

На правах рукописи

НАЙДЕНКО СЕРГЕЙ ВАЛЕРИЕВИЧ

**БИОЛОГИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ КОШАЧЬИХ: МЕХАНИЗМЫ
ПОВЫШЕНИЯ РЕПРОДУКТИВНОГО УСПЕХА**

03.02.04 - Зоология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва 2016

Работа выполнена в Лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова Российской академии наук

Научный консультант – член-корреспондент РАН, доктор биологических наук
В.В.Рожнов

Официальные оппоненты:

Крученкова Елена Павловна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, зав. лабораторией поведения животных биологического факультета ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова» (МГУ)

Баклушинская Ирина Юрьевна, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории эволюционной генетики развития, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН (ИБР РАН)

Новиков Евгений Анатольевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории структуры и динамики популяций животных Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ СО РАН)

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки **Институт биологии Карельского научного центра РАН**

Защита состоится 18 октября 2016 г в 14:00 на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 на базе ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский пр., д. 33. E-mail: zashita@sevin.ru, тел. (495) 9527324.

С диссертацией и авторефератом можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу 119071, Москва, Ленинский пр., д.33, и на сайте ИПЭЭ РАН по адресу www.sevin.ru. Автореферат диссертации размещен на сайте ВАК Минобрнауки РФ по адресу www.vak2.ed.gov.ru

Автореферат разослан

_____ 2016

Ученый секретарь

диссертационного совета, к.б.н.

Елена Александровна Кацман

Актуальность исследования. Семейство кошачьих объединяет наиболее высокоспециализированных хищников, питающихся в основном мясом теплокровных животных. В настоящий момент семейство включает 39 видов (Nowell, Jackson, 1996; Wilting et al., 2007; Trigo et al., 2013). Кошачьи распространены практически по всему миру за исключением нескольких океанических островов и Антарктиды, при этом в Австралию, Новую Зеландию и на ряд океанических островов кошачьи (домашняя кошка) были завезены человеком (Medina et al., 2011). Кошачьи населяют самые разнообразные биотопы: пустыни (черноногая и барханная кошки), степи (манул, сервал), тропические леса (тигр, ягуар), леса умеренных широт (евразийская и канадская рыси) (Гептнер, Слудский, 1972; Nowell, Jackson, 1996). В современном мире при постоянно увеличивающейся антропогенной нагрузке на экосистемы и увеличении фрагментации местообитаний по данным Международного союза охраны природы (IUCN, 2012) численность 29 видов диких кошачьих снижается, численность еще пяти остается стабильной, для еще двух видов нет объективных данных о динамике численности.

Основная причина снижения численности различных видов кошачьих – антропогенный пресс, проявляющийся в прямой добыче, в том числе и нелегальной (Millions, Swanson, 2006), снижении численности основных жертв (Charpon et al., 2008), фрагментации местообитаний, ведущей к изоляции группировок животных (Henry et al., 2009), увеличении контактов с домашними животными, которые могут приводить к гибели мелких диких кошачьих (Кирилук, Пузанский, 2000). Кроме того, фрагментация местообитаний создает предпосылки для снижения генетического разнообразия в изолированных популяциях и группировках животных, что может вести к снижению их репродуктивных способностей и активности иммунной системы, увеличению риска поражения патогенами, в том числе и

от одичавших домашних животных (O'Brien, 1994; Roelke-Parker et al., 1996; Russello et al., 2004; Culver et al., 2008).

Снижение численности кошачьих в природе требует не только развития подходов к сохранению кошачьих *in situ*, но и обуславливает необходимость содержания и разведения их в неволе в качестве «резервных популяций» для последующей реинтродукции животных в природу. Вместе с тем, разведение отдельных видов кошачьих и создание их популяций в неволе достаточно проблематично. Так, разведение в неволе пиренейской рыси было достигнуто только в последние 10 лет (Vargas et al., 2005), создать устойчивую группировку манулов в зоопарках не удастся, в первую очередь из-за высокой смертности молодняка (Swanson, 1999; Kenny et al., 2002). Для решения этих проблем необходимо детальное изучение биологии кошачьих, в первую очередь связанной с размножением и выращиванием потомства.

Размножение у млекопитающих требует существенных затрат со стороны обоих полов, включающих производство половых клеток, поиск брачного партнера, конкуренцию за брачного партнера, беременность и выкармливание молодняка (для самок), снижение активности иммунной системы и т.д. (Moshkin et al., 2000; Zera, Harshman, 2001; Harshman, Zera, 2007; Cox et al., 2010). Каждый индивидуум осуществляет своеобразный выбор между размножением в конкретный момент времени (его эффективностью и интенсивностью) и выживаемостью и будущим размножением (Moshkin et al., 2000; Harshman, Zera, 2007; Cox et al., 2010). Модифицируя усилия, затрачиваемые на размножение в зависимости от различной обеспеченности ресурсами, животные, изменяя свои репродуктивные стратегии, «оптимизируют» свой репродуктивный успех. При этом необходимо отметить, что при изменении условий среды (обеспеченность кормом, число доступных брачных партнеров и т.д.) наиболее часто используемые животными стратегии будут различаться (Say et al., 2002).

Особенности репродуктивных стратегий кошачьих изучались в основном на небольших выборках животных (Swanson et al., 1996; Newell-Fugate et al., 2007), а большинство экспериментальных работ проводилось на домашней кошке (Shatz, Palme, 2001; Chatdarong K., 2003; Natoli et al., 2007; Tsuitsui et al., 2012). Отдельные аспекты физиологии размножения, в частности характер овуляции (Schmidt et al., 1988; Schramm et al., 1994; Morreira et al., 2001), подходы к определению беременности (Czekala et al., 1994; Brown et al., 1994; Brown, 2006), влияние стресс-гормонов на размножение (Wielebnowski et al., 2002), оценка качества спермы (Wildt et al., 1983, 1987; Pukazhenthil et al., 2006), методы искусственного осеменения и трансплантации эмбрионов (Howard et al., 1990, Pope et al., 2006) рассматривались на отдельных видах диких кошачьих. Поведенческие особенности размножения и выращивания молодняка изучены в основном на домашней кошке (Deag et al., 1987; Mendoza-Ramirez, 1987; Mendl, 1988). Однако, вопросы влияния промискуитетной системы спариваний, свойственной всем кошачьим, на их репродуктивный успех, функционирования желтых тел, родительского поведения, внутривыводковых отношений в процессе выращивания потомства практически не были описаны.

Основные цели и задачи исследований. Целью настоящего исследования было провести сравнительный анализ биологии размножения кошачьих и выявить механизмы повышения репродуктивного успеха.

В задачи работы входило:

- 1) Провести анализ изменений коммуникативного поведения, в первую очередь маркировочного и акустического, связанных с размножением у кошачьих.
- 2) Оценить изменения гормонального статуса и репродуктивных характеристик животных в течение года у кошачьих различных групп.

3) Выявить влияние на успех размножения кошачьих ряда факторов, в том числе качества спермы (степени выраженности тератоспермии) самцов, особенностей спаривания самок, числа брачных партнеров самки, внутривыводковой агрессии.

