

УДК 599.742.73

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ В ПЕРИОД ВЫРАЩИВАНИЯ ПОТОМСТВА У САМОК ДОМАШНЕЙ КОШКИ (*FELIS CATUS*; FELIDAE, MAMMALIA)

Г. С. Алексеева, С. В. Найденко

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: gal.ser.alekseeva@gmail.com*

Поступила в редакцию 23.06.14 г.

Изменение массы тела и уровня стероидных гормонов в период выращивания потомства у самок домашней кошки (*Felis catus*; Felidae, Mammalia). – Алексеева Г. С., Найденко С. В. – Физиологическое состояние самок млекопитающих в период выращивания потомства малоизучено. Целью работы было оценить изменение уровня стероидных гормонов в период лактации и сопоставить его с изменением массы тела у самок домашней кошки. Описана динамика концентраций таких стероидных гормонов, как эстрадиол, прогестерон, тестостерон и кортизол. Обнаружена положительная корреляция между уровнями эстрадиола и тестостерона у самок в период выращивания потомства. Между динамикой уровня кортизола и массы тела у самок была показана отрицательная взаимосвязь в период лактации. Полученные результаты позволяют рассматривать конец первого месяца лактации как наиболее затратный период для организма самок домашней кошки.

Ключевые слова: стероидные гормоны, масса тела, лактация, домашняя кошка.

Changes of body weight and steroid hormones level during offspring growth in domestic cat females (*Felis catus*; Felidae, Mammalia). – Alekseeva G. S. and Naidenko S. V. – The physiological state of mammalian females during the period of offspring growth is insufficiently known. The aim of this study was to estimate changes in the steroid hormones level during lactation and to compare it with changes in the body weight of domestic cat females. The dynamics of such steroid hormones as estradiol, progesterone, testosterone and cortisol is described. A positive correlation between the estradiol and testosterone levels during the period of offspring growth was found out. A negative correlation between the dynamics of the cortisol level and body weight of females during lactation is shown. The results obtained enable us to consider the end of the first month of lactation as the period of the highest costs for the organism of domestic cat females.

Key words: steroid hormones, body mass, lactation, domestic cat.

ВВЕДЕНИЕ

Домашняя кошка – наиболее широко распространенный представитель семейства кошачьих на Земле, встречающийся и за полярным кругом, и в пустынных районах планеты. Успех домашней кошки как вида во многом определяется ее интенсивным размножением (до трёх раз в году при размере выводка до 8 котят (Liberg, 1983; Deag et al., 1987)). Особенности физиологии размножения, как и репродуктивные стратегии свободноживущих домашних кошек, неоднократно описаны в литературе. Показано, что развитие детенышей в выводке во многом зависит от его величины (Deag et al., 1987; Mendl, 1988): котята в маленьких выводках растут быстрее, чем в крупных. Детально описаны элементы молочного вскармли-

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

вания у домашних кошек, в том числе конкуренция сибсов и частота кормления (Hudson et al., 2009; Hudson, Distel, 2013). Вместе с тем физиологическое состояние самок в течение лактации и его изменения по мере взросления детенышей ранее описано не было, прослежена была лишь динамика массы тела кормящих самок (Deag et al., 1987). Динамика гормонального уровня (в первую очередь изменений уровня стероидных гормонов) была описана для домашней кошки только в период беременности (Coscannon, 1989; Swanson et al., 1995) и в ходе годового цикла (Павлова и др., 2014). Цель настоящего исследования – оценить изменение уровня стероидных гормонов у самок домашней кошки в период лактации и сопоставить их с изменением массы тела.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа была проведена в 2011 – 2013 гг. на научно-экспериментальной базе (НЭБ) «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН, расположенной в 50 км к северо-востоку от Москвы (56°00' с.ш., 38°22' в.д.). Средняя годовая температура воздуха на НЭБ «Черноголовка» +3.5... –4.3°C; средняя температура воздуха в июле +19°C, в январе -11°C.

