

Morphological and physiological adaptations of farmed red deer

N.D. Ovcharenko, E.A. Kuchina

Altai State University

656049 Altai Krai, Barnaul, Lenin St., 61

E-mail: ovcharenko-55@mail.ru, kuchina70@mail.ru

Submitted: 26.09.2017. Accepted: 25.11.2017

A comparative analysis of the structural and functional state of the organs of the peripheral endocrine system in red deer and other deer living in different conditions was carried out. Seasonal reorganization of the adrenal, thyroid, and endocrine parts of the testis underlies the morpho-physiological adaptive mechanisms in animals. We identified them as general biological and species-specific patterns, associated with the red deer with specific habitat conditions, especially in farming. Data on the morpho-functional status of ovaries in females of modern red deer also allow us to consider them being seasonally polyestrous. Thus, there are some data on the presence of 3-4 sexual cycles in the breeding season in female vapi. It was noted that even in the red deer females during the rut period there can be several ovulations, and in winter 18.5% of females undergo anovulatory sexual cycles, while the inadequate development of follicles is attributed to poor nutrition and insufficient iodine content in soil and water of Mountainous Altai. We supposed that long period of relatively high level of spermatogenic activity of the testes, found by us in the red deer, can be regarded as the adaptation of males to the seasonal polyestricity of females, which reflects the evolutionary history of the species.

Key words: red deer; adrenal glands; thyroid gland; endocrine part of the testis; structural and functional condition; seasonal changes

Морфофизиологические механизмы адаптации у марала (*Cervus elaphus sibiricus*, Severtzow, 1872) в условиях паркового содержания

Н.Д. Овчаренко, Е.А. Кучина

Алтайский государственный университет

656049 Алтайский край, г. Барнаул, ул. Ленина, 61

E-mail: ovcharenko-55@mail.ru, kuchina70@mail.ru

Проведен сравнительный анализ структурно-функционального состояния органов периферической эндокринной системы у марала и других оленей, обитающих в разных условиях. Сезонная перестройка надпочечников, щитовидной железы и эндокринной части семенника лежат в основе морфофизиологических адаптивных механизмов у животных. Выявлены как общебиологические закономерности, так и видоспецифические, связанные у марала с конкретными условиями обитания, в частности с парковым содержанием.

Ключевые слова: марал; надпочечники; щитовидная железа; эндокринная часть семенника; структурно-функциональное состояние; сезонные изменения

Изучение центральных и периферических регуляторно-адаптационных механизмов у высокоразвитых организмов относится к числу важных биологических проблем. У исследователей этого направления одно из первых мест занимает эндокринная система, вне деятельности которой нельзя представить такие процессы как рост и развитие организма, поддержание гомеостаза, адаптация, репродукция и многие другие, что и определяет актуальность проблемы (Aleshin, Gubskiy, 1983; Khmel'nitskiy, Stupina, 1989; Radchenko et al., 1991; Stadnikov, 1999).

У большинства организмов, обитающих в условиях смены климатических режимов, наблюдается наличие сезонных ритмов, охватывающих все системы органов животных, в том числе и эндокринную, которая наряду с нервной обеспечивает адаптацию организма к меняющимся условиям окружающей среды. Сезонные ритмы у каждого вида отражают взаимодействие годичного ритма сезонных изменений климатических факторов и эндогенных окологодичных (цирканнуальных) биоритмов и чем точнее последние у животных приурочены к определенному времени года, тем выше их адаптация к условиям обитания (Feldman, 1982; Dedov, 1992).

Согласно современной зоологической систематики все виды оленей относятся к типу Хордовые, классу Млекопитающие, отряду Парнокопытные, семейству Оленьи (Sokolov, 1979). Семейство Оленьи включает 12 родов, в том числе кабарог, косуля, лосей, северных оленей и настоящих оленей, обитающих на территории нашей страны. К настоящим оленям относится 12 видов, в том числе пятнистый олень и благородный олень, одним из подвидов последнего является марал (*Cervus elavus sibiricus*, Severtzov, 1872).

Из семи видов оленей, обитающих на территории России в фауне Алтая в диком виде встречаются шесть: кабарга, лось, косуля, пятнистый олень, северный олень, марал (Sobanskiy, 1988).

