from lines of genetically lean or fat broilers given different food allowances / P.M. Hocking, C.C. Whitehead // *Brit. Poult. Sci.* - 1990 - V. 31. - No 3. - P. 319-330. doi: 10.1080/00071669008417262
4. Bruggeman, V. The effect of level and timing of food restriction on growth and reproductive characteristics and their endocrine control in broiler breeder females / V. Bruggeman. - PhD Thes., Catholic Univ. of Leuven. - 1998.
5. Ahmed, A.A. Corticosterone *in ovo* modifies aggressive behaviors and reproductive performances through alterations of the hypothalamic-pituitary-gonadal axis in the chicken / A.A. Ahmed, W. Ma, Y. Ni, S. Wang, R. Zhao // *Anim. Reprod. Sci.* - 2014. - V. 146. - No 3-4. - P. 193-201. doi: 10.1016/j.anireprosci.2014.02.013
6. Ahmed, A.A. Embryonic exposure to corticosterone modifies aggressive behavior through alterations of the hypothalamic pituitary adrenal axis and the serotonergic system in the chicken / A.A. Ahmed, W. Ma, Y. Ni, S. Wang, Q. Zhou, R. Zhao // *Horm. Behav.* - 2014. - V. 65. - No 2. - P. 97-105. doi: 10.1016/j.yhbeh.2013.12.002
7. Li, Q. Estradiol and androgen modulate chicken LHRH-I release *in vitro* / Q. Li, L. Tamarkin, P. Levantine, M.A. Ottinger // *Biol. Reprod.* - 1994. - V. 51. - No 5. - P. 896-903. doi: 10.1095/biolreprod51.5.896
8. Ottinger, M.A. Endocrinology of the avian reproductive system / M.A. Ottinger, M.R. Bakst // *J. Avian Med. Surg.* - 1995. - V. 9. - No 4. - P. 242-250.
9. Millam, J.R. Immunohistochemical localization of chicken gonadotropin-releasing hormones I and II (cGnRH I and II) in turkey hen brain / J.R. Millam, P.L. Faris, O.M. Youngren, M.E. El-Halawany, B.K. Hartman // *J. Comp. Neurol.* - 1993. - V. 333. - No 1. - P. 68-82. doi: 10.1002/cne.903330106
10. Orosz, S. Anatomy of the endocrine system / S. Orosz // *Avian Medicine and Surgery*; Altman R.B., Dorrestein G.M., Clubb S., Quesenberry K., Eds. - Philadelphia: Saunders W.B., 1997. - P. 475-488.
11. Scanes, C.G. Introduction to endocrinology: pituitary gland / C.G. Scanes // *Sturkie's Avian Physiology*, 5th ed.; Whittow GC, Ed. - San Diego: Academic Press, 1999. - P. 437-460.
12. Lovejoy, D.A. Evolution of chicken GnRH-II: implications for reproductive behavior / D.A. Lovejoy // *Proc. Conf. Repr. Behav.* - 1995. - V. 27. - P. 10.
13. Rozenboim, I. Hypothalamic and posterior pituitary content of vasoactive intestinal peptide and gonadotropin-releasing hormones I and II in the turkey hen / I. Rozenboim, J.L. Silsby, C. Tabibzaden, G.R. Pitts, Youngren O.M., M.E. El-Halawani // *Biol. Reprod.* - 1993. - V. 49. - No 3. - P. 622-626. doi: 10.1095/biolreprod49.3.622



