

УДК 599.735.31; 574.24(476)

В. В. Шакун¹, П. А. Велигуров², С. Мен³, С. В. Найденко⁴, И. А. Соловей⁵, А. И. Ларченко⁶

^{1, 2, 5, 6}Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам», ул. Академическая, 27, 220072 Минск, Республика Беларусь, +375 (17) 378 14 62, ¹terioforest@tut.by, ²pavel.veligurov@gmail.com, ⁵soloveji@tut.by, ⁶alex.lar@mail.ru

³Китайский университет Жэньминь, пр-т Чжунгуаньцунь, 59,

100872 Пекин, Китайская Народная Республика, meng2014@ruc.edu.cn

⁴Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский пр-т, 33, 119071 Москва, Российская Федерация, snaidenko@mail.ru

ОЦЕНКА УРОВНЯ КОРТИЗОЛА У БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ (*CERVUS ELAPHUS LINNAEUS*, 1758) ПРИ РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ЕГО СОДЕРЖАНИЯ В БЕЛАРУСИ

Благородный олень — один из многочисленных видов диких копытных в Беларуси, является ценным охотничьим ресурсом, обитает в природе и разводится в неволе. В работе рассмотрено влияние размеров вольера, условий содержания, видового состава, численности и плотности популяций животных на оценку уровня стресса у благородного оленя. Особое внимание уделено выявлению стереотипного поведения, которое отражает наличие стресса у животных и имеет негативные последствия для их выживаемости. В Беларуси в охотничьих вольерах не выявлено связи между условиями содержания в вольерах и проявлением стереотипного поведения, отмечены только единичные случаи стереотипных форм локомоторного и пищевого поведения (хождение по кругу и поедание земли). Это происходило сразу после вселения особей в вольер, а также при их переводе в вольер с меньшими размерами, но позже довольно быстро прекращалось. Связь между условиями содержания, численностью в вольерах и проявлением у благородного оленя нетипичного поведения не выявлена.

Была проведена оценка и сравнительный анализ уровня кортизола в экскрементах как показателя стресса при разных условиях содержания благородного оленя. Полученные данные указывают, что уровень кортизола довольно высок как при содержании животных в охотничьих вольерах, так и их обитании на воле, в природных условиях. Содержание кортизола у этих животных было близким или больше к таковому уровню у практически ручных особей оленя в зоопарке при наличии сильной стрессовой ситуации (взрывы петард и салютов). При этом уровень кортизола у особей, обитающих на воле, был статистически достоверно больше, чем у вольерных. Наибольший уровень кортизола выявлен у взрослых самцов, а наименьший — у сеголетов, что объясняется особенностями социальной структуры благородного оленя.

Сопоставляя данные по стереотипному поведению, содержанию кортизола и условиям обитания благородного оленя, можно сказать, что при достаточной обеспеченности кормами на уровень стресса влияют плотность популяции, наличие хищников и ведение охоты.

Ключевые слова: благородный олень; вольно живущий; охотничий вольер; стереотипное поведение; стресс; кортизол.

Рис. 1. Табл. 1. Библиогр.: 17 назв.

V. V. Shakun¹, P. A. Velihurau², X. Meng³, S. V. Naidenko⁴, I. A. Solovej⁵, A. I. Larchanka⁶

^{1, 2, 5, 6}The State Scientific and Production Association "Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources", 27 Akademicheskaya str., 220072 Minsk, the Republic of Belarus,

¹terioforest@tut.by, ²pavel.veligurov@gmail.com, ⁵soloveji@tut.by, ⁶alex.lar@mail.ru

³Renmin University of China, 59 Zhongguancun ave., 100872 Beijing, China, meng2014@ruc.edu.cn

⁴Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, 33 Leninsky ave., 119071 Moscow, the Russian Federation, snaidenko@mail.ru

EVALUATION OF CORTISOL LEVELS IN RED DEER (*CERVUS ELAPHUS LINNAEUS*, 1758) IN DIFFERENT BREEDING CONDITIONS IN BELARUS

The red deer is one of the wild ungulates species in Belarus, a valuable game species that lives in the wild and is bred in captivity. The article examines the influence of the enclosure size, breeding conditions, species composition, population size and density of kept wild animals on the assessment of the cortisol level as stress indicator. Particular attention is paid to identification of stereotypical behavior that reflects the presence of stress in animals and has negative consequences for their survival. In Belarus, no connection was found between the breeding conditions in the

enclosures and the manifestation of stereotypical behavior in game enclosures; only isolated cases of stereotypical forms of locomotor and feeding behavior (walking in circles and eating soil) were noticed. This behavior occurred immediately after individuals were moved into the enclosure, as well as transferred to an enclosure with smaller area, but later it quickly stopped. The relationship between the breeding conditions, the quantity in the enclosures and the demonstration of stereotypical behavior in the red deer has not been observed.