4) Оценить влияние на репродуктивный успех кошачьих внутривыводковой агрессии, рассмотрев закономерности ее проявления и возможные последствия.

Объект и предмет исследования. Объектами исследований в данной работе были 417 особей 11 видов кошачьих: 7 из 8 обитающих на территории Российской Федерации видов (тигр, леопард, манул, снежный барс, евразийская рысь, дальневосточный лесной кот, европейский лесной кот), все 4 вида рысей мировой фауны (кроме евразийской - пиренейская, канадская и красная (рыжая) рысь) и домашняя кошка. Предметом исследования служили особенности физиологии (качество спермы и функционирование желтых тел), поведения (маркировочное, акустическое, половое и родительское), в том числе его формирования в онтогенезе, и гормонального статуса различных видов кошачьих, в том числе изменения этих параметров, связанных с размножением животных.

Основные защищаемые положения.

1) Кошачьи способны получать информацию о физиологическом статусе потенциальных партнеров по запаховым и акустическим сигналам. Поиск брачного партнера у моно- и олигоэстральных видов кошачьих сопровождается более продолжительным увеличением маркировочной и акустической активности чем у полиэстральных видов.

2) Достоверные сезонные изменения гормонального статуса прослеживаются у самцов моно- и олигоэстральных видов, однако, не выявлены у полиэстральных видов, что связано с оптимизацией усилий, затрачиваемых на размножение у видов первых двух групп.

3) Изменения в стратегиях спариваний (спаривания с одним или двумя самцами) в период гона может оказывать существенное влияние на размер выводка у кошачьих, причем механизмы увеличения размера выводка могут быть связаны как с увеличением интенсивности овуляции, так и со снижением эмбриональных потерь у животных.

4) Внутривыводковая агрессия у ряда видов кошачьих (представителей рода рысей (*Lynx*)) может рассматриваться как фактор, влияющий на репродуктивный успех самок не только в результате непосредственной гибели молодняка, но и в результате дифференциации однопометников по социальному поведению, темпам роста, активности иммунной системы.

Научная новизна работы. В настоящей работе впервые показаны видовые особенности частоты маркировочной активности и ее сезонные изменения у ряда видов кошачьих, прослежена взаимосвязь акустической активности животных с гормональным статусом особей, влияние спариваний с несколькими самцами на репродуктивный успех самок у кошачьих, в том числе механизмы увеличения репродуктивного успеха при различных системах спариваний. Впервые были оценены особенности функционирования желтых тел диких кошачьих в период лактации. Кроме того, прослежено материнское поведение и особенности внутривыводковых взаимоотношений у ряда видов кошачьих.

Теоретическая и практическая значимость исследования. Полученные результаты впервые для млекопитающих позволяют оценить влияние выбранных репродуктивных стратегий на успех размножения животных, в том числе различные механизмы увеличения репродуктивного успеха при промискуитетной системе спариваний. Полученные данные могут быть экстраполированы на большинство видов млекопитающих с индуцированным типом овуляции.

Полученные результаты могут быть использованы и используются в разработке подходов к управлению популяциями редких видов кошачьих,

как в природе, так и в условиях неволи. В частности, результаты работы использовались в проектах по реинтродукции диких кошачьих в России (амурский тигр, переднеазиатский леопард) и Испании (пиренейская рысь), а также в проектах по мониторингу состояний популяций амурского тигра и дальневосточного леопарда, осуществляемых разными организациями (ИПЭЭ РАН, Wildlife Conservation Society, Национальный парк «Земля леопарда») на Дальнем Востоке России. Результаты исследований были использованы при чтении курса «Экологическая физиология» на кафедре зоологии позвоночных Московского государственного университета, а также в рамках летних полевых практик пяти Вузов на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ РАН.

Апробация результатов работы. Результаты исследований были представлены автором в виде пленарных, устных и стендовых докладов на 48 международных и российских конференциях, в том числе: 2-ом и 4-5-ом Европейских териологических конгрессах (Саутгемптон, Великобритания, 1995; Брно, Чехия, 2003; Сиена, Италия, 2007); VI съезде Териологического общества (Москва, 1999); XXVI-XXIX Международной этологической конференции (Бангалор, Индия, 1999; Тюбинген, Германия, 2001; Флорианаполис, Бразилия, 2003; Будапешт, Венгрия, 2005); III-X Международной конференции по поведению, физиологии и охране диких и зоопарковских животных (Берлин, Германия, 2000, 2002, 2004; 2007, 2009, 2011, 2013, 2015); конференции «Биоразнообразие и динамика экосистем Северной Евразии»; Конференция, посвященной 250-летию МГУ и 90-летию ЗБС "Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России" (Москва, 2001); 6-8-ой Пущинских школах-конференциях молодых ученых "Биология - наука XXI века" (Пущино, 2002-2004); VII-IX совещаниях "Териофауна России и сопредельных территорий" (Москва, Россия, 2003, 2007, 2011, 2016); Сибирской зоологической конференции (Новосибирск, 2003); конференции «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2005); конференции «Зоокультура и

биологические ресурсы» (Москва, 2005), I-II конференциях «Поведение и поведенческая экология» (Черноголовка, 2005; 2009); конференции «Физиологические основы повышения продуктивности млекопитающих, введенных в зоокультуру» (Петрозаводск, 2005); конференции «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (Москва, 2005); конференция «Популяционная экология животных» (Томск, 2006); IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007); 6-ом Международном симпозиуме по размножению собак и кошек (Вена, Австрия, 2008); 4-ой Европейской конференции по поведенческой биологии (Дижон, Франция, 2008); I-V совещаниях Международного общества эндокринологии диких животных (Цинциннати, США, 2010; Торонто, Канада, 2011; Вена, Австрия, 2012; Чикаго, США, 2013; Берлин, Германия, 2015); конференции «Амурский тигр в Северо-Восточной Азии: проблемы сохранения в XXI веке» (Владивосток, 2010); конференции «Растительные и животные ресурсы лесов мира» (Уссурийск, 2011); конференции «Технологии сохранения редких видов животных» (Москва, 2011); конференции «Дистанционные методы исследования в зоологии» (Москва, 2011); конференции «Болезни и паразиты диких животных Сибири и Дальнего Востока России» (Уссурийск, 2012); 7-ой ежегодной встрече «Тигры навсегда» (Джакарта, 2014); конференции «Ареалы, миграции и другие перемещения диких животных» (Владивосток, 2014); V-м Международном Конгрессе по управлению популяциями диких животных (Саппоро, Япония, 2015). Кроме того, автор выступал с приглашенными докладами на семинарах в Университете Берна (Швейцария, 1998), Институте Экологии в Йене (Германия, 1999), Институте исследований в дикой природе и зоопарках в Берлине (Германия, 2002), Институте исследований млекопитающих в Бяловеже (Польша, 2005; 2016), Национальном парке Доньяна и Музее естественной истории в Мадриде (оба – Испания, 2005), Университете Альберты в Ванкувере (Канада, 2006), Университете Осло (Норвегия, 2007), Томском государственном Университете (Россия, 2008), Институте систематики и экологии животных и

Институте Цитологии и генетики (оба – Новосибирск, 2009 и 2011), Институте дикой природы в Дерадуне и Правительственном тигровом агенстве в Дели (оба – Индия, 2011), Даурском заповеднике (Нижний Цасучей, Россия, 2013).

