

Обзоры, проблемы

УДК 636.52/58:57.026:591.1

doi: 10.15389/agrobiologia.2020.2.209rus

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ И БЛАГОПОЛУЧИЕ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ ПТИЦЫ**

(обзор)

Л.И. СУЛИМОВА, К.В. ЖУЧАЕВ, М.Л. КОЧНЕВА

Обеспечение благополучия птицы и производство высококачественной продукции остаются актуальными проблемами как в мировом птицеводстве, так и в России в связи с необходимостью повышения конкурентоспособности отрасли (Welfare Quality® Assessment for poultry, 2009; I.J.H. Duncan, 1981; J.A. Mench, 1992). Особое внимание при улучшении благополучия животных придается соответствию между их биологическими особенностями и технологиями животноводства (D.A. Otlov с соавт., 2016). На благополучие сельскохозяйственной птицы влияют болезни, стрессы, питание, условия содержания (D.C. Jr Lay с соавт., 2011). Цель настоящего обзора — анализ нарушений поведения птицы в связи с ее неблагополучием, а также рассмотрение поведенческих предпочтений в качестве условий обеспечения благополучия. Птица в определенных пределах способна адаптироваться к различным условиям окружающей среды (M. Brantsæter с соавт., 2018). Неспособность к адаптации выражается в изменениях физиологического статуса, а также в нарушениях поведения, которые могут нанести вред и животным, и обслуживающему персоналу. Сильные проявления страха, такие как паника или резкие попытки побега, повышают энергозатраты и могут привести к повреждениям или даже смерти (S. Waiblinger с соавт., 2006). Страх как нежелательное эмоциональное состояние снижает общую активность животных. Регулярные отрицательные раздражители тормозят социальные взаимодействия (J.A. Mench, 2004; V. Forkman с соавт., 2007). Боязнь человека влияет на благополучие и продуктивность (T. Kutzer с соавт., 2015; M.A. Sutherland с соавт., 2012; F. Varone с соавт., 2018). Отношения человека и животного включают в себя визуальное, тактильное, обонятельное и групповое восприятие (S. Waiblinger с соавт., 2006). Птица чувствительна к визуальному контакту с человеком, но некоторые взаимодействия, такие как перемещение человеком руки на боковую часть клетки или приближение на короткое время, могут снизить ее пугливость (J.A. Mench, 2004). Оценка реакции животных позволяет сделать выводы о том, как они воспринимают всех людей или конкретного человека. Это зависит от вида животного и системы содержания, от характера его взаимодействий с человеком (позитивные, нейтральные или негативные), от качества ухода (S. Waiblinger с соавт., 2006). Понимание поведения — важный аспект концепции благополучия птицы (B.H. Тихонов с соавт., 2008). С точки зрения обеспечения благополучия животных особо выделяют возможность проявлять природное поведение и наличие элементов в обстановке, приближающих ее к природной среде (Animal Welfare Issues Compendium; D. Fraser, 2008). Домашние куры сохранили значительную часть свойственных диким формам поведенческих потребностей (M.S. Dawkins, 1988). Главные из них — гнездование, пищевое и питьевое поведение, двигательная и комфортная активность, социальные взаимодействия (I.J.H. Duncan, 1998; T. Shimmura с соавт., 2018). Ограничение естественного поведения ведет к ухудшению благополучия птицы. Факторы окружающей среды, такие как высокая интенсивность света и скученность, также с высокой вероятностью провоцируют проявления нарушений поведения (M.C. Appleby с соавт., 2004). У животных, которые содержатся в неволе, могут проявляться так называемые стереотипии — повторяющиеся фиксированные циклы, выполняемые без видимого назначения, агрессивное поведение, расклевы яиц (G.J. Mason, 1991; M.C. Appleby с соавт., 2004; I.J.H. Duncan, 1998). Птица, содержащаяся в традиционных клеточных батареях (на 4-5 гол.), подвержена меньшему риску проблем с агрессивным поведением по сравнению с наполным содержанием из-за меньшего числа особей в группе (H. Lukanov с соавт., 2013). В то же время в бесклеточных системах размер группы может превышать 1000 гол., что расширяет возможности исследовательского поведения птицы, но повышает риск расклевов и каннибализма (D.C. Jr Lay с соавт., 2011). Именно поведенческие предпочтения животных служат основой для дизайна технологий, обеспечивающих их благополучие (M.S. Dawkins, 1988).

Ключевые слова: благополучие сельскохозяйственной птицы, поведение, нарушения поведения, поведенческие потребности, стресс.

По мнению экспертов, Россия способна стать крупным поставщиком продукции птицеводства на мировой рынок, но для этого необходимо производить продукты, отвечающие требованиям зарубежных импортеров. К сожалению, в настоящее время этот потенциал реализуется слабо: в

2017 году экспортировано 165 тыс т мяса птицы и 435 млн яиц. Отраслевая программа предусматривает значительный рост объема экспорта продукции птицеводства (1). В связи с этим актуальными задачами становятся производство высококачественной продукции и обеспечение благополучия птицы.

Оценка благополучия активно используется на зарубежных предприятиях с целью биологизации технологий, повышения продуктивного долголетия животных, соблюдения этических норм отношения к животным. Концепция обеспечения благополучия, основанная на синтезе психоэмоциональных и физических характеристик животных (2-4), может быть реализована и на предприятиях России.

Комитет Брамбелла (the Brambell Committee), публикация первого отчета которого состоялась в 1965 году, предложил в качестве характеристики благополучия животных так называемые «пять свобод»: свобода от голода и жажды; свобода от дискомфорта; свобода от боли, повреждений и заболеваний; свобода в выражении естественного поведения; свобода от страха и страдания (5).

Цель настоящего обзора — анализ нарушений поведения птицы в связи с ее неблагополучием, а также рассмотрение поведенческих предпочтений в качестве условий обеспечения благополучия.

Существует три типа стандартов, обуславливающих защиту благополучия птицы: основные/типовые стандарты, которые продвигаются ассоциациями производителей и сетями ресторанов в Соединенных Штатах и требуют примерно 440 см² площади, а также свободный доступ к воде и корму; улучшенные стандарты, реализуемые в европейских так называемых обогащенных клетках, требующие 750 см² площади, наличие гнезда, насеста и подстилки; альтернативные, используемые в определенных производственных системах, например выгульные и органические, требующие таких же условий, как улучшенные стандарты, а также доступа к открытому пространству и натуральному дневному свету (6).

Особое внимание уделяется соответствию используемых технологий биологическим особенностям животных (7). Так, детальное сравнение здоровья и продуктивности кур-несушек в клетках разных типов позволило выявить частые случаи повреждения перьевого покрова и проблемы с конечностями. Большинство птиц имели значительные повреждения ступней в клетках с наклонным металлическим полом. Были отмечены тяжелые травмы шеи кур во время кормления из кормушки, установленной слишком высоко для комфортного доступа (8). Травмы подушечек стоп обнаружены у 13 % несушек кросса Ломан (Lohmann) в возрасте 32 нед, содержащихся в специально оборудованных («меблированных») клетках малого размера (9). В таких ситуациях достаточно внести некоторые изменения в конструкцию клеток: установить сплошные перегородки между секциями, что сокращает потерю пера из-за износа и расклева, использовать полы с пластиковым покрытием с небольшим уклоном и абразивные полосы против врастания когтей, переустановить кормушки (6).

Очевидно, что на благополучие животных и птицы влияет множество факторов: заболевания, здоровье скелета и опорно-двигательной системы, паразиты и паразитарные инвазии, стресс, питание, условия содержания (10). Неудовлетворительное состояние здоровья, вне зависимости от его причин, свидетельствует о нарушении благополучия животных. Плохие условия содержания ведут к усугублению уже существующих, в том числе наследственных, проблем (11). Потенциал здоровья бройлеров подорван генетической селекцией в целях ускоренного роста и повышения выхода

мяса. У них наблюдается чрезмерно быстрый прирост мышечной массы в сравнении с ростом скелета и внутренних органов, сокращается емкость легких и сердца по отношению к мышцам. Цыплята-бройлеры страдают от деформации конечностей и хромоты, у 90 % особей обнаруживаются аномалии при ходьбе (12). При этом частота встречаемости проблем конечностей связана со скоростью роста: хромота была выявлена у 85 % цыплят-бройлеров быстрорастущего кросса. Птица «медленного» кросса оказалась более благополучна по этому признаку (до 27 % хромоющих особей) (13).