Маралы обитают в диком виде в Алтае – Саянской горной области, а в хозяйствах Алтайского края и Республики Алтай издавна разводятся с целью получения от них пантовой и другой полезной продукции, пользующейся огромным спросом на внешнем и внутреннем рынках. Как и все олени умеренных и северных широт, маралы являются сезонно размножающимися (Ovcharenko et al., 2010).

Биоритмы у животных проявляются в многочисленных адаптивных реакциях, охватывающих все системы органов на периодически изменяющиеся факторы среды. В поддержании сезонных биоритмов большое значение имеют гормональные сдвиги, которые приводят к тому, что у многих животных происходит сезонное изменение не только уровня обмена веществ, но и его характера; наступают качественные перестройки энергетического обмена и систем терморегуляции (Feldman, 1982).

На территории Сибири, по данным Н.Г. Шубина (1991), самыми мощными являются такие факторы, как температура, влажность, освещенность и доступность пищи. От них постоянно зависит жизнедеятельность организмов. На них животные отвечают адекватными реакциями не только поведенческого характера, но и морфофизиологического.

Нами изучены морфологические и гистохимические эквиваленты функционального состояния органов и периферической эндокринной системы марала и в частности щитовидной железы, надпочечников и семенников (Ovcharenko, 2000; 2003; Ovcharenko et al., 2010; Ovcharenko, Gribanova, 2016).

Установлено, что в целом изменения, происходящие в изученных железах в разные сезоны года у марала, отражают как общебиологические закономерности свойственные и другим животным, так и видоспецифические. Последние связаны с особенностями биологии оленьих, куда относится и марал, а также с конкретными условиями его обитания. Общебиологические закономерности объясняются в первую очередь тем, что деятельность компонентов эндокринной системы, регулируется гипоталамо-гипофизарной системой, что отмечают многие исследователи (Afonskiy, 1970; Aleshin, 1971; Kiselev, Agafonov, 1975; Teppermen, Teppermen, 1989; Bedrin et al., 1991; Denver, Harvey, 1991; Hill, Wang, 1991; Pracyls, Seidler, 1992; Stadnikov, 1999).

А.П. Голиков и П.П. Голиков (Golikov, Golikov, 1973) отмечают, что конкретный механизм сезонных колебаний функций эндокринных желез обусловлен изменениями на протяжении года продолжительности светового дня. Воздействие света на сетчатку глаза, передающееся по нервным путям в гипоталамус и область среднего возвышения, приводит в этой части мозга к значительному усилению активности протеаз, под влиянием которых крупные белковые молекулы нейросекрета расщепляются на более мелкие, проникающие в аденогипофиз и стимулирующие выделение тропинов. Особенностью биологии многих оленьих является процесс ежегодного роста и сброса рогов, который, по нашему мнению, может оказывать влияние структурно-функциональное состояние эндокринных желез.

Специфические условия мы связываем с парковым содержанием животных, предполагаемым их полувольное содержание, включающим подкормку и срезку пантов.

Нами установлено, что сброс старых рогов и начало роста новых в весенний период у маралов происходит на фоне резкого падения эндокринной активности семенника, максимальной функциональной напряженности в годовом цикле коры надпочечников и активизации функции щитовидной железы после зимнего ее угнетения.

Мы считаем, что установленное нами на основе морфологических и гистохимических показателей повышение активности коры надпочечников и щитовидной железы, является отражением общебиологических закономерностей, целесообразность которых заключается в интенсификации всех физиологических и биохимических процессов в организме многих животных в весенний период. Модулируются эти изменения увеличением фотопериода и повышением температуры окружающей среды. Особенно это касается деятельности щитовидной железы.

С другой стороны, начало роста рогов, являющихся вторичными половыми признаками, и активная в это время линька шерстного покрова у маралов требуют высоких энергообменных процессов в организме, для протекания которых необходима мобилизация деятельности всех систем, регулирующих разные виды обмена. Активизация щитовидной железы у марала совпадает с данными Л.П. Астанина (Astaniin, 1958) показавшего в опыте на косулях, что тироксин стимулирует рост рогов. Гормоны коры наряду с регуляцией обменных процессов, по нашему мнению, способствуют и

началу роста рогов, тем более, что непосредственно в половых железах у марала в это время отмечается спад функциональной активности интерстициальных эндокриноцитов, основных продуцентов половых гормонов.