Личный вклад автора. Автором лично проводились наблюдения в неволе за маркировочным, акустическим и социальным поведением кошачьих, а также часть наблюдений за половым поведением и онтогенезом поведения у различных видов кошачьих.

Автором лично проведены сборы всех проб спермы у самцов кошачьих в неволе и природе, расчеты концентрации спермы и объемов эякулята для каждого из образцов. Автор проводил необходимую иммобилизацию животных и заборы крови у крупных и мелких кошачьих, часть обследований (примерно 40%) репродуктивных органов иммобилизованных животных при помощи УЗИ.

Автором самостоятельно проведен сбор большинства (около 85%) проб крови у кошачьих в неволе и природе, анализ концентраций гормонов в сыворотках крови, проведены измерения уровня гормонов в экскрементах кошачьих (в первую очередь рыси и тигра), проведены валидационные эксперименты для неинвазивного мониторинга стероидных гормонов у всех видов кошачьих, упомянутых в работе. Автором проведена вся статистическая обработка и интерпретация всех полученных данных.

Научные публикации по теме исследования. Результаты исследований, проведенных в рамках диссертационной работы, представлены в виде монографии, в главах 3-х коллективных монографий, в 57 научных статьях в зарубежных и отечественных рецензируемых журналах (из них 52 – в изданиях, рекомендуемых ВАК), а также в 190 публикациях в материалах российских и международных научных конференций и конгрессов.

Организация исследований. Разработка методов исследования, проведение полевых и экспериментальных работ, а также лабораторных анализов, связанных с выполнением диссертационной работы, проводились как в рамках плановых научных исследований ИПЭЭ РАН, так и в рамках российских и международных научно-исследовательских проектов, поддержанных Российским Фондом Фундаментальных Исследований, Программой фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные исследования мониторинга», Немецким министерством науки и технологий (BMBF), Фондом Дж. и К. МакАртуров, Русским географическим обществом, Германской службой академических обменов (DAAD).

Благодарности. Автор выражает искреннюю благодарность семье за поддержку и терпение на всех этапах работы, а также коллегам из ИПЭЭ РАН, в первую очередь Ерофеевой М.Н., Антоневиц А.Л., Павловой Е.В., Иванову Е.А, Эрнандесу-Бланко Х.А. и Сорокину П.А. за помощь при проведении данного исследования. Отдельную благодарность автор выражает члену-корреспонденту РАН Рожнову В.В. за ценные рекомендации, высказанные при выполнении исследований.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, пяти глав и заключения. Она изложена на 278 страницах машинописного текста, включает 65 рисунков и 6 таблиц, а также содержит список литературы из 478 наименований, из них 401 на иностранном языке.

Глава 1. Методы и объекты исследования

Объекты исследований. Наиболее подробные исследования проводили на евразийской рыси и домашней кошке. Обобщенные данные представлены в таблице 1.

Таблица 1. Число животных, использованных в работе.

№	Вид	Min N*
1	Евразийская рысь (<i>Lynx lynx</i>)	117
2	Красная (рыжая) рысь (<i>Lynx rufus</i>)	12
3	Пиренейская рысь (<i>Lynx pardinus</i>)	14
4	Канадская рысь (<i>Lynx canadensis</i>)	3
5	Тигр (<i>Panthera tigris</i>)	96
6	Леопард (<i>Panthera pardus</i>)	27
7	Домашняя кошка (<i>Felis catus</i>)	69
8	Дальневосточный лесной кот (<i>Prionailurus bengalensis euptilura</i>)	44
9	Европейский лесной кот (<i>Felis sylvestris sylvestris</i>)	7
10	Снежный барс (<i>Uncia uncia</i>)	3
11	Манул (<i>Otocolobus manul</i>)	25

* - n указан минимальным, так как при оценке числа животных в природе все неидентифицированные образцы принимались как принадлежащие одному животному.

Исследования проводились на представителях 6 различных родов (*Lynx*, *Panthera*, *Prionailurus*, *Felis*, *Uncia*, *Otocolobus*) семейства кошачьих. В соответствующих главах при изложении результатов экспериментов указаны объемы выборки и исследуемые виды животных.

Место проведения исследований. Основные исследования в неволе проводились на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ РАН, где вели работы с евразийской и красной рысьями, европейским и дальневосточным лесными котами, домашней кошкой, манулом. Условия содержания животных варьировали с 1988 по 2014 гг, и были детально

описаны в различных публикациях (Соколов и др., 1994; Naidenko et al., 1996; Павлова, Найденко, 2008; Алексеева и др., 2014). Кроме того, проводили исследования в зоопарках г. Москвы, Волоколамска, Санкт-Петербурга, Южно-Сахалинска и Новосибирска, Сочинском Национальном парке, Центре разведения пиренейской рыси (*El Acebuche*, Испания) (Мартынова и др., 2009; Найденко и др., 2011; Иванов, 2013; Иванов и др., 2014). Лабораторные исследования наряду с лабораторией ИПЭЭ РАН проводились в Институте исследований в дикой природе и зоопарках (Берлин, Германия), в первую очередь валидационные эксперименты для неинвазивного мониторинга гормонов, связанные с использованием высокоэффективной жидкостной хроматографии и оценки радиоактивности экскретов (Jewgenow et al., 2006; Dehnhard et al., 2010, 2014), и определение отцовства в выводках рыси (Naidenko et al., 2007), а также Университете Осло (генетическое разнообразие рыси в Евразии) (Rueness et al., 2014).

Исследования в природе проводили в Центральном-Лесном государственном природном заповеднике, Тверская обл., Россия (евразийская рысь). Пространственное распределение и активность домашних и европейских лесных кошек изучали в Золлинге (Центральная Германия). Исследования тигра и леопарда проводили в государственном природном заповеднике Уссурийский и Национальном парке «Земля леопарда» и их окрестностях, а также еще 4 точках в Приморском и Хабаровском краях (Иванов, 2013). Исследования манула проводили в Даурском заповеднике, Забайкальский край (Naidenko et al., 2014).

Методы исследований. В работе использованы различные подходы, включающие этологические, иммунохимические, иммунологические, физиологические и молекулярно-генетические методы исследований.

Этологические методы были использованы в основном при проведении наблюдений за животными на НЭБ «Черноголовка». Использовали методы визуального наблюдения из специальных укрытий (Найденко и др., 1995),

видеорегистрации поведения и последующего анализа данных (Чагаева, Найденко, 2012; Glukhova, Naidenko, 2014), в том числе с использованием специализированных программ (Алексеева и др., 2013). Эксперименты с парным предъявлением запахов проводились по ранее описанным методикам (Найденко и др., 1996). Регистрация поведения животных в природе осуществлялась с использованием спутниковых ошейников (Рожнов и др., 2011) или фотоловушек (Эрнандес-Бланко и др., 2013).