Одна из самых важных составляющих благополучия — отсутствие стресса. Наиболее часто используемая номенклатура определяет экологические стимулы, приводящие к дисбалансу гомеостаза, как стрессоры, а соответствующие защитные реакции животного — как стрессовые реакции, при этом центральную роль в связывании стрессоров с реакциями играет мозг. Ответные реакции включают в себя изменения в поведении, в иммунной системе, активацию нейроэндокринной системы (гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой оси) и автономной нервной системы (14). Катехоламины, адреналин и норадреналин принимают участие во многих обменных процессах, регулируют эмоции и обеспечивают мотивацию к действию. Многие авторы указывают на положительную корреляцию между содержанием кортикостерона и социальным стрессом (15, 16). Показано, что количество кортикостерона в крови мясных уток зависит от плотности посадки: оно было значительно выше в группах с высокой плотностью посадки ($p < 0,05$) по сравнению с контролем (соответственно 91,42 и 28,71 нг/мл). В группах с низкой (3 гол/м²) и средней (4 гол/м²) плотностью посадки концентрация кортикостерона оказалась сходной (61,33 и 62,96 нг/мл). Содержание кортикостерона в группе с высокой плотностью посадки (6 гол/м²) превышало показатели в контрольной группе и группах с низкой и средней плотностью (17). Сообщается о почти 3-кратном снижении выброса кортикостерона у кур в ответ на стрессовое воздействие при использовании стресс-протекторного антиоксиданта (55,5 против 148,14 нмоль/л) (16).

При стрессе происходят изменения в морфологическом составе крови (18). Так, в состоянии покоя соотношение гетерофилов и лимфоцитов у чувствительных к стрессу кур было равно 0,29, у стрессоустойчивых — 0,23. Под действием раздражителя (скипидарной пробы) увеличивалось соотношение гетерофилов и лимфоцитов у чувствительных и устойчивых к стрессу кур соответственно до 0,64 и 0,36 (19).

Стрессовая чувствительность проявляется в особенностях поведения кур (19, 20), которое выступает в роли лучшего индикатора благополучия. Сильные проявления страха, такие как паника или резкие попытки побега, не только провоцируют энергозатраты, но и могут привести к повреждениям и даже смерти (21). Страх рассматривается как нежелательное эмоциональное состояние. Когда уровень страха низкий, активность животных возрастает, когда же он высокий, активность снижается. Регулярные стрессоры тормозят социальные взаимодействия между животными. Конфликт между негативным эмоциональным состоянием и позитивной мотивацией может привести к нарушениям поведения (22, 23).

Боязнь человека оказывает влияние на благополучие и продуктивность животных, поскольку человек становится одним из главных источников стресса. В исследованиях на крупном рогатом скоте и свиньях показано, что животные с выраженной реакцией боязни человека характеризуются пониженной продуктивностью (24-26). Высокая степень боязни человека влияет на продуктивность кур-несушек (27). Так, изменчивость

показателя пиковой продуктивности несушки в день варьировала от 53 до 61 % под воздействием этого фактора (28). Стоит отметить, что боязнь человека у кур зависит от кросса. Например, она более выражена у кур кросса Dekalb White, нежели ISA Brown (29).

Различают несколько видов контакта человека и животного: визуальное (неподвижное) присутствие; движения между животными без тактильного контакта (с возможным использованием голосового контакта); физический контакт; кормление (поощрение); инвазивное, вызывающее страх (21). Птица чувствительна к визуальному контакту с человеком, но некоторые взаимодействия, такие как перемещение человеком руки на боковую часть клетки или короткие прикосновения к птице, могут снизить ее пугливость (22).

Согласно оценке содержания кортикостерона, регулярная обработка, проводимая персоналом, не вызывает формирования привычки к определенному типу обработки, особенно если это ловля с целью погрузки птицы в транспорт (30). У кур породы леггорн (Leghorn) при бесконтактном взятии крови через катетер количество кортикостерона в плазме было значительно ниже, чем у птицы контрольных групп, которую фиксировали вручную ($3,67 \pm 0,316$ и $4,63 \pm 0,303$ нг/мл, $p = 0,0422$, $n = 19$), а соотношение гетерофилов и лимфоцитов оказалось существенно выше ($p < 0,001$) (31).

Чтобы птица не воспринимала человека как хищника, для персонала важно передвигаться по птичнику медленно и осторожно (22). J. Rushen с соавт. (32) выделили несколько аспектов во взаимодействии персонал—животное, которые могут быть использованы для улучшения благополучия: позитивный контакт с человеком, в особенности когда животные молодые и более чувствительны к различным процедурам; понимание человеком, какое поведение может напугать животное; создание условий, позволяющих сократить количество грубых обработок; избегание авersiveвных техник в обращении с животными, например использования электрических стимуляторов (22).

Пугливые особи избегают человека. Такое поведение наблюдается в стадах, где работники фермы, занятые выполнением своих задач, передвигаются слишком быстро. Испуг (например, по причине сильного и внезапного звука) вызывает скучивание бройлеров, иногда приводящее к удушью. У пугливых цыплят наблюдается снижение приростов живой массы. Голосовые сигналы могут указывать на эмоциональное состояние (положительное или отрицательное) (11).

Оценка реакции животных позволяет сделать выводы о том, как они воспринимают всех людей или конкретного человека. Реакции животных отражают смесь разных эмоций. Первостепенное значение, вероятнее всего, имеет страх. Степень его проявления зависит от вида животного и системы содержания, характера взаимодействий с человеком (позитивные, нейтральные или негативные), качества ухода (21). Обучение персонала имеет решающее значение в улучшении поведения по отношению к животным, уменьшает проблемы, связанные с пугливостью. Возрастание в некоторых странах количества низкооплачиваемой и необученной рабочей силы в животноводстве представляет существенное препятствие грамотному управлению, поскольку небольшим компаниям невыгодны инвестиции в профессиональную подготовку и стимулирование кадров (22).

Птица в определенных пределах способна адаптироваться к различным условиям окружающей среды. Неспособность к адаптации выражается в нарушениях поведения. Проблемы поведения могут быть связаны с технологией содержания (меньше их отмечается в «меблированных», спе-

циально оборудованных клетках), нарушениями микроклимата ($p = 0,001$) (33). Животные, которые содержатся в неволе, проявляют стереотипии — повторяющиеся инвариантные шаблоны поведения, выполняемые без видимой цели (34). Стереотипии служат средством адаптации к содержанию в неволе посредством выброса эндорфинов. Тем не менее если у животных наблюдается стереотипное поведение на протяжении долгого времени, степень благополучия снижается (35). Факторы окружающей среды, такие как высокая интенсивность света и скученность, способствуют расклеву яиц курами. Другой пример — расклев пера, который на одной из ферм отмечали у 80 % кур уже в 14-недельном возрасте (36). Расклевы наблюдали у кур-молодок в 13 из 24 стад (54 %) при применении органической системы производства. Если молодка была склонна к расклевам пера, то такое поведение наблюдалось у нее и далее в 90 % случаев, чем подтверждается влияние индивидуальных особенностей на проявление признака (37).

Некоторые исследования показывают, что расклев пера — это так называемое смещенное поведение, относящееся к пищевой активности или к приему пылевых ванн (38). Потенциально важной частью мозга для изучения и контроля поведения, связанного с расклевами, считают гипоталамус (38, 39). Нет полного понимания фундаментальных биологических механизмов расклева, но они могут быть обусловлены синтезом серотонина и/или дофамина, связанных с содержанием ароматических аминокислот — триптофана, фенилаланина и тирозина в плазме крови. Так, в линии несушек с низкой смертностью большое количество агрессивных расклевов ассоциировалось с повышенным содержанием тирозина ($n = 78$, $r = 0,643$, $p < 0,001$) и низким соотношением триптофан/(фенилаланин + тирозин) ($n = 78$, $r = -0,541$, $p < 0,001$). У высокопродуктивных несушек корреляции для тирозина ($n = 73$, $r = -0,308$, $p = 0,005$) и соотношения триптофан/(фенилаланин + тирозин) ($n = 73$, $r = 0,314$, $p = 0,004$) изменились на противоположные (40).

Зачастую проблемы расклева контролируются дебикированием, однако в некоторых странах оно запрещено (41). При борьбе с расклевами следует понимать, что проблема относится к мультифакторным (42), и учитывать возраст птицы, цвет пера, режим кормления, возможность проявлять естественное поведение (поиск и добычу корма), а также следует отсаживать особей — инициаторов расклевов. То есть предотвратить проблему расклева без внедрения дебикирования можно при эффективном управлении поголовьем (41, 42).

Регулирование светового режима — ключевой фактор, определяющий частоту и тяжесть расклевов и каннибализма у кур (43). Не только освещение, но и его интенсивность играют важную роль в регуляции поведения (44, 45). Например, снижение частоты расклевов и повреждений оперения, пугливости и смертности вследствие каннибализма было выявлено у кур при использовании красного освещения с низкой интенсивностью (46). Риск расклевов возрастает при более интенсивном освещении в коммерческих (автоматизированных) системах содержания, поэтому там целесообразно поддерживать интенсивность освещения в пределах 5–10 лк (47). Установлено, что у 3-недельных индюшат очистка пера, расклевы и агрессивное поведение достоверно повышались при 50 лк против 5 и 25 лк (48). Процент расклевов у кур Lohmann Brown Classic увеличивался при голубом освещении (65,7 против 45,2 % при использовании флуоресцентных ламп, 52,9 % — ламп накаливания, 53,7 % — ламп дневного света). При этом количество расклевов возрастало при повышении интенсивности голубого освещения (18,7 % при 50 лк против 11,7 % при 5 лк) (49).