Полученные нами данные морфологического состояния в этот период интерстиция совпадают с динамикой тестостерона в периферической крови у марала и других видов оленей, у которых начальные этапы развития рогов также связаны со спадом эндокринной активности семенника (Lincoln, 1984, Goss, 1985; Lunitsyn et al., 2002).

Подобные нашим результатам об активно действующих в весенний сезон пучковой и сетчатой зон коры надпочечников северного оленя, приводит и З.С. Канцнельсон (Kansnelson, 1974, 1976). Однако автор пишет, что арочная т.е. клубочковая зона у северного оленя весной «выключена» из функции коры, что не согласуется с нашими результатами. Активизация и клубочковой зоны коры надпочечника марала гормоны которой регулируют минеральный обмен, на наш взгляд обусловлена сменой рациона у животных в данный период.

В данном регионе Алтая в марте уже в результате повышения температуры тает снег, начинается сокодвижение в естественных веточных кормах, плюс к тому, маралов начинают активно подкармливать. Парковое содержание и более ранняя весна отличает условия обитания марала, в частности, от северного оленя.

Это же наш взгляд отражается и на деятельности мозгового слоя надпочечников марала. Согласно нашим данным весной относительно зимнего периода происходит снижение активности медулы, что также не согласуется с данными по северному оленю (Kansnelson, 1976). Наличие подкормки в парках, по нашему мнению, несколько сглаживает стресс-реакцию, развивающуюся в зимний период в ответ на бескормицу и низкую температуру.

Срезка пантов у маралов приходится на начало лета - июнь, когда заканчивается процесс их активного роста. Нами установлено, что в это время в интерстиции семенников начинаются процессы восстановления активности эндокриноцитов, показатели коры надпочечников свидетельствуют о некотором снижении гормонопродукции, функциональная активность медулы демонстрирует всплеск в годовом цикле, а деятельность щитовидной железы продолжает усиливаться в сравнение с весенним периодом. Повышение деятельности щитовидной железы и мозгового слоя надпочечников напрямую связаны с изменением внешних факторов, таких как температура и количество пищи. Температура окружающей среды в данном регионе самая высокая в июне, как максимальны разнообразие зеленых кормов и их количество. По данным В.Е. Егеря (Eger, 1994) – обмен веществ летом у маралов протекает интенсивнее чем весной. Повышение уровня энергетического обмена, по нашему мнению, в этот период связан в первую очередь с деятельностью щитовидной железы. Эту же закономерность в летний период отмечают в функционировании щитовидной железы И.А. Антипин (Antipin, 1997) у северного оленя (Chao, 1984) и у белохвостого оленя (Bubenic, Harm, 1990). По мнению И.З. Ахметова и др. (Akhmetov et al., 1978) температура в сочетании с солнечной радиацией значительно влияют на активность щитовидной железы у грызунов.

Многие авторы связывают и усиление активности мозгового слоя надпочечников с повышением температуры окружающей среды, что также согласуется с нашими данными. Кроме того, А.Г. Столярова с соавторами (Stoliarova et al., 1975) показали, что содержание бычков на вольном питании по сравнению с животными на нормированном кормлении, сопровождается повышением функциональной активности эндокринных желез. На интенсификацию физиологических процессов в летний период у животных, в связи с обилием белковых кормов, солнечной радиацией и высокой температурой, сопровождающейся усиленной теплоотдачей, указывал и А.Н. Сегаль (Segal, 1962, 1983).

Еще одним, на наш взгляд, немаловажным фактором, влияющим на функциональную активность мозгового слоя надпочечников является сам процесс срезки пантов, которому предшествует разбивка рогачей на группы в зависимости от готовности рогов к срезке. Этот процесс является стрессующим фактором и в известной мере отражается на функциональном состоянии медулы. Начало восстановления функциональной активности интерстициальных эндокриноцитов после максимального спада на момент начала роста пантов в весенний период, - в летний период знаменует собой окончание их активного роста. Проведенные нами раннее исследования структуры и гистохимии тканей пантов у оленей показали, что на момент срезки рогов, которая определяется оленеводами визуально, в мозговом слое их основания начинают появляться очаги окостенения, а выше на всем протяжении пантов выявляется зрелая хрящевая ткань (Ovcharenko, 1988). Наши морфологические данные по семеннику и по щитовидной железе хорошо согласуются с состоянием пантов, особенно, если учесть влияние тиреоидных гормонов на процессы развития хрящевой ткани, а тестостерона – кальцинацию рогов.