Иммунохимические методы использовались при анализе гормонального статуса животных как в условиях неволи (Jewgenow et al., 2006; Павлова, Найденко, 2008; Dehnhard et al., 2010, 2014), так и в природе (Найденко и др., 2011). Измерения гормонов в плазме крови проводили напрямую, используя коммерческие наборы для измерения тестостерона, прогестерона, эстрадиола, кортизола и андростендиона (Найденко, 2005; Найденко, Ерофеева, 2005). Неинвазивно уровень стероидных гормонов определяли в экскрементах животных, используя метод экстракции 90% метанолом (Jewgenow et al., 2006; Павлова, Найденко, 2008). Экстракцию из экскрементов, собранных в неволе проводили из образцов не более чем суточной давности, в природе использовали образцы различного срока давности в зависимости от температуры окружающего воздуха (Найденко, Рожнов, 2009; Найденко и др., 2011). Валидацию антител проводили с использованием методов высокоэффективной жидкостной хроматографии (Jewgenow et al., 2006), введения радиомеченного гормона (Dehnhard et al., 2010, 2014), для глюкокортикоидов – при помощи АКТГ-теста и при транспортировке животных (Найденко и др., 2011; Иванов и др., 2014).

Иммунологические методы использовались при оценке активности иммунной системы (иммунного ответа) при введении нереплицирующегося антигена (Loschagina et al., 2013). Кроме того, их использовали при оценке встречаемости, а в отдельных случаях - титра антител к различным патогенам

кошачьих в природных популяциях (Найденко и др., 2012; Гончарук и др., 2012; Naidenko et al., 2014).

Физиологические методы исследований использовали в основном при оценке параметров активности репродуктивной системы самцов и самок кошачьих. Для оценки активности половой системы самцов использовали измерения семенников при иммобилизации животных, метод электроэякуляции и оценки качества эякулята при помощи микроскопирования (Jewgenow et al., 2006; Erofeeva et al., 2014). Для оценки активности половой системы самок использовали ультразвуковые исследования яичников, проводя их сначала трансректально или трансабдоминально (Goritz et al., 2008). Кроме того, проводили ряд экспериментов по оценке активности репродуктивной системы кошачьих, связанных в частности с искусственной стимуляцией овуляции или введением аналогов простагландинов для оценки снижения активности желтых тел (Painer et al., 2014). В ходе экспериментов регулярно проводили взвешивания животных для оценки возрастной и сезонной динамики массы тела у различных кошачьих (Naidenko, 2006).

Молекулярно-генетические методы исследований использовались в работе в трех направлениях. Было оценено отцовство при спаривании самок рысей и домашних кошек с двумя самцами для описания репродуктивного успеха самцов (Naidenko et al., 2007). Их использовали для оценки генетического разнообразия рысей на территории России и сопредельных стран (Rueness et al., 2014). При работе в дикой природе молекулярно-генетические методы использовали для неинвазивной идентификации образцов экскрементов амурского тигра и дальневосточного леопарда, предназначенных для гормонального анализа (Рожнов и др., 2009; Сорокин и др., 2013).

Глава 2. Поиск и выбор брачного партнера у кошачьих

В главе обсуждаются различные аспекты социального и коммуникативного поведения, определяющие успех поиска и выбора брачного партнера у кошачьих.

2.1. Особенности пространственной организации популяций кошачьих

В разделе рассмотрены особенности пространственного распределения животных в популяциях кошачьих. Показано, что участки обитания самцов обычно больше, чем у самок, при этом покрывают 1-3 участка самок, с которыми самцы спариваются, когда те приходят в эструс. Кроме льва, гепарда и домашней кошки остальные кошачьи ведут одиночный образ жизни, половозрелые особи редко контактируют вне периода размножения. К периоду гона у кошачьих резко возрастает активность, партнеры совершают рейды за пределы участков обитания, что увеличивает вероятность встречи с потенциальными брачными партнерами и, вероятно, ведет к промискуитетной системе спариваний.

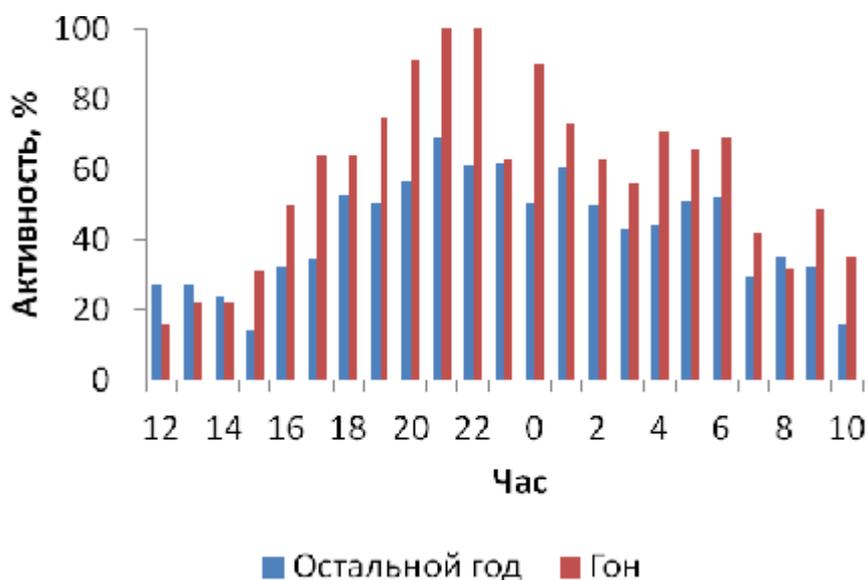


Рис. 1. Активность самцов домашней кошки в период гона по сравнению с активностью в остальное время.

Участки обитания самцов домашних кошек в Золлинге (Германия) к периоду гона существенно увеличивались и были наиболее вариабельны, что было связано с интенсивным поиском брачных партнеров. Эти кошки были активны в среднем 44,5 % времени (Найденко, Хупе, 2002): от 58,2% в марте-апреле до 36,7% в ноябре-декабре (Рис. 1).

Резкие изменения в использовании пространства были наиболее частыми в январе-марте (в 63% проанализированных случаев, n=19) и очень редкими в октябре-декабре (17%, n=18), то есть использование котами пространства наиболее сильно варьировало в период гона и непосредственно перед ним. Это связано с интенсификацией перемещений животных в этот период в поисках брачных партнеров.

2.2. Ольфакторная коммуникация кошачьих

2.2.1. Способы оставления запаховых меток

Раздел обобщает материалы по встречаемости различных форм маркировочного поведения у разных видов кошачьих. Традиционно для всех видов кошачьих характерными формами маркировочного поведения считаются уринация, дефекация, оставление поскребов, потирания об объекты щечной областью, а также оставление комбинированных меток – поскребов грунта с оставленными запаховыми метками (мочой или экскрементами). В целом, маркировочное поведение кошачьих достаточно консервативно. Четыре основных формы маркировочного поведения встречаются практически у всех видов (Bailey, 1993; Sunquist, Sunquist, 2002). Для разных видов кошачьих количество форм маркировочного поведения у самцов и самок одинаково, половые различия отмечаются только в частоте проявления этих форм поведения (Соколов и др., 1995; Naidenko, Serbenyuk, 1995).