Агрессивное поведение кур реже встречается в малых стадах, что связывают с идентификацией и запоминанием сородичей (19, 20). Именно поэтому, как считает ряд авторов, птица, содержащаяся в традиционных клеточных батареях на 4-5 гол., подвержена меньшему риску агрессивного поведения из-за меньшего числа особей в группе (50). В бесклеточных системах размер группы может превышать 1000 гол., что расширяет возможности исследовательского поведения, но повышает риск расклевов и каннибализма (10). К повышению агрессии приводит также пищевая депривация. Это наиболее частая процедура, проводимая для того, чтобы вызвать искусственную линьку (51). Пусковые механизмы принудительной линьки обусловлены функциональным состоянием гипофиза. Его деятельность через гипоталамус регулируется нервной системой, которая, в свою очередь, адаптирует организм к стрессорам, индуцирующим линьку (52). У кур обнаружена прямая корреляция между длительностью пищевой депривации и частотой агрессивных контактов (53). Большинство кур, содержащихся в клетках, в особенности легкие гибридные линии, демонстрируют возрастание агрессии перед началом яйцекладки (54). Показано, что первичным регулятором агрессии служит серотонин (55). Повышение уровня агрессии связано с возрастанием концентрации дофамина (56).

Понимание поведения — важный аспект в концепции благополучия птицы. Поведение как адаптивный признак связано с воспроизводительными качествами животных, характеризует их приспособленность и адаптационную способность (57). С точки зрения обеспечения благополучия животных особо выделяют возможность жить естественной жизнью посредством проявления природного поведения и наличия в обстановке элементов, приближающих ее к природной среде (51, 58). В связи с этим большое значение имеют поведенческие потребности птицы.

Именно поведенческие предпочтения животных должны быть основой для проектирования технологий, обеспечивающих благополучие. Одомашненная птица склонна к проявлению поведения, сходного с поведением дикой птицы, которое служит основой для ее выживания (35). При рассмотрении понятия «поведенческие потребности» важно, насколько часто у птицы наблюдаются различные шаблоны поведенческих реакций, что именно вызывает проявление природных инстинктов и насколько сильно мотивировано их возникновение (54). К основным поведенческим потребностям относят гнездование, использование насеста, добычу корма, пылевые ванны, комфортное поведение, двигательную активность, исследовательское поведение, кормовое и питьевое поведение, уход за собой (прихорашивание, очистка), социальные взаимодействия (54, 59, 60). Очевидно, что в промышленном птицеводстве из числа основных потребностей следует исключить освоение территорий, половое поведение, вынашивание потомства и насиживание, реакцию на хищников.

Исследовательское поведение (exploring) полезно для животных по нескольким причинам: оно мотивирует на получение знаний об окружающей среде, дает свободу выбора и определенные навыки (59, 61). У несушек в условиях клеточного содержания затраты времени на исследовательское поведение составляли 326 мин в течение 16 ч при размере групп 7 гол. и плотности посадки 430 см²/гол. Меньшая исследовательская активность (227 мин в течение 16 ч) отмечена при размере групп 2-3 гол. и плотности посадки 333 и 455 см²/гол. (61). Значительные различия выявлены между проявлением исследовательского поведения при содержании на полу (20,1 %) и в клетках (14,7 %) (62). Считается, что исследовательская реакция на новый объект связана с боязнью человека и характеризует

благополучие птицы (2).

Насиживание потомства (brooding and incubating behavior) характеризуется морфологическими, поведенческими и физиологическими изменениями (63, 64) и сопровождается повышением концентрации пролактина (65), который способствует супрессии секреции лютеинизирующего гормона во время насиживания, возможно, действуя на гипоталамус и переднюю долю гипофиза (66). В экспериментах несушки показали постепенное снижение яйцекладки во время получения бычьего пролактина (64). Исследования S. Crisostomo с соавт. (65) подтверждают гипотезу о регрессивном влиянии высокого содержания пролактина на механизмы стероидогенеза, что впоследствии приводит к регрессии яичников. С этим можно бороться, например, пассивной иммунизацией птицы сывороткой кролика, содержащей антитела против рекомбинантного пролактина индек. Показано, что даже единичная инъекция антисыворотки к пролактину бентамским курам во время проявления инстинкта насиживания приводит к повышению содержания лютеинизирующего гормона и нарушению такого поведения (67, 68).

Следует отметить, что у гибридных линий не наблюдается поведения, связанного с высиживанием потомства. Оно не возникает ни от воздействий внешней среды, ни при гормональной стимуляции (предположительно из-за отсутствия реакции соответствующих областей головного мозга, что можно объяснить результатом селекции) (54, 69). Так, частота насиживания у птицы бентамской породы и белых леггорнов значительно различалась и составляла соответственно 78,6 и 0 %. Частота инкубационного поведения помесей от прямого и обратного скрещивания пород леггорн и бентам не совпала с материнской породой (соответственно 61,6 и 56,8 %). Частота инкубационного поведения при обратном скрещивании (помесные самцы леггорн × бентам и самки леггорн) составляла всего 5,8 %, что было значительно меньше ($p < 0,001$), чем предполагалось (39,3 %). Выявлено, что инкубационное поведение не контролируется майор-геном (или генами) на Z-хромосоме. Предполагается, что существуют два доминантных аутосомных гена, влияющих на экспрессию поведения с одинаковой силой (70).

Половое поведение (sexual behavior) в значительной степени обусловлено внешними стимулами (71-73). Перед периодом яйцекладки куры иногда демонстрируют приседания или присаживания, что связано с повышением содержания половых гормонов (73). Доминирующие самцы могут прерывать попытки совокупления у субординантов (до 78 % случаев) (74).

У самцов красной куропатки длительность голосового призыва как внешнего стимула позитивно коррелирует с размером гребня ($F_{1,7} = 19,88$, $p = 0,003$) (75). У чистокровных самцов бентамской породы половое поведение проявляется в 8-12-недельном возрасте (76). Камфора стимулирует половое поведение японских перепелов при добавлении в корм в дозе 5 г/л ($p < 0,05$) (77).

Для кур-несушек в период яйцекладки важна физическая нагрузка (exercising) (78), связанная со свободным перемещением в пространстве. Установлено, что около 24 % кур при клеточном содержании в конце периода продуктивности страдают от переломов костей. Большая прочность костной ткани отмечается у птицы, которая содержится на глубокой подстилке с использованием насеста (79, 80). Необходимость длительных движений или их компенсация короткими прогулками, как в экстенсивных системах содержания, в интенсивном животноводстве пока не доказана (36, 54). Однако более высокая ($p < 0,01$) концентрация кортикостерона в

крови выявлена у птицы, содержащейся на подстилке без выгула, нежели у содержащейся на свободном выгуле. Отмечена меньшая конверсия корма ($p < 0,05$), длительность яйцекладки ($p < 0,001$), частота очистки пера ($p < 0,05$), приема пылевых ванн ($p < 0,001$) и спариваний ($p < 0,01$) в контрольном стаде. В то же время птица при содержании без выгула потрещала больше воды ($p < 0,001$), больше отдыхала ($p < 0,01$) и была более агрессивна ($p < 0,05$) (81).

Передвижение птицы в природе сопровождается добычей корма, чему препятствует клеточное содержание. Кормовое поведение (feeding behavior) (82) сопровождается стачиванием клюва и когтей, свободной ходьбой (83). Стоит отметить, что у бройлерных молодок кормовое поведение менее выражено (на 57 %) в вечернее время, нежели утром (84). Примечательно, что кормовое поведение более часто и активно проявляется у самок ($F_{1,16} = 63,3$, $p < 0,001$), независимо от породы (85). Красная джунглевая курица тратит около 34 % времени на активный поиск и выскребание земли в поиске пищи (scratching and foraging), а 60 % времени у джунглевых кур приходится на клевание земли (86-88). Оборудование клеток специальным материалом для царапания стимулирует у птицы его выскребание (89). Стереотипии, связанные с потреблением пищи у некоторых видов, содержащихся в неволе (например, у норки), отмечаются чаще всего до кормления. У птицы количество стереотипий возрастает после приема пищи. Недостаток пространства может препятствовать проявлению двигательной формы стереотипии перед кормлением (90). На пищевое поведение влияет плотность посадки. Так, при плотности посадки 2000 гол/га время, затраченное на поиск корма, снижалось по сравнению с плотностью посадки 10000 и 20000 гол/га (87). В клетке на 20 гол. добыча корма занимала 98,4 % времени. В клетках на 40 и 60 гол. это время уменьшалось соответственно до 96,37 и 94,45 % (89).