Объектами исследования были 15 половозрелых самок домашней кошки (*Felis catus* Linnaeus, 1758) с выводками из колонии, существующей на базе уже около 10 лет. Самки размножались не более одного раза в году. Роды отмечали в 2011 г. 27 августа (один выводок), в 2012 г. с 19 мая по 29 июня (пять выводков), в 2013 г. с 7 мая по 24 июля (9 выводков). Размер выводков варьировал от 1 до 7 котят (1 – один выводок; 2 – три выводка, 3 – три выводка, 4 – четыре выводка, 5 – два выводка, 6 – один выводок, 7 – один выводок). В период проведения исследования животные содержались на открытом воздухе при естественном световом и температурном режиме в специальном комплексе вольер, состоящем из 20 клеток, каждая площадью 2 м² (1×2×2 м), сконструированных из сетки-рабицы, натянутой на деревянный каркас. Все клетки сообщались друг с другом через общий коридор, в который открывались двери клеток. В каждой из клеток находилось искусственное убежище для животных (деревянный домик) размером 80×50×60 см. Основу рациона животных составляло мясо кур. Шесть раз в неделю каждая самка получала 0.25 – 0.5 кг мяса. Водой животные были обеспечены *ad libitum*. После перехода котят на питание мясным кормом суточный рацион самок с выводками увеличивали примерно в 1.5 раза.

Взвешивание и взятие крови у самок проводили до ссаживания с самцами (точка X) и каждые 2 недели с момента родов (в течение суток после родов) и до окончания лактации (10 недель жизни котят). Для определения массы тела животных взвешивали с помощью электронных весов RST Sweden с точностью до 10 г. Забор крови для определения уровня стероидных гормонов (эстрадиола, прогестерона, тестостерона и кортизола) проводили из паховой вены (0.1 – 1 мл). Продолжительность временного интервала с момента отлова животного до первого взятия крови составляла не более 10 мин, что позволяет рассматривать уровень кортизола в плазме крови как базальный (Carlstead et al., 1993). Сбор образцов крови прово-

дили в утренние часы (9 – 12 часов) для минимизации суточных колебаний концентрации гормонов.

Сыворотку крови отделяли с помощью центрифугирования при 6000 об./мин на протяжении 20 мин и отбирали микропипеткой переменного объема в чистую пробирку Эппендорфа. После этого сыворотку замораживали при температуре -18°C и хранили до проведения анализа. Перед измерениями образцы размораживали. Определение уровня стероидных гормонов проводили методом иммуноферментного анализа с использованием наборов компании «Иммунотех» (Москва, Россия) для прогестерона, тестостерона и кортизола и компании «Хема-Медика» (Москва, Россия) для эстрадиола.

Оценку концентрации гормонов проводили с помощью планшетного спектрофотометра производства компании «ThermoElectron», с программным обеспечением «Multiscan Magic», измеряя оптическую плотность в ячейках планшета при длинах волн 450 и 620 нм и сравнивая ее со стандартными значениями. Измерения проводились в дубликатах с определением коэффициента вариации. При коэффициенте вариации (CV) более 10% измерения проводили повторно, при CV менее 10% принималось среднее значение концентрации гормонов для дальнейшего анализа. Межпланшетные коэффициенты вариации составили: для эстрадиола с концентрацией образца 0.82 нг/мл – 13.2% ($n = 15$), для прогестерона с концентрацией образца 3.1 нг/мл – 14.9% ($n = 14$), для тестостерона с концентрацией образца 2.9 нг/мл – 21.4 % ($n = 15$), для кортизола с концентрацией образца 200 нг/мл – 27.3% ($n = 21$) (n – количество использованных планшетов). Средний коэффициент вариации парных образцов (внутрипланшетный) составил для эстрадиола $2.03 \pm 0.14\%$ ($n = 210$), прогестерона – $2.57 \pm 0.17\%$ ($n = 208$), тестостерона – $1.81 \pm 0.11\%$ ($n = 202$), кортизола – $2.59 \pm 0.16\%$ ($n = 219$) (n – количество измеренных образцов).

Статистический анализ полученных данных проводили в программе Statistica 8.0. Данные на диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($M \pm SE$). При определении динамики массы тела и уровня стероидных гормонов у самок использовали критерий Фридмана (Friedman ANOVA). Для выявления связи между концентрациями стероидных гормонов и массой тела самок применяли корреляцию Спирмана (Spearman rank order correlations).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Концентрации эстрадиола и тестостерона у самок снижались к моменту родов более чем в 4 раза по сравнению с периодом эструса (точка X) (с 1.22 ± 0.53 до 0.28 ± 0.09 нг/мл для эстрадиола и с 1.25 ± 0.62 до 0.28 ± 0.05 нг/мл для тестостерона) и затем постепенно увеличивались по мере взросления детенышей (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 20.39 - 23.23$, $p < 0.05$) (рис. 1). При этом уровни этих половых стероидных гормонов сильно коррелировали между собой на всем протяжении исследуемого периода (коэффициент корреляции Спирмана: $N = 7$, $R = 0.93$, $p < 0.05$). Концентрация прогестерона у самок достоверно не изменялась в период выращивания потомства (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 7.71$, ns) (см. рис. 1).