Кроме того, проведенные нами дополнительные биохимические исследования зависимости пантовой продуктивности у взрослых рогачей от уровня гормонов в крови показали, что масса пантов коррелирует с содержанием тестостерона и трийодотиронина. При этом, чем ниже на момент срезки содержание тестостерона и выше T_3 , тем выше продуктивность и наоборот (Lunitsyn et al., 2003). Некоторое снижение в летний период активности коры на фоне начала восстановления функциональной активности в гонадах, мы склонны трактовать проявлением реципрокных отношений между этими структурами, на что указывают многие исследователи (Plakhotina, 1971; Torgun, 1974; Shevlyuk, 1999). В большей степени эти отношения проявляются в весенний период согласно, нашим данным, когда мы отмечали пик активности всех зон коры при одновременном максимальном спаде ее в интерстиции семенника.

Полное окостенение рогов у марала осенью сопряжено с гоном. Наши данные показывают, что в это время наблюдается согласованный пик функциональной активности в году большинства компонентов изученных желез.

В семенниках максимальные в году морфологические и гистохимические показатели функциональной активности имеются и в интерстициальном, и в тубулярном отделах. Сезонный пик активности щитовидной железы в году тоже приходится на этот период, а в надпочечниках- сетчатая зона демонстрирует второй (после весны) всплеск.

Совмещение этих явлений отражает адаптивный смысл происходящих процессов не только с точки зрения приуроченности репродуктивного периода к экологически оправданному сезону, но и в плане упорядоченного

распределения физиологических состояний по времени. Особенно если учесть, что рост рогов требует энергетических затрат, а совмещение энергоемких процессов биологически не выгодно (Dolnik, 1975; Shilov, 1997).

По данным В.Н. Егеря (Eger, 1994) в этот период у рогачей наблюдается наивысший обмен веществ. Начало гона рогачи «оповещают» характерным ревом. Гон требует от рогачей большого эмоционального напряжения, сопровождается драками с другими самцами за обладание гаремом, разбивкой точек, устраиванием «купалок», «сражением с деревьями». В это время рогачи сильно возбуждены, почти не едят и к концу гона сильно худеют. Хотя гон является необходимым и повторяющимся каждый год явлением, его можно рассматривать, как явление стресса в жизни половозрелых самцов маралов, и мобилизация эндокринной системы, становится понятной.

Наши морфологические данные по семеннику хорошо согласуются с данными по динамике тестостерона в крови и у марала (Lunitsyn et al., 2003) и у других оленьих свидетельствующих о том, что полное окостенение рогов обусловлено максимальным его содержанием в крови в годовом цикле (Linkoln, 1984; Goss, 1985). Окостеневшие рога маралы носят до весны, и их сброс происходит в связи с началом роста новых, которые, как – бы «выталкивают» старые. В связи с этим структурно – функциональное состояние изучаемых желез в зимний период определяется только экзогенными факторами: температурой и доступностью пищи. Зимой показатели функционального состояния интерстиция демонстрируют признаки некоторого спада, незначительно снижается активность сетчатой и увеличивается клубочкового слоя коры, а также усиливается деятельность мозгового вещества; в щитовидной железе наблюдается максимальный в году спад функциональной активности. Зимний период года характеризуется понижением температуры окружающей среды, уменьшением фотопериода, скудными кормами. Щитовидная железа у марала зимой, снижая свою активность, участвует в поддержании определенного энергетического баланса наряду с другими механизмами терморегуляции, где уместно вспомнить и установленные нами сезонные колебания показателей кожного покрова и у пантовых оленей. Они проявляются в уменьшении диаметра потовых желез, увеличении количества пуховых волос и объема остевых, а также изменение наклона волос к поверхности кожи (Rzhanitsyna, Ovcharenko, 1986).

Установлено нами также снижение концентрации тиреоидных гормонов зимой, очевидно, вызывают увеличение времени прохождения пищевого кома по пищеварительному тракту, что способствует лучшему экстрагированию из него питательных веществ (Lunitsyn et al., 2003). Понижение тиреоидной активности при голодании способствует уменьшению потерь энергии и увеличению жизнедеятельности во время зимней бескормицы. Это явление характерно и для других видов оленевых: северному оленю (Sokolov, Kushnir, 1986, 1997; Bubenik, Bubenik, 1978), лосю (Gofman-Kadoshnikov, 1947), белохвостому оленю (Seal, et al., 1980).