To identify stress under different conditions of the red deer breeding, an assessment and comparative analysis of cortisol level in excrement of animals was carried out. The data obtained indicate that the cortisol level is quite high both when keeping deer in game enclosures and they are living in the wild, in natural conditions, and correlates with such level in tame deer in a zoo in the presence of a strong stress situation (explosions of firecrackers and fireworks). At the same time, the cortisol level in individuals living in the wild was statistically significantly higher than in enclosures. The highest cortisol level was found in adult males, and the lowest — in yearlings, which is explained by the peculiarities of the social structure of the red deer.

Comparing data on stereotypical behavior, cortisol level and breeding conditions of the red deer, it can be said that with sufficient food supply, the stress level is affected by population density, the presence of predators and hunting.

Key words: red deer; free-living; hunting enclosure; stereotypical behavior; stress; cortisol.

Fig. 1. Table 1. Ref.: 17 titles.

Введение. Современное охотничье хозяйство широко использует диких животных, содержащихся в неволе, и преимущественно направлено на выращивание животных с высокими трофейными качествами для проведения гарантированных охот и развития индустрии охотничьего туризма. Благополучие и общая продуктивность диких животных в вольерах напрямую связаны с условиями их содержания. Содержание в неволе может вызывать стресс из-за ограниченного пространства и сниженной возможности передвижений, недостатка мест для укрытия, т. е. отсутствия возможности реализовывать естественные поведенческие потребности, а также беспокойства со стороны человека, определенного времени кормления и др. [1; 2]. В итоге это негативно сказывается на выживаемости [3], успехе размножения [4], наблюдается увеличение агрессии [5], нередко животные травмируют себя и (или) друг друга, становятся более подвержены различным болезням [6]. Наиболее общепринятым методом оценки уровня стресса животных является измерение концентраций глюкокортикоидов, однако у диких животных сама процедура взятия крови, как правило, ведет к существенным изменениям уровня гормона, искажая объективные показатели. Вместе с тем в последние годы неинвазивные методы оценки концентраций гормонов стали применяться все чаще. Оценка уровня кортизола и его метаболитов в экскрементах копытных проводится достаточно часто, в том числе для благородного оленя. Поведение животных и его изменения часто служат наиболее очевидным отражением их состояния, при этом зачастую последствием воздействия различных стрессовых факторов является развитие у животных в условиях неволи стереотипного поведения. В контексте данной работы стереотипное поведение определяется как постоянное или многократное повторение одного и того же действия, не связанного с выполнением какой-либо функции или достижением определенной цели [7]. Поскольку стереотипное поведение не выполняет никакой функциональной роли, его рассматривают как индикатор психологического или физического дискомфорта.

Наличие и частота проявления стереотипного поведения позволяют относительно быстро и дешево выявить стресс у рассматриваемой группы животных [8]. Он проявляется в стереотипных формах локомоторного поведения (кружение, бег назад и вперед, вдоль забора и др.), комфортного поведения (вылизывание тела, облизывание предметов), пищевого и питьевого поведения, навязчивой вокализации и др. Такое поведение не только отражает наличие стресса у животных, но и имеет негативные последствия для благополучия животных, поскольку приводит к повышенному травматизму и плохому физическому здоровью, снижению продуктивности и ухудшению экстерьерных признаков. Поэтому выявление стереотипного поведения важно для принятия управленческих решений.

Данные по стереотипному поведению у диких копытных немногочисленны, возможны межвидовые различия в типе, распространенности и частоте его встречаемости. Примерами стереотипного поведения у кабарги, содержащейся на фермах в Китае, являются питание несъедобными объектами (экскременты, грязь, камни, шерсть), прыгание на стены, монотонное

хождение из одной точки в другую, бег по кругу, стойка на задних ногах с опорой передними на ограждение или другие конструкции вольера и др. [8]. В Беларуси исследования поведения диких животных, содержащихся в неволе, и оценка наличия стресса ранее не проводились.

Целью данной работы было выявить наличие стереотипного поведения у благородного оленя, содержащегося в неволе, и провести сравнительный анализ уровня кортизола, который выступает надежным физиологическим индикатором стресса, в различных условиях содержания этого дикого животного.

Материалы и методы исследования. Поведение животных разных видов, особенно в границах одного отряда, часто имеет много общих черт и может изменяться в зависимости от плотности популяции, возрастной и половой структуры, обилия пищевых ресурсов и др. При этом на поведение животного влияют и условия содержания, реакция на ведение хозяйственной деятельности человека (в зависимости от цели создания вольера: охотничий, демонстрационный и т. п.). Поэтому в рамках исследования сравнивались охотничьи вольеры с относительно большой и малой площадью, в которых содержатся копытные животные с разным видовым составом.