Частота проявления различных форм маркировочного поведения различались у разных видов. Так, взрослые евразийские рыси наиболее часто на различных объектах оставляли мочу (76-86% меток в зависимости от сезона года) (Соколов и др., 1995). У самцов дальневосточного лесного кота доля уринаций была несколько больше чем у самок и составила 44% (почти в 5 раз чаще частоты дефекаций). У самцов красной рыси доля уринаций составляла 50% от общего числа актов маркировочного поведения (уринации звери использовали в 8.3 раза чаще дефекаций). В целом, у самцов красной рыси структура маркировочного поведения (Рис. 2) была примерно сходной с таковой у евразийских рысей (Рис. 3).

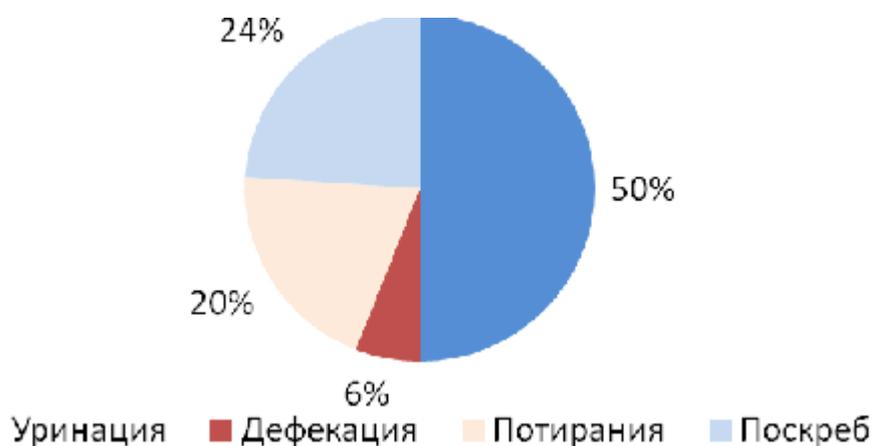


Рис. 2. Доля различных форм маркировочного поведения у самцов красной рыси (n=238).

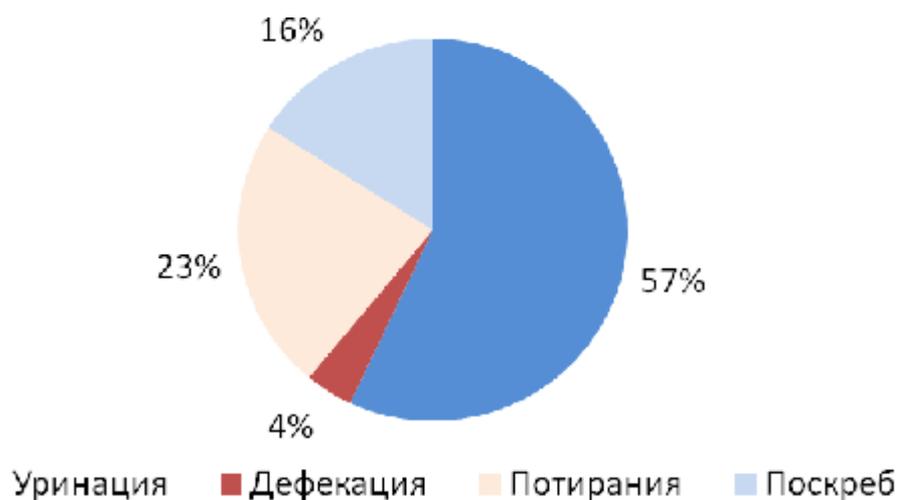


Рис. 3. Доля различных форм маркировочного поведения у самцов евразийской рыси (n=525).

Преобладание уринаций в маркировочном поведении описано и для ряда других видов кошачьих (Юдаков, Николаев, 1987; Panaman, 1981). В работах Дж. Меллен (Mellen, 1989, 1993) показано, что доля уринаций в маркировочном поведении лишь у двух из девяти видов кошачьих была меньше 50% от общего числа маркировочных актов (Mellen, 1989; 1993). Преобладание маркировки мочой над другими типами маркировочного поведения отмечено для амурского тигра и африканского льва, домашней и черной кошки (Smith, 1989; Feldman, 1994; Molteno et al., 1998; Lahmann, 2007; Protas et al., 2010). Таким образом, у различных видов кошачьих уринации являются наиболее часто используемым типом маркировочного поведения. Наряду с остальными формами маркировочного поведения они обеспечивают обмен информацией между конспецификами в природных популяциях. Характер ее оставления, в том числе на визуально выделяющихся объектах, обеспечивает ее высокую сохранность и привлекательность для конспецификов (Матюшкин, 1977; Соколов и др., 1995; Protas et al., 2010).

2.2.2. Сезонные изменения в проявлении маркировочной активности

Изменения частоты маркировочного поведения у кошачьих, связанные с размножением животных, практически не изучены. Мы полагаем, что изменения маркировочной активности к гону могут быть связаны с цикличностью активности половой системы самок у различных видов кошачьих: полиэстральных (самки несколько раз в году приходят в эструс), моноэстральных (самки демонстрируют обычно один эструс в году) и олигоэстральных (самки регулярно приходят в эструс, но на протяжении определенного периода года). Наличие узкоограниченного во времени периода размножения у моноэстральных видов ведет к увеличению важности успешного размножения. У таких видов отмечается резкое увеличение маркировочной активности животных к периоду гона. У олигоэстрального вида - дальневосточного лесного кота - частота маркировочного поведения достигала пика также в период гона. Увеличение маркировочной активности или отдельных ее форм у самок собственно в период эструса или незадолго до него описано у самок видов, относящихся к моно-, олиго- и полиэстральным.

2.2.3. Выбор объектов для оставления запаховых меток

В разделе обсуждаются способы привлечения конспецификов к нанесенным маркировочным меткам (предпочтение специфических объектов, нанесение визуальных меток, увеличение сроков действия меток). Маркируемые кошачьими объекты (наклонные деревья, выворотни, пни) несколько выделяются из окружающего пейзажа, выполняя роль визуальных ориентиров. Поскребы грунта и снега могут играть ту же функцию.

2.2.4. Информативность запаховых меток

Важную роль в коммуникации кошачьих играет фелинин, выделенный из мочи домашней кошки и ряда других видов кошачьих (Datta, Harris 1951; Hendriks et al., 1995a), концентрация которого в моче связана с уровнем

тестостерона (Hendriks et al., 2008) и кауксина (Miyazaki et al., 2003; 2006a; McLean et al., 2007). Вместе с тем, у крупных кошек рода *Panthera* фелинин в моче самцов не обнаруживается. Предполагается, что сигнальное значение у них имеют иные химические соединения (Datta, Harris 1953; Roberts 1963; Hendriks et al. 1995a).