Таким образом, снижение активности щитовидной железы у марала и у перечисленных оленевых зимой есть адаптивная реакция организма. Многие исследователи отмечают, что при действии на организм низких температур происходит напряжение надпочечников (Kiselev, 1977; Drzhevetskaya, 1994; Vylegzhanina et al., 1998). Нами установлены незначительные изменения показателей активности и в коре, и в мозговом слое надпочечников марала, хотя они имеют место. Отсутствие резких изменений в структуре надпочечников мы связываем с длительностью действия низких температур. В наших климатических условиях низкая температура устанавливается с ноября, а зимний материал в наших исследованиях приходится на начало января. Мы согласны с мнением Н.Г. Шорина с соавторами (Shorin et al., 1991), которые отмечают, что резкие изменения развиваются в надпочечниках в ответ на низкую температуру только в первое время, а затем их структура восстанавливается.

Как мы уже отмечали выше, для маралов характерно снижение теплопродукции, а соответственно и теплотеря в зимний период за счет специфики функционирования щитовидной железы и морфообразовательных процессов в коже и волосяном покрове. В связи с этим, мы склоняемся к мнению о формировании у марала различных механизмов адаптации к довольно жестким зимним условиям и отсутствие необходимости повышенным образом регулировать обменные процессы в организме.

По мнению А.Д. Слонима (Slonim, 1976), животные, приспособленные к континентальному климату, характеризуются подвижной реакцией обмена веществ (химическая терморегуляция и полипное), которые осуществляются за счет быстрого образования условных рефлексов, их дифференцирования и угасания. Н.Г. Шубин (Shubin, 1991), анализируя механизмы адаптации животных к низким температурам, отмечает, что сохранение температурного гомеостаза путем интенсификации обменных процессов характерно субарктическим видам с широким ареалом и видам южного происхождения, имеющих недостаточно развитые механизмы физической терморегуляции. У маралов, согласно нашим исследованиям, имеют место снижение метаболических процессов, в связи с чем мы связываем и отсутствие резких изменений в структуре их надпочечников в зимний период, отмечаемых у многих млекопитающих. Это можно объяснить адаптацией непосредственно данного вида к условиям окружающей среды. Возможно, также специфические механизмы адаптации связаны с тем, что эволюция марала как подвида благородного оленя в условиях Алтая проходила на фоне резких и неоднократных, различных по продолжительности колебаний климата (Volkova, 1991; Butvilovskiy, 1993).

По данным А.С. Блик (Blix, 1989), В.М. Сафронова и др. (Safronov et al., 1999), содержание T_3 в сыворотке крови северного оленя летом увеличивается по сравнению с зимой почти в шесть раз и составляет соответственно летом – 2,0 н моль/л, зимой – 0,3 н моль /л. Согласно нашим исследованиям у марала колебания уровня гормонов имеют место, но не столь выраженные. Уровень T_3 в сыворотке крови рогачей марала летом – $1,375 \pm 0,160$ нмоль/л, против $1,027 \pm 0,170$ нмоль/л – зимой (Lunitsyn et al., 2002). На наш взгляд еще один из факторов, который обуславливает отсутствие резких колебаний в активности желез и щитовидной и надпочечников - наличие постоянной подкормки (маралы зимой практически не отходят далеко от кормушки), что значительно сглаживает результат стресс - реакции организма у животных на действие низких температур.

Нами установлено, что, несмотря на четко выраженную сезонность размножения у марала, показатели функциональной активности тубулярного и интерстициального отделов семенника позволяют утверждать, что определенный уровень активности мужских гонад выходит далеко за временные рамки гона и охватывает весь зимний период и часть весеннего, по крайней мере, до начала роста рогов включительно (Kudriashova, Ovcharenko, 2015). Сходная ситуация обнаружена и в половом цикле двух видов американских оленей (West, Nordan, 1976, 1976; Reyes et al., 1997).

Анализ особенностей размножения представителей рода *Cervus* позволило выявить следующие закономерности. У тропических благородных оленей (*C. axis* – аксиса, *C. porcinus* – свиного оленя, *C. duvauceli* – барасинги и др.) определенных периодов размножения и сбрасывания рогов нет. У некоторых из них детеныши появляются преимущественно после сезона дождей к началу роста травы. У видов с широким ареалом (*C. unicolor* – индийского замбара) в местностях с выраженной сезонностью климата гон жестко приурочен к определенному сезону, а в более мягких климатических условиях размножение происходит в течение года (Bannikov, Flint, 1989).