Работы по выявлению стереотипного поведения благородного оленя проводились в 2022—2024 годах в охотничьих вольерах ООО «Жемчужина поозерья», ГЛХУ «Березинский лесхоз», ГЛХУ «Ивьевский лесхоз» (далее — Ивье) и ГОЛХУ «Островецкий опытный лесхоз». Вольер ООО «Жемчужина поозерья» имел наибольшую площадь — 1 386 га, что заметно больше по сравнению с другими выбранными охотничьими вольерами (156,3, 284,3 и 220 га соответственно). Данный выбор был обусловлен не только размерами вольеров, но и видовым составом обитающих в них копытных: благородный олень, муфлон, лань; благородный олень; благородный олень, муфлон, лань; и благородный олень; пятнистый олень, муфлон, лань соответственно.

Основными методами исследования были регистрация стереотипного поведения при наблюдении за особями с помощью фотоловушек (отработано 324 фотоловушко-суток и получено более 20 тыс. снимков), анкетный опрос работников вольера (получено 12 анкет).

Более точным методом оценки стресса является измерение содержания кортизола у животных. Поскольку прямой забор крови вызывает у животного сильный стресс, был использован менее инвазивный, но при этом достаточно точный метод определения содержания кортизола в экскрементах животных [8—17]. Для обитающих на воле животных такой метод и вовсе является единственно оправданным, поскольку отлов и забор крови у диких животных — чрезвычайно трудоемкий и малорезультативный процесс. Сбор экскрементов для анализа содержания в них кортизола в разы проще и эффективнее. Данный способ успешно применен для сравнения уровня стресса у содержащихся в неволе и вольно живущих амурских тигров [10], а также при сравнительном анализе уровня стресса у амурского и бенгальского тигров [11], евразийской и иберийской рысей [12]. При этом уровень кортизола корректно определялся в экскрементах после сбора в зимних условиях. Уровень стероидных гормонов (в том числе кортизола) можно определять не только в экскрементах, но и в моче [13], а также в шерсти [14] для различных целей: определения овуляции у самок [15], диагностики беременности [16] и даже определения обилия корма [17]. Однако сравнительный анализ уровня гормонов в исследованиях пока еще не получил широкого распространения вследствие сложности проведения лабораторных исследований [11].

Для валидации антител при определении метаболитов глюкокортикоидов в экскрементах животных часто используют ситуацию, когда животное испытывает стресс: перевозка, пересадка в другой вольер, физическая или химическая иммобилизация. В нашем случае использовали стрессовую ситуацию с благородным оленем, родившимся и постоянно обитающим в Минском зоопарке, позитивно реагирующим на присутствие человека и без признаков стереотипного поведения. В качестве фактора стресса выступал шум от новогодних

салютов, усиленный взрывами петард около вольера. Для оценки уровня стресса экскременты собирали 29—31 декабря 2023 года (29 проб) до его воздействия (зоопарк, до стресса), 1—3 января (20 проб) во время его воздействия (зоопарк, во время стресса) и 14—16 января 2024 года (45 проб) после прекращения его воздействия (зоопарк, после стресса).

Анализ концентраций кортизола проводился сотрудниками Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН после экстракции по описанной ранее методике [12], обеспечивающей максимальную экстракцию гормонов [11]. В пробирке Эппендорфа на весах Ohaus (Ohaus Corporation, США) взвешивали 0,1 г влажных экскрементов, добавляли туда 0,9 мл 90 %-ного метанола. Пробирку встряхивали в течение 30 мин. на шейкере Ekros (Экрос-Аналитика, Россия), а затем центрифугировали в течение 10 мин. при 4 000 об / мин. Пипеткой переносили 400 мкл супернатанта в чистую пробирку Эппендорфа и помещали в морозильник при $T = -18^{\circ}\text{C}$ до проведения исследований.

Часть влажного экскремента высушивали при температуре 70—80 °C до постоянной массы для оценки его влажности и последующего расчета концентрации гормона для каждой пробы на 1 г сухого экскремента.

Уровень кортизола в экскрементах благородных оленей определяли на планшетном спектрофотометре Multiscan EX (Thermo, США). Оценку проводили с использованием коммерческих наборов ИФА-Кортизол компании «Иммунотех» (Москва, Россия) согласно инструкции производителя. Кросс-реактивность антител к кортизолу составила к преднизолону 6 %, к 11-дезоксикортизолу — 0,9 %, к кортикостерону и дезоксикортикостерону — 0,6 %, к остальным протестированным гормонам — менее 0,1 %. Необходимо принимать, что антитела к кортизолу при использовании их с экстрактами из экскрементов могут соединяться с целым рядом соединений, в первую очередь метаболитами кортизола и кортикостерона, а у отдельных видов нативный кортизол в экскрементах практически отсутствует. В англоязычной литературе в этом случае обычно используется термин fecal glucocorticoids metabolites (метаболиты глюкокортикоидов в экскрементах), мы же в работе используем термин «кортизол», подразумевая в данном случае весь комплекс соединений, взаимодействующих с антителами к кортизолу.