Прихорашивание (preening behavior) (91) необходимо в качестве ответной реакции при внешнем воздействии на перо, а также как замещение при легкой степени фрустрации или конфликтах между особями. На его частоту влияют плотность посадки и условия микроклимата (92). Так, частота прининга ($F_{2,16} = 8,19$, $p < 0,05$) снижалась в коммерческих клетках малых размеров (0,70×0,30×0,55 м) (93). В клетках среднего размера (160 × 75 × 70 см) с плотностью посадки 7,14 гол/м² частота прихорашиваний возрастала до 21 повторения/ч ($p < 0,05$) по сравнению с клетками малого размера (120×50×45 см) с площадью посадки 10 гол/м² — 3,6 повторений/ч (94). У индеек при низкой температуре окружающей среды (-18 °С) частота очистки перьевого покрова снижалась до 5,1 % (95).

Гнездование (nesting) (88) определяется как основная поведенческая потребность кур-несушек. Гнездовое поведение — это характеристика последовательности поведенческих реакций, связанная с выбором участка, строительством гнезда и яйцекладкой. В дикой природе за 90 мин перед яйцекладкой куры уходят подальше в уединенное место, аккуратно роют небольшое углубление в земле и строят гнездо. Похожее поведение наблюдается у кур при напольном содержании. Куры изначально мотивированы на получение доступа к месту гнездования в период яйцекладки (96, 97). На гнездовое поведение влияют и другие факторы, в том числе способность использовать насест (10), а также конструкция гнезд. В больших клетках с открытыми гнездами куры проявляли большую активность в течение 1 ч наблюдений, чем куры в закрытых пластиковой шторой гнездах (56,15±6,79 против 28,79±2,85 раз/ч; $p = 0,0003$). В малых клетках частота агрессивных взаимодействий была выше в открытых гнездах, нежели в

закрытых ($66,00 \pm 15,97$ против $9,65 \pm 2,10$ раз/ч; $p < 0,0001$) (98). Число сне-сенных яиц как в клетках с открытыми, так и с закрытыми гнездами было небольшим, $0,8-1,5$ % (99). Установлено также, что куры в малых клетках откладывали больше яиц на красную гладкую, нежели на желтую сетчатую поверхность ($55,6 \pm 2,3$ против $43,4 \pm 2,3$ %, $p = 0,0012$). Аналогичных различий в больших клетках найдено не было ($50,7 \pm 3,4$ против $48,4 \pm 3,4$ %; $p = 0,89$) (99). Подавление инстинкта постройки гнезд при клеточном содержании зачастую ведет к сильнейшей фрустрации (21).

К использованию насеста (perching and roosting) (100) птица анатомически адаптирована, то есть ее конечности приспособлены к лазанью по деревьям в процессе эволюции. Использование насестов играет важную роль в поддержании здоровья костной ткани и избегании взаимодействий с более агрессивными сородичами. В дикой природе птица проводит ночное время и время отдыха на деревьях (101-103). Как правило, куры не отдают предпочтения ни круглым, ни шестиугольным насестам ($p = 0,59-0,98$). С возрастом использование насеста происходит чаще ($p < 0,01$), независимо от его формы. В общей сложности куры проводят около 10 % дневного времени на насестах. Более 75 % кур проводят на насестах ночное время (104). Цыплята в 1-ю нед жизни отдают предпочтение ровной поверхности и реализуют больше поведенческих потребностей на земле (52 %) по сравнению с 5-9-недельной птицей ($p < 0,0001$). Надземную поверхность (15-69 см) цыплята начинают использовать с 2-недельного возраста и реализуют там 45 % поведенческих потребностей (105).

В нормальных условиях птица не должна испытывать чувство жажды. Более века назад было описано поведение птенцов, потреблявших воду только в виде капель с листьев растений. В производственных условиях цыплята начинают пить с неподвижной поверхности воды, а затем адаптируются к разнообразным способам потребления и подачи воды (36). Известно, что бройлеры тратят 16 % времени на питьевое поведение (drinking behavior) (82). Описан такой вид поведенческой активности, как клевание поилок, которое возрастает в вечернее время на 49 % по сравнению с утренним периодом, не связано с потреблением воды и считается проявлением стереотипии. Частота клевания поилок значительно снижается в период с 10- до 16-17-недельного возраста ($0,28 \pm 0,04$ против $0,05 \pm 0,02$ раз/гол. за 15-минутный период наблюдений, $p < 0,0001$) (84). Установлено влияние плотности посадки на частоту потребления воды: этот показатель был выше в группе со средней плотностью посадки (4 гол/м^2), чем в группе с низкой плотностью (3 гол/м^2) (17).

Прием пылевых ванн (dustbathing) (88) помогает поддерживать здоровье кожи и пера. Экспериментально доказано, что он балансирует количество липидов пера. Такое поведение контролируется как нервной системой, так и внешними условиями. Например, в клетках, оборудованных насестами, гнездами и специальной ванной, птица принимала пылевые ванны однократно во второй половине дня в течение 5 мин. В традиционных клетках прием пылевых ванн был кратким и фрагментированным (3 раза по 10 с) (106). Оптимальное освещение, температура и присутствие сухого сыпучего субстрата способствуют проявлению такого поведения (89, 107). Частота приема пылевых ванн была выше при температуре 22 °C ($p < 0,01$), чем при 10 °C (108).

Пылевые ванны служат для поддержания состояния перьевого покрова у многих видов птиц, в том числе у бройлерных цыплят. Благодаря им цыплята избавляются от загрязнений, в том числе от частиц подстилки. Отказ от пылевых ванн может свидетельствовать о проблемах с под-

стилкой или напольным покрытием (например, влажность или излишняя жесткость) (11). В то же время на частоту такого поведения влияет возраст. По данным G. Vasdal с соавт. (109), прием пылевых ванн у бройлеров наблюдали в возрасте 16 сут ($p = 0,009$), в 30-суточном возрасте такое поведение не регистрировалось.

Поведение, обеспечивающее комфорт (engaging in comfort behavior, other maintenance behavior) (54, 110), важно для поддержания хорошей кондиции и перьевого покрова. Оно включает в себя потягивания, взмахи крыльями, покачивания тела. Отрицательное влияние на его проявление оказывает клеточная система содержания из-за слишком маленького пространства (111, 112). При клеточном содержании цыплята больше стоят или сидят ($p < 0,05$), в то время как в системах со свободным выгулом они демонстрируют бег и прыжки в определенные часы (113). При содержании в обогащенных торфом, люцерной и приподнятыми платформами системах 16- и 30-суточные бройлеры взмахивали крыльями ($p = 0,016$) и потрясывали телом ($p = 0,002$) чаще, чем в системах без обогащения (109).

Немаловажен комфорт птицы во время сна и отдыха (sleeping behavior) (93). Естественное для сна положение птицы — на насесте, однако она довольно легко может приспособиться к другим условиям. Все системы содержания для кур-несушек предусматривают существенный период без освещения для отдыха. Системы для содержания бройлеров отличаются продолжительными световыми периодами. В настоящее время вводят скачкообразные или с постепенным увеличением освещения режимы, чтобы бороться с проблемами, сопряженными с быстрым ростом птицы (36). Частота сна ($p < 0,01$) значительно возрастает в промышленных клетках малых размеров ($0,70 \times 0,30 \times 0,55$ м), нежели средних ($1,00 \times 0,33 \times 0,55$ м) и больших ($1,30 \times 0,36 \times 0,55$ м) (93).

Реакция на хищников (responses to predators) (54) возникает как результат воздействия внешних факторов при наличии стимула. В системе содержания птицы отсутствует ключевой стимул — ассоциация с хищником, хотя при определенных условиях таковым воспринимается человек (21, 36, 79). В опытах с использованием модели хищной птицы количество кур с нормальным поведением снижается ($p < 0,001$) и не остается неизменным в течение дня с экспозицией модели хищника ($p = 0,12$). Кроме того, отмечено влияние времени (перед/после экспозиции модели хищника) и числа дней экспозиции на тревожное ($p < 0,001$) и паническое поведение ($p < 0,001$), то есть птица привыкает к атакам модельного хищника (114).

Социальные взаимодействия (social interactions) (115, 116) необходимы при любых системах содержания (21, 36, 79). Возрастание агрессии против партнеров при этом может свидетельствовать о снижении благополучия агрессора (53). Показано, что на проявление агрессии при сокращении критической дистанции между особями влияет общая активность птицы (117) и изменения в окружающей среде. Так, после демонтажа насеста в клетках социальные взаимодействия увеличивались на 19,3 % (115). Известно, что у красных джунглевых куриц наблюдается синхронное социальное поведение, что проявляется, в том числе в клевании перьевого покрова сородичей ($p = 0,058$) (85). Неблагоприятный микроклимат, загрязненность воздуха и концентрация аммиака становятся причиной повышения агрессии в стаде и приводят к снижению благополучия (81).