14. Contijoch, A.M. Neuropeptide Y regulation of LHRH release in the median eminence: immunocytochemical and physiological evidence in hens / A.M. Contijoch, S. Malamed, J.K. McDonald, J.P. Advis // *Neuroendocrinology*. - 1993 - V. 57. - No 1. - P. 135-145. doi: 10.1159/000126353
15. Kuenzel, W.J. Neuropeptide Y: its role in the neural regulation of reproductive function and food intake in avian and mammalian species / W.J. Kuenzel, G.S. Fraley // *Poult. Avian Biol. Rev.* - 1995. - V. 6. - P. 185-209.
16. Sirotkin, A.V. The role of grelin and some intracellular mechanisms in controlling the secretory activity of chicken ovarian cells / A.V. Sirotkin, R. Grossmann // *Comp. Biochem. Physiol. A.* - 2007. - V. 147. - No 1. - P. 239-246. doi: 10.1016/j.cbpa.2006.12.038
17. Proudman, J.A. Immunohistochemical evidence that follicle-stimulating hormone and luteinizing hormone reside in separate cells in the chicken pituitary / J.A. Proudman, F. Vandesande, L.R. Berghman // *Biol. Reprod.* - 1999. - V. 60. - No 6. - P. 1324-1328. doi: 10.1095/biolreprod60.6.1324
18. Kirby, J.D. *Reproduction in male birds* / J.D. Kirby, D.P. Froman // *Sturkie's Avian Physiology*, 5th ed.; Whittow GC, Ed. - San Diego: Academic Press, 1999. - P. 597-615.
19. Ocón-Grove, O.M. Bone morphogenetic protein 6 promotes FSH receptor and anti-Müllerian hormone mRNA expression in granulosa cells from hen prehierarchal follicles / O.M. Ocón-Grove, D.H. Poole, A.L. Johnson // *Reproduction*. - 2012. - V. 143. - No 6. - P. 825-833; doi 10.1530/REP-11-0271
20. Bellairs, R. *The Hen's Egg and its Formation* / R. Bellairs, M. Osmond // *Atlas of Chick Development* (3d ed.), 2014, UK. URL: <https://www.elsevier.com/books/T/A/9780123849519> (access date: 22.10.2022).
21. Mfoundou, J.D.L. The morphological and histological study of chicken left ovary during growth and development among Hy-Line Brown layers of different ages / J.D.L. Mfoundou, Y.J. Guo, M.M. Liu, X.R. Ran, D.H. Fu, Z.Q. Yan, M.N. Li, X.R. Wang // *Poult. Sci.* - 2021. - V. 100. - No 8. - P. 101191; doi: 10.1016/j.psj.2021.101191
22. Хохлов, Р.Ю. Особенности морфологической дифференцировки яичника кур в онтогенезе / Р.Ю. Хохлов // *Нива Поволжья*. - 2009. - №2. - С. 94-98. [Khokhlov RY (2009) Morphological differentiation of chicken ovary during the ontogenesis. *Volga Reg. Crop Field*, (2):94-8 (in Russ.)]
23. Mfoundou, J.D.L. Morpho-histology and morphometry of chicken testes and seminiferous tubules among yellow-feathered broilers of different ages / J.D.L. Mfoundou, Y.J. Guo, Z.Q. Yan, X.R. Wang // *Vet. Sci.* - 2022. - V. 9. - No 9. - P. 485. doi: 10.3390/vetsci9090485
24. Parent Stock Management Manual. Aviagen, 2006. www.aviagen.com accessed Jan 2006.
25. Besedovsky, H.O. Immune-neuro-endocrine interactions: facts and hypotheses / H.O. Besedovsky, A. Rey // *Endocr. Rev.* - 1996. - V. 17. - No 1. - P. 64-102. doi: 10.1210/edrv-17-1-64
26. Schuurs, A.H. Effects of gender and sex steroids on the immune response / A.H. Schuurs, H.A. Verheul // *J. Steroid Biochem.* - 1990. - V. 35. - No 2. - P. 157-172. doi: 10.1016/0022-4731(90)90270-3
27. Johnson, A.L. Ovarian follicle selection and granulosa cell differentiation / A.L. Johnson // *Poult. Sci.* - 2015. - V. 94. - No 4. - P. 781-785. doi: 10.3382/ps/peu008
28. Lovell, T.M. Ovarian follicle development in the laying hen is accompanied by divergent changes in inhibin A, inhibin B, activin A and follistatin production in granulosa and theca layers / T.M. Lovell, R.T. Gladwell, N.P. Groome, P.G. Knight // *J. Endocrinol.* - 2003. - V. 177. - No 1. - P. 45-55. doi: 10.1677/joe.0.1770045
29. Nitta, N. Multiple steroidogenic cell populations in the thecal layer of preovulatory follicles of the chicken ovary / N. Nitta, Y. Osawa, J.M. Bahr // *Endocrinology*. - 1991. - V. 129. - No 4. - P. 2033-2040. doi: 10.1210/endo-129-4-2033
30. Miró, F. Modulation of granulosa cell deoxyribonucleic acid synthesis and differentiation by activin / F. Miró, S.G. Hillier // *Endocrinology*. - 1996. - V. 137. - No 2. - P. 464-468. doi: 10.1210/endo.137.2.8593790
31. Woods, J.E. A histochemical identification of the androgenproducing cells in the gonad of the domestic fowl and albino rat / J.E. Woods, L.V. Domm // *Gen. Comp. Endocrinol.* - 1966; - V. 7. - No 3. - P. 559-570. doi: 10.1016/0016-6480(66)90076-1
32. Driot, F.J. Plasma testosterone levels in intact and hemicastrated growing cockerels / F.J. Driot, M. de Reviere, J.B. Williams // *J. Endocrinol.* - 1979. - V. 81. - No 2. - P. 169-174. doi: 10.1677/joe.0.0810169
33. Bacon, W.L. Pattern of secretion of luteinizing hormone and testosterone in the sexually mature male turkey / W.L. Bacon, J.A. Proudman, D.N. Foster, P.A. Renner // *Gen. Comp. Endocrinol.* - 1991. - V. 84. - No 3. - P. 447-460. doi: 10.1016/0016-6480(91)90094-m
34. McGovern, H. *Reproduction in male broiler breeders* / H. McGovern. - PhD Thes., Univ. of Alberta, Canada. - 1995.
35. Лебедев, С.В. Динамика химического состава и морфофункционального состояния органов воспроизводства кур в различные периоды онтогенеза / С.В. Лебедев // *Молодой ученый*. - 2011. - №2. - С. 65-70. [Lebedev SV (2011) Dynamics of chemical composition and morpho-functional condition of reproductive organs in chickens at different stages of ontogenesis. *Young Sci.*, (2):65-70 (in Russ.)]