Экспериментальными группами были благородные олени, обитающие в неволе в охотничьих вольерах Ивье, ООО «Жемчужина поозерья», расположенном в обширном природном комплексе «Красный бор» (далее — Красный бор), и животные, обитающие в условиях естественной свободы в Республиканском ландшафтном заказнике «Налибокский» (два участка). Животные вне вольеров также находятся под воздействием разных факторов, которые могут вызывать стресс: наличие крупных хищников (волк, рысь, медведь), ведение охоты, взаимодействие с другими видами копытных, которые могут выступать как конкуренты. В связи с этим нами выбраны две различные территории: 1) урочище Тяково заказника «Налибокский» (Воложинский р-н, окрестности д. Дорогунь; далее — Тяково), где полностью отсутствует охота (в том числе на хищников), но имеются в наличии крупные хищники, в качестве возможных конкурентов выступают многочисленные популяции тарпановидной лошади и лося; 2) хозяйственная зона этого же заказника (Воложинский р-н, окрестности д. Белокорец; далее — Белокорец), где ведется охота, но нет такой большой плотности хищников и возможных конкурентов.

На каждой из четырех территорий было отобрано по 30 проб экскрементов: по 10 от сеголетков, взрослых самок и взрослых самцов (на площадке Тяково было отобрано 11 проб экскрементов от сеголетков). Отобранные пробы замораживали и транспортировали в лабораторию для дальнейшего анализа.

Статистическая обработка полученных результатов проводилась в пакете программ Statistica 10.0. Для оценки влияния факторов «место» (территория, где собирались пробы) и «пол—возраст» (три группы оленей: сеголетки, взрослые самки и взрослые самцы) на содержание кортизола в экскрементах благородного оленя использовался дисперсионный анализ (F).

Для попарного сравнения выборок применяли тест Стьюдента (t), поскольку все сравниваемые выборки имели нормальное распределение. Из-за наличия в Минском зоопарке только одного самца выборочные данные из этого места не использовали в дисперсионном анализе для оценки влияния фактора «пол—возраст» на содержание кортизола.

Результаты исследования и их обсуждение. Особи, содержащиеся в охотничьих вольерах, схожи по поведению с вольно живущими животными. Они пугливы и убегают при приближении человека и транспорта, однако людей, которые часто посещают вольер, подпускают на более близкое расстояние, в отличие от диких особей.

При обработке полученного фотоматериала и результатов анкетирования работников вольеров были выявлены лишь единичные случаи нетипичного поведения у благородного оленя: хождение по кругу выявлялось у большинства особей сразу после их вселения в вольер, а также при переводе из большого вольера в вольер с меньшими размерами, но позже прекращалось. Случаи поедания земли некоторыми взрослыми особями обоих полов отмечались во всех вольерах, независимо от размера вольера, количества видов и плотности содержащихся там животных. Кроме того, отмечалось агрессивное поведение особей вне сезона размножения: отдельные самки били друг друга передними копытами (это в основном отмечалось в период кормления), молодые самцы без рогов кусали других оленей и вырывали клоки шерсти.

Относительно спокойное поведение животных в охотничьих вольерах, а также их высокий репродуктивный успех свидетельствуют о том, что у них удовлетворены базовые потребности, благородный олень хорошо переносит содержание в неволе при благоприятных условиях. Полученные результаты могут объясняться несколькими причинами: а) благородный олень при содержании в неволе испытывает низкий уровень стресса; б) у исследованных группировок благородного оленя не была достигнута критически высокая плотность популяции для проявления последствий воздействия стресса; в) у благородного оленя стресс слабо проявляется в поведенческих реакциях, т. е. оценить уровень стресса по поведению сложно. Для проработки последней гипотезы была проведена оценка и сравнение среднего значения уровня кортизола в экскрементах благородных оленей из разных мест их содержания (рисунок 1). Распределение значений уровня кортизола в экскрементах благородных оленей по полу и возрасту из разных мест содержания приведено в таблице 1.