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

Уровень кортизола у самок к моменту родов снижался почти в 2 раза (с 242.79 ± 59.91 до 129.11 ± 27.62 нг/мл), после чего возрастал, достигая максимума значений к 4-м неделям лактации (292.26 ± 57.35 нг/мл), и затем постепенно уменьшался до 8 недель лактации (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 12.70$, $p < 0.05$) (рис. 2).

Масса тела самок достоверно изменялась в период выращивания потомства (критерий Фридмана: $N = 14$, $df = 6$, $T = 29.78$, $p < 0.05$) (см. рис. 2). После родов самки весили в среднем на 429 ± 69 г больше, чем перед спариваниями с самцами весной (в точке X). В течение четырёх недель лактации масса самок снижалась, а затем начинала восстанавливаться. При этом наибольшая потеря массы происходила в первые 2 недели лактации (285 ± 74 г).

Между динамикой уровня кортизола и массы тела у самок была обнаружена отрицательная взаимосвязь (коэффициент корреляции Спирмана: $N = 7$, $R = -0.75$, $p = 0.05$) (см. рис. 2). Причем наиболее сильно данная взаимосвязь проявлялась в течение первых 6 недель лактации (коэффициент корреляции Спирмана: $N = 7$, $R = -0.90$, $p = 0.04$).

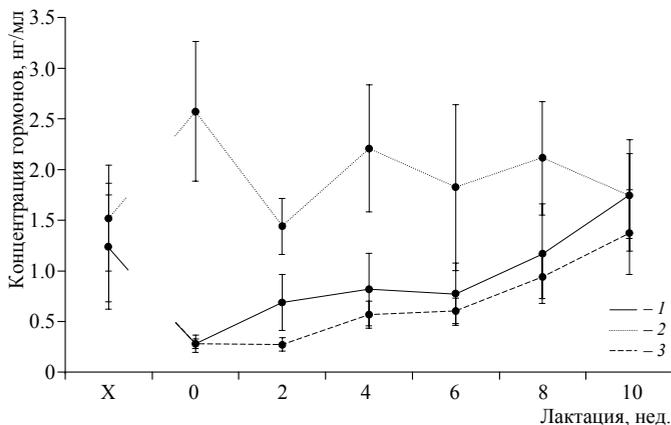


Рис. 1. Динамика уровня половых стероидных гормонов в период выращивания потомства у самок домашней кошки: 1 – эстрадиол, 2 – прогестерон, 3 – тестостерон

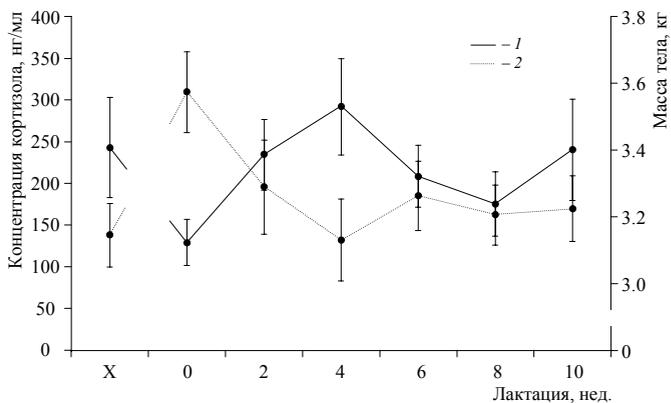


Рис. 2. Динамика уровня кортизола и массы тела в период выращивания потомства у самок домашней кошки: 1 – кортизол, 2 – масса тела

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменение уровня стероидных гормонов у самок млекопитающих рассматривается в основном в период беременности и родов (Крученкова, 2009; Levy,