Таким образом, поведение характеризует адаптивные качества животных и может быть лучшим индикатором их благополучия. Степень благополучия птицы находится под влиянием множества факторов: болезней, стрессов, питания, условий содержания. Неспособность к адаптации выражается в изменениях физиологического статуса, а также в нарушениях

поведения, которые могут нанести вред и животным, и обслуживающему персоналу. С точки зрения обеспечения благополучия животных особо выделяют возможность проявлять природное поведение и наличие элементов в обстановке, приближающих ее к природной среде. Домашние куры сохранили значительную часть поведенческих потребностей, свойственных диким формам, главные из которых — гнездование, пищевое и питьевое поведение, двигательная и комфортная активность, социальные взаимодействия. Ограничение естественного поведения ведет к ухудшению благополучия птицы. Следствием этого может быть нарушение гомеостаза, ведущее к снижению устойчивости к стресс-факторам и повышению рисков для здоровья птицы. У современных пород и кроссов продуктивность настолько высока, что в условиях индустриальных технологий при отсутствии возможности реализации поведенческих потребностей любые отклонения от стандартов содержания и кормления ведут к существенным потерям. Эффективное производство требует соблюдения баланса между финансовыми интересами и обеспечением благополучия птицы.

ФГБОУ ВО Новосибирский государственный аграрный университет,
630039 Россия, г. Новосибирск ул. Добролюбова, 160,
e-mail: zhuchaev-kv@mail.ru ✉, Sulimova88@yandex.ru,
mlkochneva@rambler.ru

Поступила в редакцию
24 июля 2019 года

Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2020, V. 55, № 2, pp. 209-224

POULTRY BEHAVIOR REACTIONS AND WELFARE (review)

L.I. Sulimova, K.V. Zhuchaev, M.L. Kochneva

Novosibirsk State Agrarian University, 160, ul. Dobrolubova, Novosibirsk, 630039 Russia, e-mail zhuchaev-kv@mail.ru (✉ corresponding author), Sulimova88@yandex.ru, mlkochneva@rambler.ru

ORCID:

Sulimova L.I. orcid.org/0000-0002-6612-3770

Kochneva M.L. orcid.org/0000-0002-5214-2401

Zhuchaev K.V. orcid.org/0000-0002-5748-1525

The authors declare no conflict of interests

Received July 24, 2019

doi: 10.15389/agrobiol.2020.2.209eng

Abstract

In connection with the need to improve competitiveness with foreign poultry farming, the problem of ensuring the well-being of poultry and producing high-quality products is an urgent issue (Welfare Quality® Assessment for poultry, 2009; I.J.H. Duncan, 1981; J.A. Mench, 1992). Special attention on the way to improving the welfare of animals is given to the compliance of technology with the biological characteristics of animals (D.A. Orlov et al., 2016). The level of well-being of poultry is affected by many factors: illness, stress, nutrition, conditions of housing (D.C. Jr Lay et al., 2011). A bird within certain limits is able to adapt to various environmental conditions (M. Brantsæter et al., 2018). Inability to adapt is expressed in changes in physiological status, as well as behavioral disorders that can harm both animals and maintenance personnel. Stress sensitivity is manifested in the behavior of chickens, which serves as the best indicator of well-being. Strong manifestations of fear, such as panic or abrupt escape attempts, not only increase energy costs, but can also cause damage or even death when the birds start moving through obstacles and hurt each other (S. Waiblinger et al., 2006). Fear, like an unwanted emotional state, reduces the overall activity of animals. Regular negative stimuli inhibit social interactions between animals (J.A. Mench, 2004; B. Forkman et al., 2007). Human is one of the main sources of stress for animals, the fear of human affects their well-being and productivity (T. Kutzer et al., 2015; M.A. Sutherland et al., 2012; F. Barone et al., 2018). Relationships between humans and animals can include visual, tactile, olfactory, and group perception (S. Waiblinger et al., 2006). A hen is sensitive to visual contact with a person, but some neutral interaction, such as moving a person's hands to the side of a cage or approaching a bird, even for short periods, can decrease stress (J.A. Mench, 2004). Measuring the response of animals to humans leads to conclusions about how they perceive all people or a particular person. It depends on the type of animal and the housing system, on the nature of its interactions with a person (positive, neutral or negative), on the quality of care for animals and poultry (S. Waiblinger et al., 2006). Understanding behavior is an important aspect of the concept of poultry welfare (V.N. Tikhonov et al., 2008). From the point of view of ensuring the welfare of animals, it is signifi-

cant to have the possibility of living their natural life through the manifestation of natural behavior and the presence of elements in the environment that bring it closer to the natural environment (Animal Welfare Issues Compendium; D. Fraser, 2008). Poultry have retained a significant part of the behavioral needs of the wild forms (M.S. Dawkins, 1988). The main needs for the behavior of poultry are nesting, food and drinking behavior, the provision of physical and comfort activity and social interactions (I.J.H. Duncan, 1998; T. Shimmura et al., 2018). The restriction of natural behavior leads to a deterioration in the well-being of the bird. Environmental factors, such as high light intensity and crowding, also contribute to the high likelihood of behavioral disturbances (M.C. Appleby et al., 2004). Animals that are kept in captivity may exhibit behavioral disorders, including “stereotypes,” such as repetitive fixed cycles performed for no apparent purpose, aggressive behavior, pecking eggs (G.J. Mason, 1991; M.C. Appleby et al., 2004; I.J.H. Duncan, 1998). Hens contained in traditional cage batteries (for 4-5 heads) are less prone to problems with aggressive behavior due to the smaller number of birds in the group (H. Lukanov et al., 2013). At the same time, in floor systems, the size of the group can exceed 1000 heads, which expands the possibilities of the exploratory behavior of poultry, but increases the risk of peck and cannibalism (D.C. Jr Lay et al., 2011). The behavioral preferences of animals are the basis for designing technologies that ensure the animal welfare (M.S. Dawkins, 1988).

Keywords: poultry welfare, behavior, behavioral infractions, behavioral needs, stress.

REFERENCES

1. Bachkova R.S. *Pitisevodstvo*, 2018, 4: 2-5 (in Russ.).
2. *Welfare Quality® Assessment protocols for poultry (broilers, laying hens)*. Welfare Quality® Consortium, ASG Veehouderij BV, Lelystad, The Netherlands, 2009.
3. Duncan I.J.H. Animal rights — animal welfare: a scientist’s assessment. *Poultry Science*, 1981, 60(3): 489-499 (doi: 10.3382/ps.0600489).
4. Mench J.A. The welfare of poultry in modern production systems. *Poultry Science Reviews*, 1992, 4: 107-128.
5. *An HSUS report: the welfare of animals in the aquaculture industry*. Available: <https://www.humanesociety.org/sites/default/files/docs/hsus-report-animal-welfare-aquaculture-industry.pdf>. Data obrashcheniya: 10.09.2014.
6. Fraser D. Applying welfare to animal welfare standards. *Proc. «Global conference on animal welfare: an OIE initiative»*. Luxembourg, 2004: 123-126.
7. Orlov D.A., Jungbluth T., Zhuchayev K.V., Kochneva M.L., Bogdanova O.V., Hammer N., Threm J. The influence of cooling system on the fattening pig welfare parameters. *Biosciences Biotechnology Research Asia*, 2016, 13(2): 725-732 (doi: 10.13005/bbra/2091).
8. Fraser D. From Burger King to the European Union — new developments in animal welfare and emerging standards. *Proc. 54th Western Poultry Disease Conference /D.D. Frame (ed.)*. Vancouver, B.C., Canada, 2005: 1-6.
9. Rørvang M.V., Hinrichsen L.K., Riber A.B. Welfare of layers housed in small furnished cages on Danish commercial farms: the condition of keel bone, feet, plumage and skin. *British Poultry Science*, 2019, 60(1): 1-7 (doi: 10.1080/00071668.2018.1533632).
10. Lay D.C. Jr, Fulton R.M., Hester P.Y., Karcher D.M., Kjaer J.B., Mench J.A., Mullens B.A., Newberry R.C., Nicol C.J., O’Sullivan N.P., Porter R.E. Hen welfare in different housing systems. *Poultry Science*, 2011, 90(1): 278-294 (doi: 10.3382/ps.2010-00962).
11. *Kodeks zdorov’ya nazemnykh zhivotnykh MEB. Dvadsat’ tret’e izdanie*, 2014 [OIE Terrestrial animal health code]. Available: http://web.oie.int/RR-Europe/eng/Code/Russe_csat_vol1_2014.pdf. No date (in Russ.).
12. *An HSUS report: the welfare of animals in the broiler chicken industry*. Available: http://www.jourmeytoforever.org/farm_library/welfare_broiler.pdf. Accessed: 21.09.2014.
13. Wilhelmsson S., Yngvesson J., Jönsson L., Gunnarsson S., Wallenbeck A. Welfare Quality® assessment of a fast-growing and a slower-growing broiler hybrid, reared until 10 weeks and fed a low-protein, high-protein or mussel-meal diet. *Livestock Science*, 2019, 219: 71-79 (doi: 10.1016/j.livsci.2018.11.010).
14. Palme R. Monitoring stress hormone metabolites as a useful, non-invasive tool for welfare assessment in farm animals. *Animal Welfare*, 2012, 21(3): 331-337 (doi: 10.7120/09627286.21.3.331).
15. Sosnówka-Czajka E., Herbut E., Skomorucha I. Effect of different housing systems on productivity and welfare of laying hens. *Annals of Animal Science*, 2010, 10(4): 349-360.
16. Fisinin V.I., Miftakhutdinov A.V., Amineva E.M. Invasive and noninvasive detection of adaptive response in meat poultry after preventive application of a stress-protective antioxidant composition. *Sel’skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2017, 52(6): 1244-1250 (doi: 10.15389/agrobiology.2017.6.1244eng).
17. Park B.-S., Um K.-H., Park S.-O., Zammit V.A. Effect of stocking density on behavioral traits, blood biochemical parameters and immune responses in meat ducks exposed to heat stress. *Archives Animal Breeding*, 2018, 61: 425-432 (doi: 10.5194/aab-61-425-2018).
18. Miftakhutdinov A.V. Experimental approaches to stress diagnostics in poultry (review). *Sel’skokho-*

- zyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology], 2014, 2: 20-30 (doi: 10.15389/agrobiology.2014.2.20eng) (in Russ.).
19. Miftakhutdinov A.V. *Vestnik Ul'yanovskoi gosudarstvennoi sel'skokhozyaistvennoi akademii*, 2012, 1(17): 91-95 (in Russ.).
 20. Weeks C.A., Nicol C.J. Behavioural needs, priorities and preferences of laying hens. *World's Poultry Science Journal*, 2006, 62(2): 296-307 (doi: 10.1079/WPS200598).
 21. Waiblinger S., Boivin X., Pedersen V., Tosi M.-V., Janczak A.M., Visser E.K., Jones R.B. Assessing the human—animal relationship in farmed species: a critical review. *Applied Animal Behaviour Science*, 2006, 101(3-4): 185-242 (doi: 10.1016/j.applanim.2006.02.001).
 22. Mench J.A. Management, handling, and transport of farm animals. *Proc. «Global conference on animal welfare: an OIE initiative*. Luxembourg, 2004: 149-155.
 23. Forkman B., Boissy A., Meunier-Salaün M.-C., Canali E., Jones R.B. A critical review of fear tests used on cattle, pigs, sheep, poultry and horses. *Physiology & Behavior*, 2007, 92(3): 340-374 (doi: 10.1016/j.physbeh.2007.03.016).
 24. Kutzer T., Steilen M., Gygax L., Wechsler B. Habituation of dairy heifers to milking routine — effects on human avoidance distance, behavior, and cardiac activity during milking. *Journal of Dairy Science*, 2015, 98(8): 5241-5251 (doi: 10.3168/jds.2014-8773).
 25. Sutherland M.A., Huddart F.J. The effect of training first-lactation heifers to the milking parlor on the behavioral reactivity to humans and the physiological and behavioral responses to milking and productivity. *Journal of Dairy Science*, 2012, 95(12): 6983-6993 (doi: 10.3168/jds.2011-5211).
 26. Barone F., Nannoni E., Elmi A., Lambertini C., Scorpio D.G., Ventrella D., Vitali M., Maya-Vetencourt J.F., Martelli G., Benfenati F., Bacci M.L. Behavioral assessment of vision in pigs. *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*, 2018, 57(4): 350-356 (doi: 10.30802/AALAS-JAALAS-17-000163).
 27. Hemsworth P.H., Barnett J.L., Jones R.B. Situational factors that influence the level of fear of humans by laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, 1993, 36(2-3): 197-210 (doi: 10.1016/0168-1591(93)90010-M).
 28. Barnett J.L., Hemsworth P.H., Newman E.A. Fear of humans and its relationships with productivity in laying hens at commercial farms. *British Poultry Science*, 1992, 33(4): 699-710 (doi: 10.1080/00071669208417510).
 29. de Haas E.N., Kemp B., Bolhuis J.E., Groothuis T., Rodenburg T.B. Fear, stress, and feather pecking in commercial white and brown laying hen parent-stock flocks and their relationships with production parameters. *Poultry Science*, 2013, 92(9): 2259-2269 (doi: 10.3382/ps.2012-02996).
 30. Kannan G., Mench J.A. Prior handling does not significantly reduce the stress response to pre-slaughter handling in broiler chickens. *Applied Animal Behaviour Science*, 1997, 51(1-2): 87-99 (doi: 10.1016/S0168-1591(96)01076-3).
 31. Wein Y., Shira E.B., Friedman A. Avoiding handling-induced stress in poultry: use of uniform parameters to accurately determine physiological stress. *Poultry Science*, 2017, 96(1): 65-73 (doi: 10.3382/ps/pew245).
 32. Rushen J., Taylor A.A., de Passillé A.M. Domestic animals' fear of humans and its effect on their welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 1999, 65(3): 285-303 (doi: 10.1016/S0168-1591(99)00089-1).
 33. Brantsæter M., Nordgreen J., Hansen T.B., Muri K., Nødtvedt A., Moe R.O., Janczak A.M. Behaviors in adult laying hens — identifying risk factors during rearing and egg production. *Poultry Science*, 2018, 97(1): 2-16 (doi: 10.3382/ps/pex276).
 34. Mason G.J. Stereotypes: a critical review. *Animal Behaviour*, 1991, 41(6): 1015-1037 (doi: 10.1016/S0003-3472(05)80640-2).
 35. Dawkins M.S. Behavioural deprivation: a central problem in animal welfare. *Applied Animal Behaviour Science*, 1988, 20(3-4): 209-225 (doi: 10.1016/0168-1591(88)90047-0).
 36. Appleby M.C., Mench J.A., Hughes B.O. *Poultry behaviour and welfare*. Cabi, 2004.
 37. Bestman M., Koene P., Wagenaar J.-P. Influence of farm factors on the occurrence of feather pecking in organic reared hens and their predictability for feather pecking in the laying period. *Applied Animal Behaviour Science*, 2009, 121(2): 120-125 (doi: 10.1016/j.applanim.2009.09.007).
 38. Brunberg E., Jensen P., Isaksson A., Keeling L. Feather pecking behavior in laying hens: hypothalamic gene expression in birds performing and receiving pecks. *Poultry Science*, 2011, 90(6): 1145-1152 (doi: 10.3382/ps.2010-00961).
 39. Richards M.P., Proszkowiec-Weglarz M. Mechanisms regulating feed intake, energy expenditure, and body weight in poultry. *Poultry Science*, 2007, 86(7): 1478-1490 (doi: 10.1093/ps/86.7.1478).
 40. Birkl P., Franke L., Rodenburg T.B., Ellen E., Harlander-Matauschek A. A role for plasma aromatic amino acids in injurious pecking behavior in laying hens. *Physiology & Behavior*, 2017, 175: 88-96 (doi: 10.1016/j.physbeh.2017.03.041).
 41. Kaukonen E., Valros A. Feather pecking and cannibalism in non-beak-trimmed laying hen flocks — farmers' perspectives. *Animals*, 2019, 9(2): 43 (doi: 10.3390/ani9020043).
 42. Decina C., Berke O., van Staaveren N., Baes C.F., Widowski T.M., Harlander-Matauschek A. An investigation of associations between management and feather damage in Canadian laying hens housed in furnished cages. *Animals*, 2019, 9(4): 135 (doi: 10.3390/ani9040135).
 43. Braastad B.O. Rearing pullets in cages: high crowding has unfortunate effects. *Poultry*, 1986, 2: 38-41.