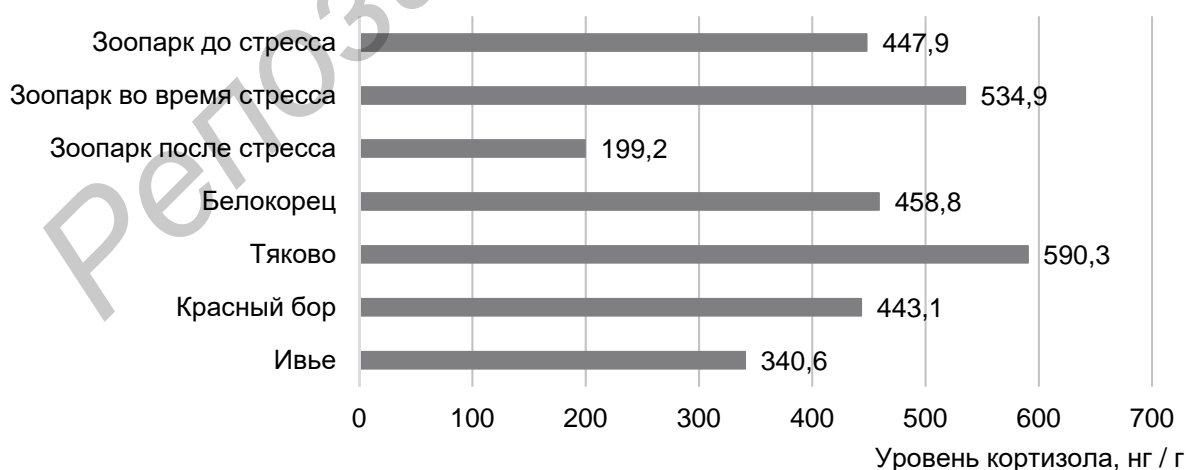


Рисунок 1. — Среднее значение уровня кортизола (нг / г) в экскрементах благородного оленя из разных мест содержания

Figure 1. — Average cortisol levels (ng / g) in red deer excrement from different holding locations

Т а б л и ц а 1. — Средний уровень кортизола в экскрементах благородных оленей в зависимости от пола и возраста из разных мест содержания

T a b l e 1. — Average cortisol levels in red deer excrement depending on sex and age from different habitats

Место содержания	Пол и возраст	Содержание кортизола, нг / г		Примечание	
		в среднем	ошибка средней (SE)		
Зоопарк, до стресса	Взрослый самец	447,9	18,14	Контроль	
Зоопарк, во время стресса	Взрослый самец	534,9	26,00		
Зоопарк, после стресса	Взрослый самец	199,2	10,90		
Белокорец	Взрослые самцы	438,3	64,44	Вольное содержание	
	Взрослые самки	409,0	47,65		
	Сеголетки	529,0	84,07		
	Среднее	458,8			
Тяково	Взрослые самцы	801,8	89,72		
	Взрослые самки	617,3	63,52		
	Сеголетки	373,4	70,10		
	Среднее	590,3			
Красный бор	Взрослые самцы	559,6	34,68		Вольерное содержание
	Взрослые самки	352,8	27,43		
	Сеголетки	416,9	31,93		
	Среднее	443,1			
Ивьё	Взрослые самцы	380,3	85,36		
	Взрослые самки	405,3	32,79		
	Сеголетки	236,3	26,06		
	Среднее	340,6			

Сравнение содержания кортизола у благородного оленя из Минского зоопарка до и во время воздействия стрессового фактора показало достоверные статистические различия ($t = -2,83$; $p = 0,007$). Поскольку пробы экскрементов оленя для контроля собирались 29—31 декабря (т. е. в период новогодних празднеств), а Минский зоопарк расположен на окраине крупного города в окружении жилой застройки, в эти дни животные в зоопарке, вероятнее всего, уже находились в стрессовой ситуации от непривычных, резких и громких звуков разрывов салютов и петард. На рисунке отмечен высокий уровень кортизола в предновогодние и новогодние праздники, во время специально созданной стрессовой ситуации (опыт), заметно меньший уровень кортизола через две недели (более чем в два раза).

Полученные данные указывают, что уровень кортизола у благородных оленей довольно высок как при их содержании в охотничьих вольерах (Ивьё, Красный Бор), так и на воле (Тяково, Белокорец) и соответствует таковому уровню у практически ручных особей оленя в зоопарке при наличии стрессовой ситуации (взрывы петард и салютов), что наблюдалось в предновогодние и новогодние праздники (взрывы на расстоянии), непосредственно во время опыта (взрывы около вольера) и после его прекращения. При этом на всех местах проведения исследования прослеживается тенденция, что наибольший уровень кортизола у взрослых самцов, а наименьший — у сеголеток. Это можно объяснить особенностями социальной структуры оленя, построенной вокруг модели размножения: половозрелые самцы и самки живут отдельно в течение года, кроме брачного периода. Самки же с сеголетками обитают семейными группами, что, по-видимому, и создает более благоприятные условия защиты от хищников, позволяя эффективно отслеживать их появление и быть готовыми к предупреждению нападения.