Fleming, 2006), особое внимание уделяется эстроген-прогестероновому сдвигу перед родами (Moltz et al., 1970; Numan, Insel, 2003). Тем не менее, изменение уровня стероидных гормонов в период лактации, в том числе и у домашних кошек, остается практически неисследованным. В настоящей работе мы не проводили серийных заборов крови в период беременности, что не позволяет отследить эстроген-прогестероновый сдвиг, в том числе увеличение уровня эстрадиола к родам. Существенное снижение его уровня по сравнению с точкой *X* перед началом спариваний объясняется тем, что в последнем случае самки были в состоянии эструса. Эстрадиол обычно рассматривается как гормон, позитивно коррелирующий с проявлением материнского поведения у млекопитающих (Bridges, 1984; Shipka, Ford, 1991). Однако его временная динамика у домашней кошки не подтверждает подобный тезис: по мере взросления котят и уменьшения интенсивности материнского поведения у домашней кошки (Алексеева, Найденко, 2014), как и у других кошачьих (Чагаева, Найденко, 2012), уровень эстрадиола у самок постепенно возрастает. По-видимому, это связано в первую очередь с вступлением самок в следующий цикл размножения, наступлением эструса и увеличением среднего уровня эстрадиола у самок. Причем по мере взросления котят доля самок, приходящих в охоту, увеличивается, что отражается и на среднем уровне эстрадиола.

Средний уровень прогестерона у самок не меняется достоверно в период лактации и составляет 1.5 – 2.5 нг/мл. Для рода рысей (*Lynx Cerr*, 1792) крайне высокий уровень прогестерона у самок в период лактации и продолжительная активность жёлтых тел после родов рассматриваются как механизм, препятствующий наступлению последующего эструса и определяющий размножение рысей один раз в год (Goritz et al., 2009; Dehnhard et al., 2010). Для домашней кошки характерно неоднократное размножение самок в течение года, и уже сразу после родов уровень прогестерона поддерживается на достаточно низком уровне, не препятствуя наступлению очередного эструса уже через 15 – 20 суток после родов.

Уровень тестостерона у самок сразу после родов был минимальным для всего периода лактации. Тестостерон известен как гормон, оказывающий ингибирующее действие на проявление родительского поведения у самцов целого ряда млекопитающих (Громов, Вознесенская, 2009, 2010; Wingfield et al., 1990; Clark, Galef, 2000), вместе с тем его влияние на материнское поведение самок слабо изучено. Существуют лишь единичные работы по изучению взаимосвязи уровня тестостерона в период беременности и материнского поведения млекопитающих (Fuller et al., 1970; Bridges, Russel, 1981), в том числе и для кошачьих (Чагаева, 2012). В последнем исследовании было показано, что уровень тестостерона в сыворотке крови самок рысей в 15 дней беременности отрицательно коррелировал с интенсивностью материнского поведения в первый месяц лактации. Для домашней кошки рассмотрение изменений индивидуального уровня тестостерона и особенностей материнского поведения самок лишь предстоит, однако в период лактации по мере взросления детенышей уровень тестостерона у самок постепенно увеличивался (в 10 недель лактации был в 6 раз выше, чем после родов). В норме по мере роста детенышей у кошачьих интенсивность материнского поведения постепенно снижается (Чагаева, Найденко, 2012), соответственно увеличение уровня тестостерона

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

у самок, по-видимому, сопровождается снижением интенсивности материнского поведения.

Отдельного упоминания заслуживают сходные динамики уровней тестостерона и эстрадиола в период лактации. Столь высокая корреляция, вероятно, объясняется тем, что в процессе синтеза эстрадиола тестостерон является его последним предшественником. Кроме того, тестостерон может образовываться и в результате метаболизма эстрадиола (Розен, 1994). Это, вероятно, может приводить к скоррелированности изменений уровней этих двух стероидных гормонов в течение лактации у самок домашней кошки.

Уровень кортизола в плазме крови лактирующих самок изменялся достоверно и коррелировал с изменением массы тела. Максимальным уровень кортизола был в 4 недели лактации, а затем постепенно снижался. Масса самок была минимальной в период лактации также в этот период. Изменения массы тела могут рассматриваться как показатели энергетических потерь и уровня метаболизма (Speakman, 2001). Действительно, для домашней кошки показано существенное снижение массы тела к концу 4-й недели лактации, когда потребности молодняка в материнском молоке максимальны (Ofstedal, 1981) и детеныши лишь начинают пробовать твердый корм. Уже к концу 6-й недели котята активно поедают мясной корм, снижая тем самым нагрузку на самку, что находит отражение в изменении как массы тела самки, так и в уровне глюкокортикоидов у нее. Концентрация глюкокортикоидов часто рассматривается как показатель стресса у животных (Mcewen, Wingfield, 2003; Romero et al., 2009; Nau et al., 2010; Romero, 2012). Кроме того, изменения в уровне глюкокортикоидов отмечаются при увеличении нагрузок на организм и необходимости мобилизации внутренних ресурсов (Barcellos et al., 2010). Уровень глюкокортикоидов служит хорошим показателем интенсивности обмена в организме (Nau et al., 2010; Rivers et al., 2012). Резкое увеличение нагрузки на организм самки к концу 4-й недели лактации по мере взросления детенышей и увеличения их потребности в корме приводит к интенсификации обменных процессов у самки и увеличению уровня глюкокортикоидов. С момента перехода котят на мясной корм организм самки начинает постепенно восстанавливаться (снижается уровень глюкокортикоидов и увеличивается масса тела).