В горах на юге Западной Сибири маралы известны с позднего плейстоцена (Sobanskiy, 1994). Характерной особенностью этого периода были резкие и неоднократные колебания климата Западной Сибири от умеренно – теплого (теплее современного) до перигляциального, различные по продолжительности (Volkova, 1991). Голоценовое время в горах Алтая рассматривается как эпоха периодически более теплая, чем современная, достаточно влажная, но с неоднократными сильными похолоданиями и иссушениями климата в конце похолоданий (Бутвиловский, 1993). В таких условиях сезонно полиэстральные циклы представляются наилучшей адаптацией к постоянно меняющимся климатическим условиям.

Данные по морфофункциональному состоянию яичников самок современных благородных оленей также позволяют считать их сезонно полиэстральными. Так, имеются сведения о наличии 3-4 половых циклов в сезон размножения у самок вапити (*C. elaphus canadensis*) (Short, 1987). А.П. Белоногов (Belonogov, 1974) отмечает, что и у маралух в период гона может быть несколько овуляций, а в зимнее у 18,5% самок проходят ановуляторные половые циклы, при этом неполноценное развитие фолликулов автор связывает с неудовлетворительным питанием и недостаточным содержанием йода в почве и воде Горного Алтая.

В связи с выше сказанным, длительный период относительно высокого уровня сперматогенной активности семенников, обнаруженный нами у маралов, можно расценивать как адаптацию самцов к сезонной полиэстральности самок, что отражает эволюционную историю вида.

References

- Afonskij, S.I. (1970). Biohimija zhivotnyh. Moscow: Vysshaja shkola (in Russian).
- Ahmetov, I.Z. (1977). Izmenenie chuvstvitel'nosti shhitovidnoj zhelezy zimospjashhih zhivotnyh k radioaktivnomu jodu v svjazi s ee funkcional'noj aktivnost'ju. Uzbeksliyi biologocheskiy zhurnal, 4, 31-34 (in Russian).
- Aleshin, B.V., Gubskiy, V.I. (1983). Gipotalamus i shhitovidnaja zheleza. Moscow: Medicina (in Russian).
- Antipin, I.A., Antipina, Ju.V. (1997). Vozrastnye i sezonnye izmenenija urovnja tireoidnyh gormonov v krovi u severnyh oleney Bol'shezemel'skoj tundry. Proceed. 13 Komi resp. molod. nauch. konf. Syktyvkar (in Russian).
- Bannikov, A.G., Flint, V.E. (1989). Otrjad parnokopytnye (pp. 436-523). In: Zhizn' zhivotnyh. 7. Mammals. Moscow: Prosveshhenie (in Russian).
- Belonogov, A.P. (1974). Morfologicheskie pokazateli jaichnikov i jajcevodov samok marala. Thesis of Doctoral Dissertation. Alma-Ata (in Russian).
- Blix, A.S. (1989). Arctic resignation: Witer dormancy without hypothermia. Living in the cold. Collogue JNSERM. Canguilhem.
- Bubenic, G.A., Harm, J. (1990). Seasonal thyroid hormone levels of free-ranging white-tailed deer in Ontario. J. Zool, 10, 69-72.
- Bubenic, G.A., Bubenick A.B. (1978). Thyroxine levels in male and female white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*). Canad. J. Physiol. and Pharmacol, 6, 945-949.
- Chao, Ch.Ch., Brown, R.D. (1984). Seasonal relationships of thyroid, sexual and adrenocortical hormones to nutritional parameters and climatic factors in white-tailed Deer (*Odocoileus virginianus*). Comp. Biochem. and Physiol, 2, 299-306.
- Dol'nik, V.R. (1975). Migracionnoe sostojanie ptic. Moscow: Nauka (in Russian).
- Drzheveckaja, I.A. (1994). Osnovy fiziologii obmena veshhestv i jendokrinoj sistemy. Moscow: Vysshaya shkola (in Russian).
- Eger', V.N. (1994). Nauchnye osnovy normirovanija jenerгии v racionalah maralov. Thesis of Doctoral Dissertation. Novosibirsk (in Russian).
- Fel'dman, G.L. (1982). Bioritmologija. Rostov: Rostov State Institute Press (in Russian).
- Gofman-Kadoshnikov, P.B. (1947). Osnovnye itogi izuchenija v SSR zakonornostej rosta organizma za 30 let. Uspеhi sovremennoj biologii, 3, 548-552. (in Russian).
- Golikov, A.P., Golikov, P.P. (1973). Sezonnye bioritmy v fiziologii i patologii. Moscow: Medicina (in Russian).
- Goss, R.J. (1985). Tissue differentiation in regenerating antlers. Bull. Roy. Soc. N. Z, 22, 229-238.
- Kacnel'son, Z.S. (1974). Gistologicheskoe stroenie nadpochechnikov severnogo olenja v osennij period (sentjabr'-nojabr'). Sbornik rabot Leningradskogo veterinarnogo instituta, 38, 231-239 (in Russian).
- Kacnel'son, Z.S. (1976). Osobennosti stroenija nadpochechnikov severnogo olenja v vesennij period. Sbornik rabot Leningradskogo veterinarnogo instituta, 46, 18-24 (in Russian).
- Lincoln, G.A. (1981). Seasonal effects of testicular function (pp. 255-303). In: The testis. H. Burger, D. de Krester. (Eds.). N.Y.: Raven press.