Двухмерный дисперсионный анализ показал статистически значимое влияние на содержание кортизола в экскрементах благородных оленей факторов «место» ($F = 9,45$; $p = 0,00001$) и «пол—возраст» ($F = 6,99$; $p = 0,001$) как по отдельности, так и совместно ($F = 4,24$; $p = 0,0007$). Это говорит о том, что уровень кортизола отличается в разных местах содержания животных. Фактор «место» в данном случае представляет собой «черный ящик» в экологическом смысле, т. е. не известны точные значения факторов и процессов, протекающих в нем, известно лишь выходное значение исследуемого параметра. При этом у благородных оленей, обитающих на воле, содержание кортизола статистически достоверно больше, чем у вольерных ($t = -3,34$; $p = 0,001$).

Из исследуемых территорий наименьший уровень кортизола отмечен у оленей, живущих в охотничьем вольере в Ивье. При попарном сравнении он достоверно отличается от всех других и контроля ($t \in [-4,19, -2,78]$; $p \in [0,000004, 0,011]$). По всей видимости, этому способствует не столько видовой состав, отсутствие хищников и регулярная подкормка, сколько небольшая плотность группировки животных в вольере (0,45 особи / га). Этот вывод подтверждается и тем, что при прочих схожих условиях содержания оленей (одинаковый видовой состав и схожая структура) в Красном бору, где довольно большая плотность копытных (1,05 особи / га), содержание кортизола у оленей было больше, чем в Ивье.

Уровень стресса у благородных оленей из Тяково был самым большим и сравним с таковым у животных из Минского зоопарка в условиях стрессовой ситуации (различия уровня кортизола статистически недостоверны: $t = 0,80$; $p = 0,43$). При этом животные из Тяково живут в естественной среде обитания в условиях отсутствия охоты, наличия плотного населения других видов копытных и хищников, в отличие от особей, обитающих в Белокорце, где ведется охота, а популяции копытных и хищников менее плотные. Вероятно, такой высокий уровень стресса животных в Тяково даже при отсутствии охоты обусловлен наличием хищников (волк, рысь и медведь) и, возможно, конкурентов (тарпановидная лошадь, зубр, лось, косуля).

Сопоставляя данные по стереотипному поведению, содержанию кортизола и условиям обитания благородного оленя, можно сказать, что при достаточной обеспеченности кормами на уровень стресса влияют плотность популяции, наличие хищников и ведение охоты.

Заключение. Благородные олени в неволе имеют разные концентрации кортизола и, вероятно, испытывают разную степень стресса, по-разному адаптируются к условиям содержания. Эти процессы можно выявить путем наблюдения за их поведением и установлением наличия поведенческих отклонений (аномальная агрессивность, стереотипное поведение и др.). В Беларуси у благородного оленя не выявлено связи между условиями содержания в вольерах и проявлением стереотипного поведения, отмечены только единичные случаи стереотипных форм локомоторного и пищевого поведения.

Для установления уровня стресса у благородного оленя возможно применение метода определения содержания кортизола в экскрементах. В Беларуси благородный олень в неволе испытывает меньший стресс по сравнению с особями, обитающими на воле. Частое присутствие человека, наличие хищников и проведение охоты в естественной среде обитания и в неволе являются основными факторами стресса для диких животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке БРФФИ (договор от 1 ноября 2022 года № Б23КИ-015).

Список цитируемых источников

1. Morgan, K. N. Sources of stress in captivity / K. N. Morgan, C. T. Tromborg // Applied Animal Behaviour Science. — 2006. — No. 102. — P. 262—302. DOI: 10.1016/j.applanim.2006.05.032
2. Drivers of stereotypic behaviour and physiological stress among captive jungle cat (*Felis chaus* Schreber, 1777) in India / L. Marinath, J. Vaz, D. Kumar [et al.] // Physiology & Behavior. — 2019. — Vol. 210. — P. 112651. — DOI: 10.1016/j.physbeh.2019.112651.