Таким образом, изменения уровня стероидных гормонов и массы тела позволяют рассматривать конец первого месяца лактации как наиболее затратный период для организма самок домашней кошки. Насколько сильно величина этих нагрузок связана с размером выводка и материнским вкладом самок, остается пока неясным.

Авторы выражают благодарность М. Н. Ерофеевой, Е. В. Павловой, Ю. А. Лощагиной, А. Л. Антоневиц и Е. А. Иванову за помощь в сборе материала и обсуждение работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 13-04-01465).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеева Г. С., Найденко С. В. Взаимосвязь уровня стероидных гормонов и интенсивности материнского поведения у домашней кошки (*Felis catus*) // Поведение и поведенче-

ская экология млекопитающих : материалы 3-й науч. конф. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2014. С. 4.

Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*) // Докл. РАН. 2009. Т. 427, № 1. С. 129 – 131.

Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) // Докл. РАН. 2010. Т. 431, № 1. С. 139 – 141.

Крученкова Е. П. Гормональные и нейробиологические механизмы материнского поведения // Материнское поведение млекопитающих. М. : КРАСАНД, 2009. С. 27 – 42.

Павлова Е. В., Потапшикова Е. В., Сивуха А. С., Ерофеева М. Н., Рожнов В. В., Найденко С. В. Анализ динамики глюкокортикоидов у домашней кошки (*Felis catus*) на фоне сезонной эндокринной активности гонад // Зоол. журн. 2014. Т. 93, № 12. С. 1445 – 1453.

Розен В. Б. Основы эндокринологии. М. : Изд-во МГУ, 1994. 384 с.

Чагаева А. А. Особенности внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx* L.) в период раннего постнатального онтогенеза : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2012. 24 с.

Чагаева А. А., Найденко С. В. Материнское поведение евразийской рыси в период раннего постнатального онтогенеза детенышей // Изв. РАН. Сер. биол. 2012. № 1. С. 54 – 60.

Barcellos L. J. G., Marquese A., Trapp M., Quevedo R. M., Ferreira D. The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundiá *Rhamdia quelen* // Aquaculture. 2010. Vol. 300. P. 231 – 236.

Bridges R. S. A quantitative analysis of the roles of dosage, sequence, and duration of estradiol and progesterone exposure in the regulation of maternal behavior in the rat // Endocrinology. 1984. Vol. 114, № 3. P. 930 – 940.

Bridges R. S., Russel D. W. Steroidal interactions in the regulation of maternal behaviour in virgin female rats: effects of testosterone, dihydrotestosterone, oestradiol, progesterone and the aromatase inhibitor, 1,4,6-androstatriene-3,17-dione // J. Endocrinology. 1981. Vol. 90, № 1. P. 31 – 40.

Carlstead K., Brown J. L., Strawn W. Behavioral and physiological correlates of stress in laboratory cats // Appl. Anim. Behav. Sci. 1993. Vol. 38. P. 143 – 158.

Clark M. M., Galef B. G. Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting // Anim. Behav. 2000. Vol. 59. P. 801 – 806.

Concannon P. W. Induction of fertile oestrus in anoestrous dogs by constant infusion of GnRH agonist // J. Reprod Fertil Suppl. 1989. Vol. 39. P. 149 – 160.

Deag J. M., Lawrence C. E., Manning A. The consequences of differences in litter size for the nursing cat and her kittens // J. Zool. 1987. Vol. 213. P. 153 – 179.