- Lunicyn, V.G., Nikitin, S.A., Ovcharenko, N.D. (2003). Gormonal'nyj status maralov. Sibirskij vestnik sel'skohozjajstvennoj nauki, 3, (in Russian).
- Lunicyn, V.G., Nikitin, S.A., Ovcharenko, N.D. (2002). Vzaimosvjaz' urovnja gormonov s morfologicheskim sostojaniem jendokrinnih zhelez i rostom rogov u marala (pp. 58-63). Problemy pantovogo olenevodstva i puti ih reshenija: Sbornik nauchnykh trudov Russian Agrarian Academy, Siberian Branch. Barnaul (in Russian).
- Ovcharenko, N.D. (2010). Jendokrinnaja reguljacija rosta i razvitija organizma olenevyh. Barnaul: Altai State Agrarian University Press (in Russian).
- Ovcharenko, N.D. (2000). Morfometricheskie pokazateli funkcional'nyh vzaimootnoshenij mezhdru koroj nadpochechnikov i polovymi zhelezami u marala (pp. 110-111). Sovremennoe sostojanie i puti razvitija zhivotnovodstva v Altajskom krae. Barnaul: Altai State Agrarian University Press (in Russian).
- Ovcharenko, N.D., Sidorova, O.G. (2016). Sezonnaja dinamika strukturno-funkcional'nogo sostojanija nadpochechnyh zhelez Blagorodnogo olenja (*Cervus elaphus sibiricus*, Artiodactyla, Cervidae). Zoologicheskij zhurnal, 95(4), 484-489 (in Russian).
- Ovcharenko, N.D. (2003). Specifichnost' adaptivnyh processov, razvivajushhijhsja u maralov v svjazi s uslovijami obitanija (pp. 248-252). Sovremennye problemy i dostizhenija agrarnoj nauki v zhivotnovodstve i rastenievodstve. Part 2. Barnaul: Altai State Agrarian University Press (in Russian).
- Ovcharenko, N.D. (1988). Vidovye, vozrastnye i sezonnye osobennosti gistomorfologii i innervacii kozhnogo pokrova pjatnistyh olenej. Thesis of Doctoral Dissertation. Kazan' (in Russian).
- Ovcharenko, N.D., Kudryashova, I.V. (2015). Zakonomernosti strukturno-funkcional'nyh preobrazovanij semennika blagorodnogo olenja (*Cervus elaphus sibiricus* Severtzov, 1872) v postnatal'nom ontogeneze i ih svjaz' s rostom rogov. Barnaul: Altai State University Press (in Russian).
- Plahotina, L.M. (1971). Vidovye morfologicheskie i nekotorye funkcional'nye izmenenija v adenogipofize, nadpochechnikah i shhitovidnoj zheleze pri chastichnom i polnom vyključenii gonad. Thesis of Doctoral Dissertation. Moscow (in Russian).
- Reyes, E., Bubenik, G.A., Schams, D., Lobos, A., Enriguez, R. (1997). Seasonal changes of testicular parameters in saulhern pudu *Pudu pudu* in relationship to circannual variation of reproductive hormones. Acta theriol, 42(1), 25-35.
- Reyes, E., Bubenik, G.A., Lobos, A. (1997). Seasonal levels of cortisol, ICF-1 and triiodothyronine in adult male pudu (*Pudu pudu*). Folia Zool, 2, 109-116.
- Rzhanicina, I.S., Ovcharenko, N.D. (1986). Vidovye osobennosti kozhi i ee proizvodnyh u pantovyh olenej (pp. 24-27). Jekologicheskie aspekty funkcional'noj morfolologii v zhivotnovodstve. Moscow: Nauka (in Russian).
- Safronov, V.M. (1997). Severnyj olen' Jakutii. Novosibirsk: Nauka (in Russian).