3. Effect of stocking density on growth and survival of juvenile Manila clams (*Ruditapes philippinarum*) farmed in suspended lanterns in a North Italian lagoon / F. Bordignon, A. Trocino, E. Rossetti [et al.] // *Aquaculture Reports*. — 2021. — Vol. 20. — P. 100719. — DOI: 10.1016/j.aqrep.2021.100719.
4. Experimental manipulation of breeding density and litter size: effects on reproductive success in the bank vole / E. Koskela, T. Mappes, H. Ylo-Nen // *Journal of Animal Ecology*. — 1999. — Vol. 68, iss. 3. — P. 513—521. — DOI: 10.1046/j.1365-2656.1999.00308.x.
5. The influence of stocking density and enrichment on the occurrence of feather pecking and aggressive pecking behavior in laying hen chicks / M. Zepp, H. Louton, M. Erhard [et al.] // *Journal of Veterinary Behavior*. — 2018. — Vol. 24 — P. 9—18. — DOI: 10.1016/j.yhbeh.2020.104838.
6. High housing density increases stress hormone- or disease-associated fecal microbiota in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*) / J. Liu, S. Huang, G. Li [et al.] // *Hormones and Behavior*. — 2020. — Vol. 126 — P. 104838. — DOI: 10.1016/j.yhbeh.2020.104838.
7. *Mason, G. J.* Stereotypies: a critical review / G. J. Mason // *Animal Behaviour*. — 1991. — Vol. 41, iss. 6. — P. 1015—1037. — DOI: 10.1016/S0003-3472(05)80640-2.
8. Influence of stocking density on the stereotypic behavior, fecal cortisol and musk secretion of captive male Alpine musk deer (*Moschus chrysogaster*) / Q. Lv, X. Zhou, X. Lu [et al.] // *Biologia*. — 2023. — Vol. 78, iss. 11. — P. 3135—3142. — DOI: 10.1007/s11756-023-01428-0.
9. Effects of social stress on the welfare of captive male Alpine musk deer: Stereotypic behavior, fecal cortisol, and musk secretion / X. Zhou, Q. Lv, Y. Qin [et al.] // *Applied Animal Behaviour Science*. — 2023. — Vol. 258. — P. 105828. — DOI: 10.1016/j.applanim.2022.105828.
10. Activity of the hypothalamo-pituitary-adrenals axis in the Siberian tiger (*Panthera tigris altaica*) in captivity and in the wild, and its dynamics throughout the year / S. V. Naidenko, E. A. Ivanov, V. S. Lukarevskii [et al.] // *Biol Bull Russ Acad Sci*. — 2011. — Vol. 38, iss. 3. — P. 301—305. — DOI: 10.1134/S1062359011030095.
11. Comparison of tigers' fecal glucocorticoids level in two extreme habitats / S. V. Naidenko, M. A. Berezhnoi, V. Kumar, G. Umopathy // *PLoS ONE*. — 2019. — Vol. 14, iss. 4. — DOI: 10.1371/journal.pone.0214447.
12. Monitoring testicular activity of male Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian (*Lynx pardinus*) lynx by fecal testosterone metabolite measurement / K. Jewgenow, S. V. Naidenko, F. Goeritz [et al.] // *General and Comparative Endocrinology*. — 2006. — Vol. 149. — P. 151—158.
13. Androgen and androgen metabolite levels in serum and urine of East African chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*): Comparison of EIA and LC-MS analyses / A. Preis, L. Mugisha, B. Hauser [et al.] // *General and Comparative Endocrinology*. — 2011. — Vol. 174, iss. 3. — P. 335—343. — DOI: 10.1016/j.ygcen.2011.09.010.
14. Quantifying long-term stress in brown bears with the hair cortisol concentration: a biomarker that may be confounded by rapid changes in response to capture and handling / M. Cattet, B. J. Macbeth, D. M. Jan [et al.] // *Conservation Physiology*. — 2014. — Vol. 2, iss. 1. — DOI: 10.1093/conphys/cou026.
15. *Moreira, N.* Reproductive steroid hormones and ovarian activity in felids of the *Leopardus* genus / N. Moreira, E. L. A. Monteiro-Filho, W. Moraes [et al.] // *Zoo Biology*. — 2001. — Vol. 20, iss. 2. — P. 103—116. DOI: 10.1002/zoo.1010.
16. *Dehnhard, M.* Comparative metabolism of PGFM (13,14-dihydro-15-keto-PGF₂α) in feces of felids / M. Dehnhard, S. V. Naidenko, K. Jewgenow // *Theriogenology*. — 2014. — Vol. 81, iss. 5. — P. 733—743. — DOI: 10.1016/j.theriogenology.2013.12.007.
17. Distinguishing the Impacts of Inadequate Prey and Vessel Traffic on an Endangered Killer Whale (*Orcinus orca*) Population / K. L. Ayres, R. K. Booth, J. A. Hempelmann [et al.] // *PLoS ONE*. — 2012. — Vol. 7, iss. 6. — DOI: 10.1371/journal.pone.0036842.