Dehnhard M., Fanson K., Frank A., Naidenko S. V., Vargas A., Jewgenow K. Comparative metabolism of gestagens and estrogens in the four lynx species, the Eurasian (*Lynx lynx*), the Iberian (*L. pardinus*), the Canada lynx (*L. canadensis*) and the bobcat (*L. rufus*) // Gen. and Comp. Endocrinol. 2010. Vol. 167. P. 287 – 296.

Fuller G. B., Zarrow M. X., Anderson C. O., Denenberg V. H. Testosterone propionate during gestation in the rabbit : effect on subsequent maternal behavior // J. Reprod. Fert. 1970. Vol. 23. P. 285 – 290.

Goritz F., Dehnhard M., Hildebrandt T. B., Naidenko S. V., Vargas A., Martinez F., Lopez-Bao J. V., Palomares F., Jewgenow K. Non cat-like ovarian cycle in the Eurasian and the Iberian lynx : ultrasonographical and endocrinological analysis // Reprod. Dom. Animals. 2009. Vol. 44, № 2. P. 87 – 91.

ИЗМЕНЕНИЕ МАССЫ ТЕЛА И УРОВНЯ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ

Hau M., Ricklefs R. E., Wikelski M., Lee K. A., Brawn J. D. Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds // *Proc. Biol. Sci.* 2010. Vol. 277. P. 3203 – 3212.

Hudson R., Distel H. Fighting by kittens and piglets during suckling : What does it mean? // *Ethology*. 2013. Vol. 119. P. 353 – 359.

Hudson R., Raihani G., Gonzalez D., Bautista A., Distel H. Nipple preferences and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality // *Dev. Psychobiol.* 2009. Vol. 51. P. 322 – 332.

Levy F., Fleming A. S. The neurobiology of maternal behavior in mammals // *The development of social engagement : neurobiological perspectives* / eds. P. J. Marshall, N. A. Fox. Oxford : Oxford University Press, 2006. P. 197 – 244.

Liberg O. Courtship behavior and sexual selection of the domestic cat // *Appl. Anim. Ethol.* 1983. Vol. 10. P. 117 – 132.

Mcewen B. S., Wingfield J. C. The concept of allostasis in biology and biomedicine // *Hormones and Behavior*. 2003. Vol. 43. P. 2 – 15.

Mendl M. The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents) // *J. Zool.* 1988. Vol. 215. P. 15 – 34.

Moltz H., Lubin M., Leon M., Numan M. Hormonal induction of maternal behavior in ovariectomized nulliparous rat // *Physiol. and Behav.* 1970. Vol. 5. P. 1373 – 1377.

Numan M., Insel T. R. The neurobiology of parental behavior. New York : Springer-Verlag, 2003. 418 p.

Oftedal O. T. Milk, proteins and energy intakes of suckling mammalian young: a comparative study : Ph. D. Thesis / Cornell University, Ithaca. New York, 1981. 137 p.

Rivers J. W., Liebl A. L., Owen J. C., Martin L. B., Betts M. G. Baseline corticosterone is positively related to juvenile survival in a migrant passerine bird // *Funct. Ecol.* 2012. Vol. 26. P. 1127 – 1134.

Romero L. M. Using the reactive scope model to understand why stress physiology predicts survival during starvation in Galapagos marine iguanas // *Gen. and Comp. Endocrinol.* 2012. Vol. 176. P. 296 – 299.

Romero L. M., Dickens M. J., Cyr N. E. The Reactive Scope Model – a new model integrating homeostasis, allostasis, and stress // *Horm. and Behav.* 2009. Vol. 55. P. 375 – 389.

Shipka M. P., Ford S. P. Relationship of circulating oestrogen and progesterone concentrations during later pregnancy and the onset phase of maternal behaviour in the ewe // *App. Anim. Behav. Sci.* 1991. Vol. 31. P. 91 – 99.

Speakman J. R. Body composition analysis of animals : a handbook of non-destructive methods. Cambridge : Cambridge University Press, 2001. 242 p.

Swanson W. F., Roth T. L., Brown J. L., Wildt D. E. Relationship of circulating steroid hormones, luteal luteinizing hormone receptor and progesterone concentration, and embryonic mortality during early embryogenesis in the domestic cat // *Biol. of Reproduction*. 1995. Vol. 53, № 5. P. 1022 – 1029.

Wingfield J. C., Hegner R. E., Dufty A. M., Ball G. F. The «challenge hypothesis» : theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // *Amer. Nat.* 1990. Vol. 136. P. 829 – 846.