- Seal, U.S., Karus, P.D. (1980). Hormonal correlater of hypophagia in white-tailed deer. Fed. Proc, 12, 523-524.
- Segal', A.N. Pastbishnyj rezhim i periodika fiziologicheskikh funkcij severnogo olenja // Severnyj olen' v Karel'skoj ASSR. –M., L.: Izd-vo AN SSSR, 1962. S. 130-150. (in Russian).
- Segal', A.N. (1983). Sezonnnye razlichija metabolizma i termoreguljicii u severnogo olenja. Zool. Zhurnal, 62(3), 425-430 (in Russian).
- Shevljuk, N.N. (1998). Morfofunkcional'naja harakteristika intersticial'nyh jendokrinocitov (kletok Lejdiga) semennikov i predstavatel'noj zhelezy kozlov orenburgskoj porody v ontogeneze i v uslovijah sezonnogo izmenenija ih reproduktivnoj aktivnosti. Morfologija, 113(2), 97-104. (in Russian).
- Shilov, I.A. (1997). Jekologija. Moscow: Vysshay shkola (in Russian).
- Short, R.V. (1987). Sezonnost' razmnozhenija (pp. 178-183). Gormonal'naja reguljacija razmnozhenija u mlekopitajushhijh. Moscow: Mir (in Russian).
- Shubin, N.G. (1991). Jekologija mlekopitajushhijh jugo-vostoka Zapadnoj Sibiri. Novosibirsk: Nauka, Siberian branch (in Russian).
- Slonim, A. D. Sreda i povedenija. Formirovanie adaptivnogo povedenija. – L.: Nauka, 1976. – 212 s. (in Russian).
- Sobanskij, G.G. Kopytnye Gornogo Altaja. – Novosibirsk: Nauka, 1992. – 257 s. (in Russian).
- Sokolov, A.Ja., Kushnir, A.V. (1986). Biojenergetika severnogo olenja. Novosibirsk: Nauka. Siberian branch (in Russian).
- Stadnikov, A.A. (1999). Gipotalamicheskie faktory reguljicii processov rosta, proliferacii i citodifferencirovki jepitelija adenogipofiza. Ekaterenburg (in Russian).
- Stoljarova, A.G. (1975). Morfologija jendokrinnih zhelez molodnjaka krupnogo rogatogo skota pri razlichnom urovnje kormlenija v uslovija promyshlennogo kompleksa. Bjulleten' VNII fiziologii, biohimii i pitanija sel'skohozjajstvennyh zhivotnyh, 3(38), 63-66 (in Russian).
- Teppermen, Dzh., Teppermen, H. (1989). Fiziologija obmena veshhestv i jendokrinnoj sistemy. Moscow. Mir (in Russian).
- Torgun, P.M. (1968). Sravnitel'nyj analiz morfologicheskikh i nekotoryh gistohimicheskikh kriteriev funkcional'noj aktivnosti kory nadpochechnikov. Voprosy profilaktiki boleznej s.-h. zhivotnyh. Zapiski Voronezhskogo Selskokhozyastvennogo instituta, 37(2), 119-131 (in Russian).
- West, N.O., Nordan, H.C. (1972). Hormonal regulation of reproduction and the antler cycle in the male Colambion black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*). Part I. Seasonal changes in the histology of the reproductive organs, serum testosterone, sperm production and the antler cycle. Can. J.Zool, 54(10), 1617-1636.

Citation:

Ovcharenko, N.D., Kuchina, E.A. (2017). Morphological and physiological adaptations of farmed red deer.

Ukrainian Journal of Ecology, 7(4), 139–144.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License