44. Kjaer J.B., Vestergaard K.S. Development of feather pecking in relation to light intensity. *Applied Animal Behaviour Science*, 1999, 62(2-3): 243-254 (doi: 10.1016/S0168-1591(98)00217-2).
45. Khaliq T., Khan A.A., Dar P.A., Nazir T., Afzal I., Bilal M., Tarique P. Behavioral study of broilers reared under different colours of light in the evening hours. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 2018, 6(4): 1624-1627.
46. Shi H., Li B., Tong Q., Zheng W., Zeng D., Feng G. Effects of LED light color and intensity on feather pecking and fear responses of layer breeders in natural mating colony cages. *Animals*, 2019, 9(10): 814 (doi: 10.3390/ani9100814).
47. Taylor P.E., Scott G.B., Rose P. The ability of domestic hens to jump between horizontal perches: effects of light intensity and perch colour. *Applied Animal Behaviour Science*, 2003, 83(2): 99-108 (doi: 10.1016/S0168-1591(03)00127-8).
48. Mohammed H., Ibrahim M., Saleem A.-S. Effect of different light intensities on performance, welfare and behavior of turkey poults. *Journal of Advanced Veterinary and Animal Research*, 2016, 3(1): 18-23 (doi: 10.5455/javar.2016.c126).
49. Mohammed H.H., Grashorn, M.A., Bessei W. The effects of lighting conditions on the behaviour of laying hens. *Archiv für Geflügelkunde*, 2010, 74(3): 197-202.
50. Lukanov H., Alexieva D. Trends in battery cage husbandry systems for laying hens. Enriched cages for housing laying hens. *Agricultural Science & Technology*, 2013, 5(2): 143-152.
51. *Animal Welfare Issues Compendium*. Available: https://www.all-creatures.org/fact/US-DA_AWIC1997.pdf. Data obrashcheniya: 10.05.2018.
52. Fisinin V.I., Konopleva A.P. About physiological and morphological processes in poultry at natural and induced molting. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya [Agricultural Biology]*, 2015, 50(6): 719-728 (doi: 10.15389/agrobiologiya.2015.6.719eng).
53. Volodin I.A., Volodina E.V. V sbornike: *Nauchnye issledovaniya v zoologicheskikh parkakh* [In: Scientific research in zoological parks]. Moscow, 1997: 56-83 (in Russ.).
54. Duncan I.J.H. Behavior and behavioral needs. *Poultry Science*, 1998, 77(12): 1766-1772 (doi: 10.1093/ps/77.12.1766).
55. Dennis R.L., Cheng H.W. Effects of selective serotonin antagonism on central neurotransmission. *Poultry Science*, 2012, 91(4): 817-822 (doi: 10.3382/ps.2011-01779).
56. Dennis R.L., Cheng H.W. The dopaminergic system and aggression in laying hens. *Poultry Science*, 2011, 90(11): 2440-2448 (doi: 10.3382/ps.2011-01513).
57. Tikhonov V.N., Zhuchayev K.V. *Mikroevolyutsionnaya teoriya i praktika porodoobrazovaniya svinei* /Otvetsstvennyi redaktor K.V. Zhuchayev [Microevolutionary theory and practice of pig breeding. K.V. Zhuchayev (ed.)]. Novosibirsk, 2008 (in Russ.).
58. Fraser D. Understanding animal welfare. *Acta Veterinaria Scandinavica*, 2008, 50(S1) (doi: 10.1186/1751-0147-50-S1-S1).
59. Shimmura T., Maekawa N., Hirahara S., Tanaka T., Appleby M.C. Development of furnished cages re-using conventional cages for laying hens: behaviour, physical condition and productivity. *Animal Science Journal*, 2018, 89(2): 498-504 (doi: 10.1111/asj.12955).
60. Shields S., Duncan I.J.H. *An HSUS report: a comparison of the welfare of hens in battery cages and alternative systems*. Available: https://animalstudiesrepository.org/cgi/viewcontent.cgi?article=1014&context=hsus_reps_impacts_on_animals. Accessed: 09.03.2018.
61. Kim N.Y., Jang S.Y., Kim S.J., Jeon B.T., Oh M.R., Kim E.K., Seong H.J., Tang Y.J., Yun Y.S., Moon S.H. Behavioral and vocal characteristics of laying hens under different housing and feeding conditions. *Journal of Animal & Plant Sciences*, 2017, 27(1): 65-74.
62. Kruschwitz A., Zupan M., Buchwalder T., Huber-Eicher B. Nest preference of laying hens (*Gallus gallus domesticus*) and their motivation to exert themselves to gain nest access. *Applied Animal Behaviour Science*, 2008, 112(3-4): 321-330 (doi: 10.1016/j.applanim.2007.08.005).
63. Chaiseha Y., Kamkrathok B., Rozenboim I. Ovarian steroids involvement in maternal care in the native Thai hen (*Gallus domesticus*). *Animal Biology*, 2016, 66(1): 111-118 (doi: 10.1163/15707563-00002491).
64. Youngren O.M., el Halawani M.E., Silsby J.L., Phillips R.E. Intracranial prolactin perfusion induces incubation behavior in turkey hens. *Biology of Reproduction*, 1991, 44(3): 425-431 (doi: 10.1095/biolreprod44.3.425).
65. Crisóstomo S., Guémené D., Garreau-Mills M., Zadworny D. Prevention of the expression of incubation behavior using passive immunisation against prolactin in turkey hens (*Meleagris gallopavo*). *Reproduction Nutrition Development*, 1997, 37(3): 253-266 (doi: 10.1051/rnd:19970302).
66. Sharp P.J., Dawson A., Lea R.W. Control of luteinizing hormone and prolactin secretion in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology*, 1998, 119(3): 275-282 (doi: 10.1016/S0742-8413(98)00016-4).
67. Lea R.W., Dods A.S.M., Sharp P.J., Chadwick A. The possible role of prolactin in the regulation of nesting behaviour and the secretion of luteinizing hormone in broody bantams. *Journal of Endocrinology*, 1981, 91(1): 89-97 (doi: 10.1677/joe.0.0910089).
68. Sharp P.J., Sterling R.J., Talbot R.T., Huskisson N.S. The role of hypothalamic vasoactive intestinal polypeptide in the maintenance of prolactin secretion in incubating bantam hens: observations using passive immunization, radioimmunoassay and immunohistochemistry. *Journal of Endocrinology*, 1989, 122(1): 5-13 (doi: 10.1677/joe.0.1220005).

69. Vleck C.M. Hormonal control of incubation/brooding behavior: lessons from wild birds. *Proc. WPSA 10th European Poultry Conference*. Jerusalem, Israel, 1998. Available: https://www.researchgate.net/publication/285773441_Hormonal_control_of_incubationbrooding_behavior_Lessons_from_wild_birds. Accessed: 20.07.2019.
70. Romanov M.N., Talbot R.T., Wilson P.W., Sharp P.J. Genetic control of incubation behavior in the domestic hen. *Poultry Science*, 2002, 81(7): 928-931 (doi: 10.1093/ps/81.7.928).
71. Bozakova N.A., Sotirov L.K., Sasakova N., Veszelits Lakticova K. Welfare improvement in laying hens during the hot period under a semi-open rearing system through dietary arginine and vitamin C supplementation. *Bulgarian Journal of Veterinary Medicine*, 2015, 18(3): 216-226 (doi: 10.15547/bjvm.869).
72. Pizzari T. The Wood-Gush legacy: a sociobiology perspective to fertility and welfare in chickens. *Applied Animal Behaviour Science*, 2016, 181: 12-18 (doi: 10.1016/j.applanim.2016.01.025).
73. Siegel P.B. The role of behavior in poultry production: a review of research. *Applied Animal Behaviour Science*, 1984, 11(4): 299-316 (doi: 10.1016/0304-3762(84)90040-3).
74. Roshier C., Favati A., Dean R., Lovliea H. Relatedness and age reduce aggressive male interactions over mating in domestic fowl. *Behavioral Ecology*, 2017, 28(3): 760-766 (doi: 10.1093/beheco/ax024).
75. Tarjuelo R., Vergara P., Martínez-Padilla J. Intra-sexual competition modulates calling behavior and its association with secondary sexual traits. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2016, 70(10): 1633-1641 (doi: 10.1007/s00265-016-2169-0).
76. Lee Y.P., Chen T.L. Daytime behavioural patterns of slow-growing chickens in deep-litter pens with perches. *British Poultry Science*, 2007, 48(2): 113-120 (doi: 10.1080/00071660701261302).
77. Sedaghat A., Karimi Torshizi M.A., Rahimi S. Auxiliary effects of camphor on reproductive function of Japanese quail. *Poultry Science*, 2016 95(12): 2946-2955 (doi: 10.3382/ps/pew247).
78. Schwan-Lardner K., Fancher B.I., Classen H.L. Impact of daylength on behavioural output in commercial broilers. *Applied Animal Behaviour Science*, 2012, 137(1-2): 43-52 (doi: 10.1016/j.applanim.2012.01.015).
79. Edgar J.L., Mullan S.M., Pritchard J.C., McFarlane U.J.C., Main D.C.J. Towards a 'good life' for farm animals: development of a resource tier framework to achieve positive welfare for laying hens. *Animals*, 2013, 3(3): 584-605 (doi: 10.3390/ani3030584).
80. Knowles T.G., Broom D.M. Limb bone strength and movement in laying hens from different housing systems. *Veterinary Record*, 1990, 126(15): 354-356 (doi: 10.1136/vr.126.15.354).
81. Bozakova N., Popova-Ralcheva S., Sredkova V., Gerzilov V., Atanasova S., Atanasov A., Sotirov L., Georgieva N. Mathematical welfare assessment model of chicken breeder flocks. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 2012, 18(2): 278-287.
82. Fernández A.P., Norton T., Tullo E., van Herrem T., Youssef A., Exadaktylos V., Vranken E., Guarino M., Berckmans D. Real-time monitoring of broiler flock's welfare status using camera-based technology. *Biosystems Engineering*, 2018, 173: 103-114 (doi: 10.1016/j.biosystemseng.2018.05.008).
83. Mauldin J.M., Graves H.B. Some observations on the role of behavior in poultry production and future research needs. *Applied Animal Ethology*, 1984, 11(4): 391-399 (doi: 10.1016/0304-3762(84)90044-0).
84. Ms. Girard T.E., Zuidhof M.J., Bench C.J. Feeding, foraging, and feather pecking behaviours in precision-fed and skip-a-day-fed broiler breeder pullets. *Applied Animal Behaviour Science*, 2017, 188: 46 (doi: 10.1016/j.applanim.2016.12.011).
85. Eklund B., Jensen P. Domestication effects on behavioural synchronization and individual distances in chickens (*Gallus gallus*). *Behavioural Processes*, 2011, 86(2): 250-256 (doi: 10.1016/j.beproc.2010.12.010).
86. Dawkins M.S. Time budgets in red junglefowl as a baseline for the assessment of welfare in domestic fowl. *Applied Animal Behaviour Science*, 1989, 24(1): 77-80 (doi: 10.1016/0168-1591(89)90126-3).
87. Campbell D.L.M., Hinch G.N., Downing J.A., Lee C. Outdoor stocking density in free-range laying hens: effects on behaviour and welfare. *Animal*, 2017, 11(6): 1036-1045 (doi: 10.1017/S1751731116002342).
88. Costa L.S., Pereira D.F., Bueno L.G.F., Pandorfi H. Some aspects of chicken behavior and welfare. *Brazilian Journal of Poultry Science*, 2012, 14(3): 159-164 (doi: 10.1590/S1516-635X2012000300001).
89. Guinebreière M., Michel V., Arnould C. Dustbathing, pecking and scratching behaviours of laying hens in furnished cages are enhanced by the presence of rubber mats and litter distribution. *Applied Animal Behaviour Science*, 2015, 171: 128-137 (doi: 10.1016/j.applanim.2015.08.017).
90. Mason G., Mendl M. Do the stereotypes of pigs, chickens and mink reflect adaptive species differences in the control of foraging? *Applied Animal Behaviour Science*, 1997, 53(1-2): 45-58 (doi: 10.1016/S0168-1591(96)01150-1).
91. Engel J.M., Widowski T.M., Tilbrook A.J., Butler K.L., Hemsworth P.H. The effects of floor space and nest box access on the physiology and behavior of caged laying hens. *Poultry Science*, 2018, 98(2): 533-547 (doi: 10.3382/ps/pey378).
92. Henson S.M., Weldon L.M., Hayward J.L., Greene D.J., Megna L.C., Serem M.C. Coping behaviour as an adaptation to stress: post-disturbance preening in colonial seabirds. *Journal of*