References

1. Morgan K. N., Tromborg C. T. Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science*, 2006, no. 102, pp. 262—302. DOI: 10.1016/j.applanim.2006.05.032
2. Marinath L., Vaz J., Kumar D. et al. Drivers of stereotypic behaviour and physiological stress among captive jungle cat (*Felis chaus* Schreber, 1777) in India. *Physiology & Behavior*, 2019, vol. 210, pp. 112651. DOI: 10.1016/j.physbeh.2019.112651
3. Bordignon F., Trocino A., Rossetti E. et al. Effect of stocking density on growth and survival of juvenile Manila clams (*Ruditapes philippinarum*) farmed in suspended lanterns in a North Italian lagoon. *Aquaculture Reports*, 2021, vol. 20, pp. 100719. DOI: 10.1016/j.aqrep.2021.100719
4. Koskela E., Mappes T., Ylo-Nen H. Experimental manipulation of breeding density and litter size: effects on reproductive success in the bank vole. *Journal of Animal Ecology*, 1999, vol. 68, iss. 3, pp 513—521. DOI: 10.1046/j.1365-2656.1999.00308.x

5. Zepp M., Louton H., Erhard M. et al. The influence of stocking density and enrichment on the occurrence of feather pecking and aggressive pecking behavior in laying hen chicks. *Journal of Veterinary Behavior*, 2018, vol. 24, pp. 9—18. DOI: 10.1016/j.yhbeh.2020.104838
6. Liu J., Huang S., Li G. et al. High housing density increases stress hormone- or disease-associated fecal microbiota in male Brandt's voles (*Lasiopodomys brandtii*). *Hormones and Behavior*, 2020, vol. 126, pp. 104838. DOI: 10.1016/j.yhbeh.2020.104838
7. Mason G. J. Stereotypies: a critical review. *Animal Behaviour*, 1991, vol. 41, iss. 6, pp. 1015—1037. DOI: 10.1016/S0003-3472(05)80640-2
8. Lv Q., Zhou X., Lu X. et al. Influence of stocking density on the stereotypic behavior, fecal cortisol and musk secretion of captive male Alpine musk deer (*Moschus chrysogaster*). *Biologia*, 2023, vol. 78, iss. 11, pp. 3135—3142. DOI: 10.1007/s11756-023-01428-0
9. Zhou X., Lv Q., Qin Y. et al. Effects of social stress on the welfare of captive male Alpine musk deer: Stereotypic behavior, fecal cortisol, and musk secretion. *Applied Animal Behaviour Science*, 2023, vol. 258, pp. 105828. DOI: 10.1016/j.applanim.2022.105828
10. Naidenko S. V., Ivanov E. A., Lukarevskii V. S. et al. Activity of the hypothalamo-pituitary-adrenals axis in the Siberian tiger (*Panthera tigris altaica*) in captivity and in the wild, and its dynamics throughout the year. *Biol Bull Russ Acad Sci*, 2011, vol. 38, iss. 3, pp. 301—305. DOI: 10.1134/S1062359011030095
11. Naidenko S. V., Berezhnoi M. A., Kumar V., Umapathy G. Comparison of tigers' fecal glucocorticoids level in two extreme habitats. *PLoS ONE*, 2019, vol. 14, iss. 4, pp. e0214447. DOI: 10.1371/journal.pone.0214447
12. Jewgenow K., Naidenko S. V., Goeritz F. et al. Monitoring testicular activity of male Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian (*Lynx pardinus*) lynx by fecal testosterone metabolite measurement. *General and Comparative Endocrinology*, 2006, vol. 149, pp. 151—158.
13. Preis A., Mugisha L., Hauser B. et al. Androgen and androgen metabolite levels in serum and urine of East African chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*): Comparison of EIA and LC-MS analyses. *General and Comparative Endocrinology*, 2011, vol. 174, iss. 3, pp. 335—343. DOI: 10.1016/j.ygcen.2011.09.010
14. Cattet M., Macbeth B. J., Janz D. M. et al. Quantifying long-term stress in brown bears with the hair cortisol concentration: a biomarker that may be confounded by rapid changes in response to capture and handling. *Conservation Physiology*, 2014, vol. 2, iss. 1. DOI: 10.1093/conphys/cou026
15. Moreira N., Monteiro-Filho E. L. A., Moraes W., et al. Reproductive steroid hormones and ovarian activity in felids of the Leopardus genus. *Zoo Biology*, 2001, vol. 20, iss. 2, pp. 103—116. DOI: 10.1002/zoo.1010
16. Dehnhard M., Naidenko S. V., Jewgenow K. Comparative metabolism of PGFM (13,14-dihydro-15-keto-PGF₂α) in feces of felids. *Theriogenology*, 2014, vol. 81, iss. 5, pp. 733—743. DOI: 10.1016/j.theriogenology.2013.12.007
17. Ayres K. L., Booth R. K., Hempelmann J. A. et al. Distinguishing the Impacts of Inadequate Prey and Vessel Traffic on an Endangered Killer Whale (*Orcinus orca*) Population. *PLoS ONE*, 2012, vol. 7, iss. 6. DOI: 10.1371/journal.pone.0036842

Поступила в редакцию 04.04.2025.