Обсуждается информативность запаховых сигналов экскретов: по запаховым сигналам мочи рыси могут распознавать вид, пол и возраст сородичей, дифференцировать отдельных индивидуумов (Naidenko, Serbenyuk, 1995; Соколов и др., 1996); кроме того, распознавать конспецификов рыси могут и по запаховым сигналам экскрементов; домашние кошки распознают образцы мочи самцов своей и чужой колоний (Natoli, 1985), пробы собственной и чужой мочи (Boer, 1977). Система распределения меток (в первую очередь - мочевых) по участку обитания кошачьих, их высокая информативность и частота оставления обеспечивают возможность опосредованного контактирования конспецификов и обмена информацией между животными. Это необходимо для своевременного нахождения брачных партнеров в период размножения животными, ведущими одиночный образ жизни.

2.3. Особенности акустической коммуникации кошачьих

Акустическая коммуникация кошачьих достаточно разнообразна и отличается у представителей различных родов. Наши исследования были в основном сконцентрированы на евразийской рыси, как модельном виде, в меньшей степени - на дальневосточном лесном коте и снежном барсе. У рысей выделено 8 основных акустических сигналов. Наиболее часто мы регистрировали у них дистантные ненаправленные акустические сигналы, практически единственный тип вокализации, который фиксировали в природе (Желтухин, 1980; Wilke, 1983).

У половозрелых самцов евразийских рысей были выявлены значительные сезонные изменения в акустической активности, причем

частота издавания дистантных криков и вокальная активность в целом были максимальны в марте в период гона. Такой же пик вокальной активности в период гона отмечен и у самок рысей (Найденко, Рутовская, 2006). Таким образом, к гону акустическая активность возрастала не только у самцов рысей (Stehlik, 1980), но и у самок. По-видимому, для одиночно живущих хищных млекопитающих высокая вокальная активность, наряду с опосредованной химической коммуникацией, являются надежными средствами обеспечения встречи половых партнеров в брачный период.

В разделе детально описаны характеристики дистантных сигналов евразийской рыси (Рутовская, Найденко, 2006; Рутовская и др., 2009). 98,5% из этих сигналов имели гармоническую структуру. Основная частота - 1.0 ± 0.2 кГц ($n=321$). Дистантные сигналы часто организованы в серии. Число криков в серии может быть от 2 до 41, в среднем 14 ± 8 ($n=73$). Для большинства дистантных звуковых сигналов взрослых рысей характерны явления образования субгармоник с соотношением частот 1:2 и бифонации, т.е. наличия двух независимых основных частот, каждая из которых имеет несколько гармоник, а их взаимодействие приводит к появлению комбинаторных частот, что возможно облегчает индивидуальное распознавание животных (Fitch et al., 2002; Volodin, Volodina, 2002).

Ряд спектральных характеристик дистантных сигналов рысей достоверно коррелировал с уровнем тестостерона в плазме крови: (“энтропия” в разных мгновенных срезах, ее максимальные и средние значения ($R_s = 0.70-0.82$, $N = 9$, $t = 2.59-3.74$, $p < 0.001-0.05$), максимальная ширина частотного пика ($R_s = 0.68$, $N = 9$, $t = 2.48$ $p < 0.05$), вторая основная частота в криках с бифонацией ($R_s = -0.73$, $N = 9$, $t = 2.85$ $p < 0.05$)).

Таким образом, звуковые сигналы разных особей достоверно различаются по комплексу признаков, хотя параметры дистантного сигнала, которые могли бы отражать индивидуальные особенности особи, не остаются стабильными от года к году. В частности, у самцов евразийской рыси они

напрямую связаны с уровнем андрогенов в плазме крови (Рутовская, Найденко, 2009). Кодирование физиологического состояния в физических параметрах звука имеет биологический смысл (самка, ориентируясь на дистантный сигнал самца, может оценить качество партнера или сделать выбор между разными самцами, если они окажутся в пределах слышимости самки). В этой ситуации самка может оценивать качество самца, например, его гормональный статус.

По-видимому, гормональный статус животных оказывает существенное влияние на акустическую активность индивидуумов и у других видов кошачьих. Нами показана достоверная положительная корреляция частоты издаваний акустических сигналов с уровнем эстрадиола в экскрементах самки ирбиса. Таким образом, частота акустического поведения, по-видимому, во многом определяется гормональным статусом животных, что позволяет предполагать ее максимум в периоды активности половой системы (в первую очередь – гона).

Глава 3. Особенности репродуктивной физиологии кошачьих

В главе рассмотрены вопросы изменения гормонального статуса самцов и самок кошачьих, связанные с различными этапами репродуктивного цикла.

3.1. Изменения уровня половых гормонов у самцов в течение годового цикла

Оценка сезонной динамики половых гормонов была проведена в плазме крови у четырех видов кошачьих (евразийской и красной рысей, дальневосточного лесного кота и домашней кошки). Выявлены ее различия у четырех изученных видов.

У домашней кошки повышенный уровень тестостерона (выше среднегодового) отмечали в течение зимне-весенних месяцев (с января по

май) (Рис. 4). Максимальным уровень тестостерона в сыворотке крови домашних кошек был в феврале (11,9 нг/мл), затем постепенно снижался к октябрю, когда уровень тестостерона составлял 0,67 нг/мл. У дальневосточного лесного кота, другого вида кошек, отнесенных нами к олигоэстральным, максимальный уровень тестостерона был в период предгона-гона (отмечаемого на НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН в марте). В отличие от домашних кошек уже в апреле концентрация тестостерона у самцов дальневосточного кота снижалась и была ниже среднегодовой (в мае-сентябре) около 57-75%. Таким образом, исходя из данных гормонального анализа, сезонность в размножении дальневосточного лесного кота была выражена значительно сильнее, чем таковая у домашней кошки. У евразийской рыси (моноэстрального вида) максимальным уровень тестостерона был также в период предгона-гона (в феврале-марте), а затем снижался. У красной рыси изменения базального уровня тестостерона были сходны с таковым у евразийской рыси, с той лишь разницей, что пик тестостерона в гон отмечался на месяц раньше – в январе.

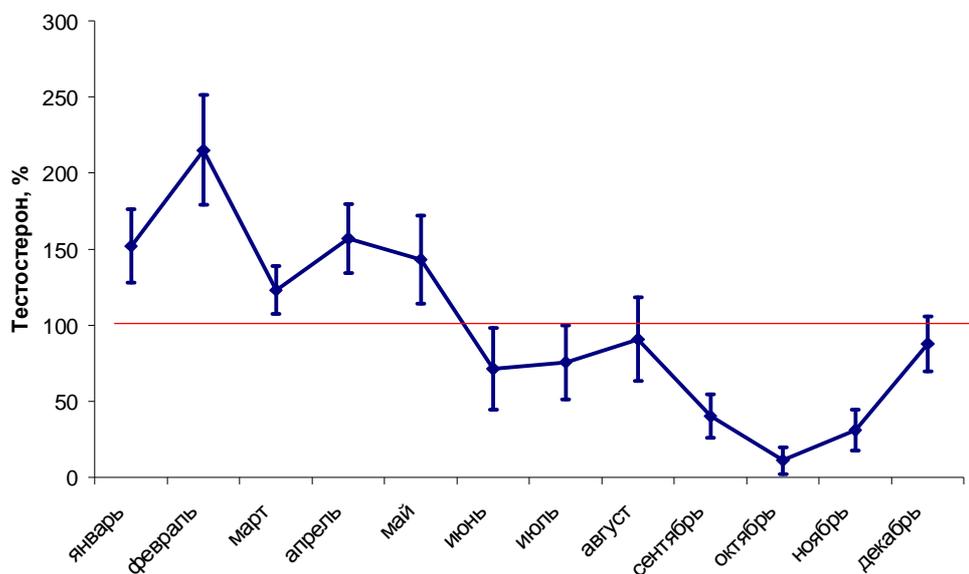


Рис. 4. Сезонные изменения уровня тестостерона в плазме крови самцов домашней кошки в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