- Biological Dynamics*, 2012, 6(1): 17-37 (doi: 10.1080/17513758.2011.605913).
93. Rhim S.-J. Effect of floor space on the behavior of laying hens in commercial cages. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 2014, 27(2): 95-101.
 94. Li X., Chen D., Li J., Bao J. Effects of furnished cage type on behavior and welfare of laying hens. *Asian-Australasian Journal of Animal Sciences*, 2016, 29(6): 887-894 (doi: 10.5713/ajas.15.0576).
 95. Henrikson Z.A., Vermette C.J., Schwean-Lardner K., Crowe T.G. Effects of cold exposure on physiology, meat quality, and behavior of turkey hens and toms crated at transport density. *Poultry Science*, 2018, 97(2): 347-357 (doi: 10.3382/ps/pex227).
 96. Baxter M.R. The welfare problems of laying hens in battery cages. *Veterinary Record*, 1994, 134(24): 614-619 (doi: 10.1136/vr.134.24.614).
 97. Yue S., Duncan I.J.H. Frustrated nesting behaviour: relation to extra - cuticular shell calcium and bone strength in White Leghorn hens. *British Poultry Science*, 2003, 44(2): 175-181 (doi: 10.1080/0007166031000088334).
 98. Hunniford M.E., Widowski T.M. Curtained nests facilitate settled nesting behaviour of laying hens in furnished cages. *Applied Animal Behaviour Science*, 2018, 202: 39-45 (doi: 10.1016/j.applanim.2018.01.016).
 99. Hunniford M.E., Mason G.J., Widowski T.M. Laying hens' preferences for nest surface type are affected by enclosure. *Applied Animal Behaviour Science*, 2018, 201: 7-14 (doi: 10.1016/j.applanim.2017.12.020).
 100. Campbell D.L.M., Makagon M.M., Swanson J.C., Siegford J.M. Perch use by laying hens in a commercial aviary. *Poultry Science*, 2016, 95(8): 1736-1742 (doi: 10.3382/ps/pew111).
 101. Appleby M.C., Hughes B.O. Welfare of laying hens in cages and alternative systems: environmental, physical and behavioural aspects. *World's Poultry Science Journal*, 1991, 47(2): 109-128 (doi: 10.1079/WPS19910013).
 102. Hughes B.O., Wilson S., Appleby M.C., Smith S.F. Comparison of bone volume and strength as measures of skeletal integrity in caged laying hens with access to perches. *Research in Veterinary Science*, 1993, 54(2): 202-206 (doi: 10.1016/0034-5288(93)90057-M).
 103. Wilson S., Hughes B.O., Appleby M.C., Smith S.F. Effects of perches on trabecular bone volume in laying hens. *Research in Veterinary Science*, 1993, 54(2): 207-211 (doi: 10.1016/0034-5288(93)90058-N).
 104. Liu K., Xin H., Shepherd T., Zhao Y. Perch-shape preference and perching behaviors of young laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, 2018, 203: 34-41 (doi: 10.1016/j.applanim.2018.02.009).
 105. Kozak M., Tobalske B., Martins C., Bowley S., Wuerbel H., Harlander-Matuschek A. Use of space by domestic chicks housed in complex aviaries. *Applied Animal Behaviour Science*, 2016, 181: 115-121 (doi: 10.1016/j.applanim.2016.05.024).
 106. Appleby M.C., Smith S.F., Hughes B.O. Nesting, dust bathing and perching by laying hens in cages: effects of design on behaviour and welfare. *British Poultry Science*, 1993, 34(5): 835-847 (doi: 10.1080/00071669308417644).
 107. Olsson I.A.S., Keeling L.J. Why in earth? Dustbathing behaviour in jungle and domestic fowl reviewed from a Tinbergian and animal welfare perspective. *Applied Animal Behaviour Science*, 2005, 93(3-4): 259-282 (doi: 10.1016/j.applanim.2004.11.018).
 108. Duncan I.J.H., Widowski T.M., Malleau A.E., Lindberg A.C., Petherick J.C. External factors and causation of dustbathing in domestic hens. *Behavioural Processes*, 1998, 43(2): 219-228 (doi: 10.1016/S0376-6357(98)00017-5).
 109. Vasdal G., Vas J., Newberry R.C., Moe R.O. Effects of environmental enrichment on activity and lameness in commercial broiler production. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 2019, 22(2): 197-205 (doi: 10.1080/10888705.2018.1456339).
 110. Fraess G.A., Bench C.J., Tierney K.B. Automated behavioural response assessment to a feeding event in two heritage chicken breeds. *Applied Animal Behaviour Science*, 2016, 179: 74-81 (doi: 10.1016/j.applanim.2016.03.002).
 111. Nicol C.J. Effect of cage height and area on the behaviour of hens housed in battery cages. *British Poultry Science*, 1987, 28(2): 327-335 (doi: 10.1080/00071668708416965).
 112. Tanaka T., Hurnik J.F. Comparison of behavior and performance of laying hens housed in battery cages and an aviary. *Poultry Science*, 1992, 71(2): 235-243 (doi: 10.3382/ps.0710235).
 113. Rehman M.S., Mahmud A., Mehmood S., Pasha T.N., Khan M.T., Hussain J. Assessing behavior in Aseel pullets under free-range, part-time free-range, and cage system during growing phase. *Poultry Science*, 2017, 97(3): 725-732 (doi: 10.3382/ps/pex355).
 114. Riber A.B. Gregarious nesting — an anti-predator response in laying hens. *Applied Animal Behaviour Science*, 2012, 138(1-2): 70-78 (doi: 10.1016/j.applanim.2012.01.009).
 115. Frediani M.H., Pizzutto C.S., Alves M.B.R., Pereira R.J.G. Effect of simple and low-cost enrichment items on behavioral, clinical, and productive variables of caged laying hens. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, 2019, 22(2): 139-148 (doi: 10.1080/10888705.2018.1448984).
 116. Pellegrini S., Condat L., Caliva J.M., Marin R.H., Guzman D.A. Can Japanese quail male aggressions toward a female cagemate predict aggressiveness toward unknown conspecifics? *Livestock Science*, 2019, 222: 65-70 (doi: 10.1016/j.livsci.2019.02.013).
 117. Rodriguez-Aurrekoekoetxea A., Estevez I. Aggressiveness in the domestic fowl: distance versus 'attitude'. *Applied Animal Behaviour Science*, 2014, 153: 68-74 (doi: 10.1016/j.applanim.2014.01.007).