36. Сидоренко, Л.И. Биология кур: учеб.пособие / Л.И. Сидоренко, В.И. Щербатов. - Краснодар: КубГАУ, 2016. - 243 с. [Sidorenko LI, Shcherbatov VI (2016) Biology of Chickens. Krasnodar, Kuban State Agrar. Univ., 243 pp. (in Russ.)]
37. Стрельцов, М.Ю. Динамика изменений морфометрических показателей семенников петухов родительского стада кросса «Смена-4» в постнатальном развитии / М.Ю. Стрельцов // Агр. вестник Урала. - 2008. - №5. - С. 72-74. [Streltsov MY (2008) Postnatal dynamics of changes in morphometric parameters of testicles in cocks of parental flock of Smena-4 broiler cross. *Agrar. Her. Ural*, (5):72-4 (in Russ.)]
38. Bull, M.L. Anatomical study on domestical fowl (*Gallus domesticus*) reproductive system / M.L. Bull, M.R.F.B. Martins, M.D. Cesário, C.R. Padovani, A.A. Mendes // *Int. J. Morphol.* - 2007 - V. 24. - No 4. - P. 709-716.
39. Gebriel, G.M. Some factors affecting semen quality traits in Norfa cocks / G.M. Gebriel, M.A. Kalamah, A.A. El-Fiky, A.F.A. Ali // *Egypt. Poult. Sci. J.* - 2009. - V. 29. - No 2. - P. 677- 693.

Сведения об авторах:

Малахеева Л.И.: кандидат ветеринарных наук, старший научный сотрудник, главный специалист СПЦ по птицеводству; malakheeva@yandex.ru. **Комарчев А.С.:** кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, зав. СПЦ по птицеводству; kas1380@bk.ru. **Куликов Е.И.:** специалист СПЦ по птицеводству; kulikovegor33@yandex.ru.

Статья поступила в редакцию 17.12.2022; одобрена после рецензирования 15.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

Review article

Neurohumoral Regulation, Morphological and Exterior Stages of Sexual Maturation in Broiler Breeders during the Pubertal Period (A Review)

Lidia I. Malakheeva, Alexey S. Komarchev, Egor I. Kulikov

Federal Scientific Center "All-Russian Research and Technological Institute of Poultry" of Russian Academy of Sciences

Abstract. *The histological and morphological transformations of the reproductive organs in broiler breeders caused by age-related changes in neurohumoral regulation of sexual maturation during the pre-pubertal and pubertal periods are further reviewed. The mechanisms of activation of hypothalamic-pituitary-gonadal axis and its subsequent effects on the morpho-functional status of the reproductive organs in males and females are discussed.*

Keywords: *broiler chickens, parental flock, physiology, reproduction, fecundity, hormonal status, morphology of reproductive organs.*

For Citation: Malakheeva L.I., Komarchev A.S., Kulikov E.I. (2023) Neurohumoral regulation, morphological and exterior stages of sexual maturation in broiler breeders during the pubertal period (a review). *Ptitsevodstvo*, 72(3): 34-40. (in Russ.)

doi: 10.33845/0033-3239-2023-72-3-34-40

(For references see above)

Authors:

Malakheeva L.I.: Cand. of Vet. Sci., Senior Research Officer, Center for Selection and Breeding; malakheeva@yandex.ru. **Komarchev A.S.:** Cand. of Agric. Sci., Lead Research Officer, Head of Center for Selection and Breeding; kas1380@bk.ru. **Kulikov E.I.:** Specialist, Center for Selection and Breeding; kulikovegor33@yandex.ru. Submitted 17.12.2022; revised 15.01.2023; accepted 22.02.2023.

© Малахеева Л.И., Комарчев А.С., Куликов Е.И., 2023