В сыворотке крови взрослых самцов леопардов уровень тестостерона был существенно выше в период с декабря по июль, чем в августе-сентябре ($6,33 \pm 1,12$ (n=5) и $1,63 \pm 0,41$ (n=3)). В отличие от перечисленных видов, у взрослых самцов амурского тигра уровень тестостерона в сыворотке крови взрослых самцов не менялся в течение года. Более детальный анализ уровня метаболитов тестостерона в экскрементах животных показал, что у самцов амурских тигров и дальневосточных леопардов не прослеживается четкой сезонной динамики в эндокринной активности семенников. По-видимому, это обеспечивает круглогодичную возможность размножения этих животных.

3.2. Изменения уровня половых гормонов у самок в течение годового цикла

Оценка сезонной динамики прогестерона была проведена в сыворотке крови у самок четырех видов кошачьих (евразийской и красной рысей, дальневосточного лесного кота и домашней кошки). У всех четырех видов максимальным уровень прогестерона в плазме крови был отмечен после гона, в период беременности самок. У дальневосточного кота пик прогестерона приходился на апрель (Рис. 5), а некоторое повышение его до гона (в феврале) позволяет предположить возможность спонтанной овуляции у этого вида, связанной с образованием желтых тел и их высокой стероидогенной активностью.

У самок евразийской рыси максимальным уровень прогестерона был также в период истинной и ложной беременности (март-апрель). Отсутствие высоких концентраций прогестерона в феврале, вероятно, свидетельствует о редкости наступления спонтанной овуляции у самок евразийской рыси. Беременные самки рысей имели более высокий уровень прогестерона в плазме крови, чем покрытые, но впоследствии неродившие самки. Вместе с

тем, результаты однократного анализа не позволяли однозначно дифференцировать беременных и ложнобеременных самок.

Анализ уровня прогестерона у евразийских рысей в период беременности и после него выявил падение его к моменту родов, после чего уровень прогестерона остается стабильно высоким в течение всего периода лактации (Рис. 6), составляя в среднем $14,2 \pm 0,9$ нг/мл ($n=48$). Это подразумевает активный синтез гормона в этот период. После окончания лактации уровень прогестерона у рысей существенно снижался. У домашних кошек, в отличие от рысей, средний уровень прогестерона в плазме крови во время лактации не отличался достоверно от такового в период покоя ($Z=0,64$; $n_1=27$; $n_2=5$; $p=0,52$).

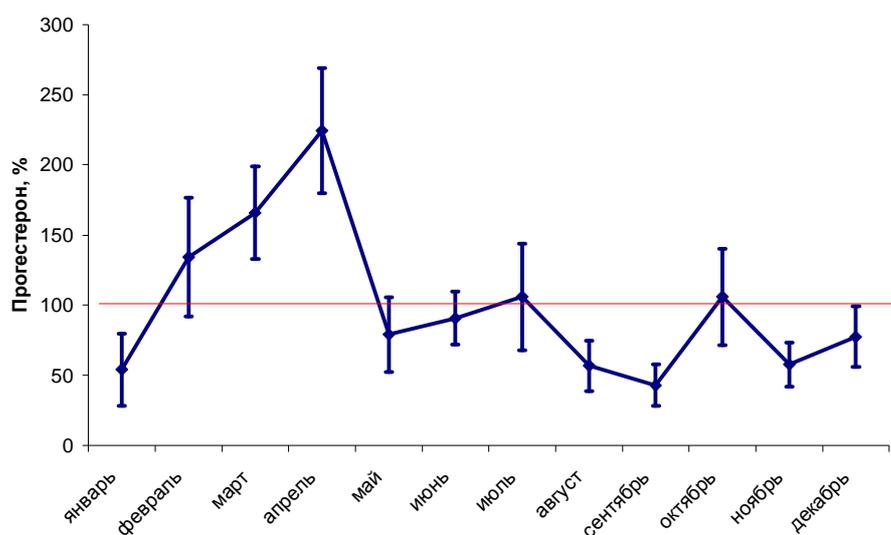


Рис. 5. Сезонные изменения уровня прогестерона у самок дальневосточного лесного кота в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

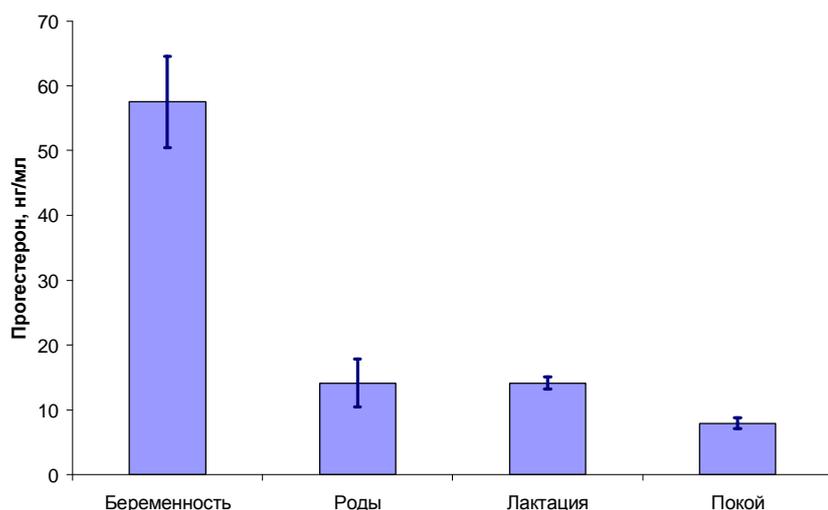


Рис. 6. Средний уровень прогестерона в плазме крови самок евразийских рысей в период беременности, за несколько дней до родов, в период лактации и в период покоя репродуктивной системы (сентябрь-март).

У самок дальневосточного лесного кота изменения уровня прогестерона аналогичны таковым у рыси. Уровень метаболитов прогестерона в экскрементах самок этого вида был значительно выше в период лактации, чем в период покоя репродуктивной системы (Рис. 7).

Таким образом, у евразийской (а также пиренейской) рыси и дальневосточного лесного кота выявлен повышенный уровень прогестерона в период лактации, в отличие от самок домашней кошки. Возможно, этот феномен характерен и для ряда других кошачьих. В частности, у отловленной на территории Уссурийского заповедника лактирующей тигрицы (тигрятам было не менее 2,5 месяцев) уровень прогестерона в сыворотке крови составил 51,3 нг/мл, тогда как у других диких и зоопарковских самок тигра, которые не имели маленьких тигрят, он был существенно ниже $14,1 \pm 4,7$ ($n=6$). У беременной самки тигра (за 2,5 недели до родов) средний уровень прогестерона составлял 148,0 нг/мл.

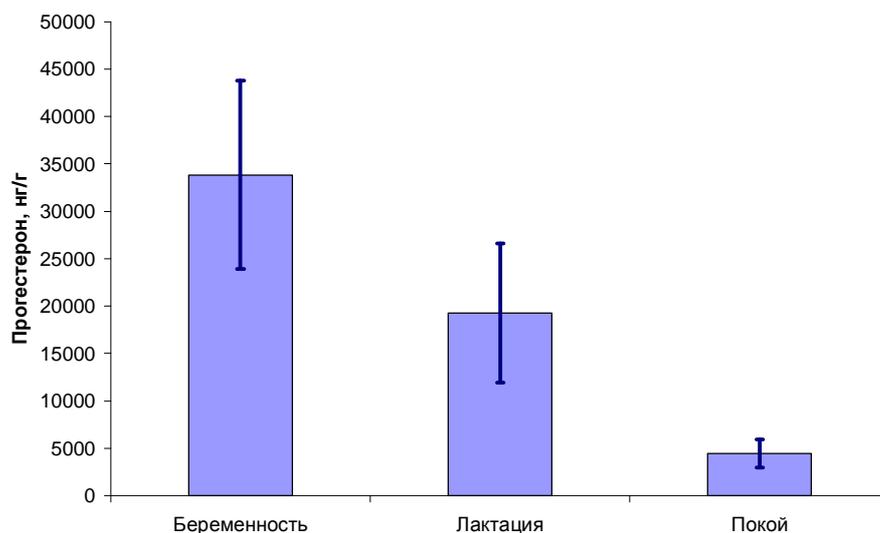


Рис. 7. Средний уровень метаболитов прогестерона в экскрементах самок дальневосточных лесных котов в период беременности, в период лактации и в период покоя репродуктивной системы.

3.3. Особенности функционирования желтых тел у кошачьих

Желтые тела образуются в яичниках самок млекопитающих на месте созревшего фолликула после того, как происходит прорыв его стенки и овуляция яйцеклетки. Образующиеся на их месте желтые тела начинают активно принимать участие в синтезе прогестерона (Cook et al., 1967; Taverne, 2001; Rekawiecki, Kotwica, 2007). Этот гормон необходим для имплантации оплодотворенной яйцеклетки, поддержания беременности и нормального развития эмбрионов (Siiteri et al., 1977; Milligan, Finn, 1997; Bazer et al., 2008). После родов желтые тела снижают свою функциональную активность, что ведет к поддержанию базального уровня прогестерона в организме, синтезируемого в основном яичниками и надпочечниками.

У евразийской рыси сохраняется высокий уровень прогестерона как минимум в течение всего периода лактации (Goritz et al., 2006; Jewgenow et al., 2012). Мы оценили функционирование желтых тел в этот период при помощи ультразвукового исследования. В отличие от большинства других

видов кошачьих (Brown et al., 1994), диагностика беременности у рысей не может проводиться на основании подъема уровня метаболитов прогестерона в экскрементах (Pelican et al., 2006) или моче животных (Dehnhard et al., 2008; Jewgenow et al., 2009). У трех видов рысей (евразийской, пиренейской и канадской) лютеальная активность обнаруживалась не только в период беременности, но и у спарившихся небеременных особей, а также лактирующих самок. В нашем исследовании лютеальная активность яичников была подтверждена ультразвуковым обнаружением желтых тел (Рис. 8) и повышенным уровнем прогестерона у евразийских и пиренейских рысей в июне-июле и ноябре-декабре соответственно. Эти находки хорошо согласуются с результатами наших исследований концентраций стероидных метаболитов в экскрементах и моче рысей (Jewgenow et al., 2006, 2009; Dehnhard et al., 2008).

Высокий уровень прогестерона в период лактации обусловлен прогестероном овариального происхождения, поскольку в этот период функционировало множество желтых тел, выявленных методом УЗИ, и его концентрации отражали объем лютеальной ткани. Уровень прогестерона коррелировал с объемом лютеальной ткани (корреляция Спирмена $r=0,927$, $p<0,01$). Последующие исследования зарубежных коллег подтверждают эти предположения (Jewgenow et al., 2012). Не очень высокий, но устойчиво повышенный уровень прогестерона может функционировать как механизм обратной связи, инактивируя фолликулогенез. Это может объяснить механизм трансформации нормального полиэстрального цикла, свойственного большинству кошачьих, в моноэстральный, характерный для рысей. Это хорошо согласуется со строгой сезонностью в активности половых желез и у самцов евразийской рыси (Goeritz et al., 2006; Jewgenow et al., 2006a; Erofeeva et al., 2014).

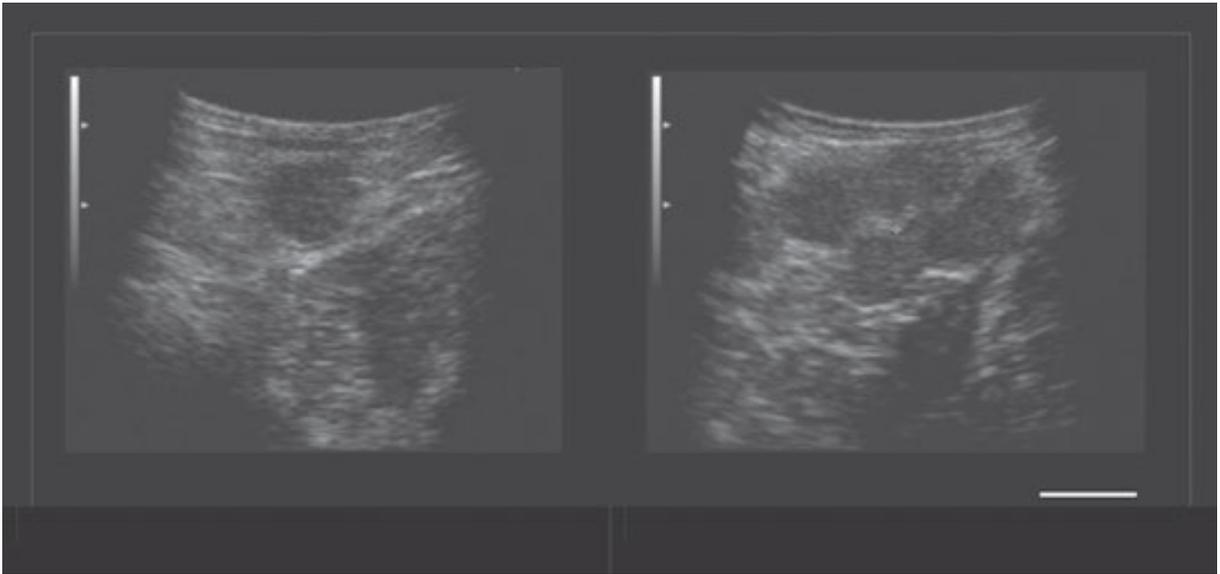


Рис. 8. Желтые тела евразийской рыси на УЗИ (на левом снимке – 1 желтое тело, на правом – пять).

Среднее число желтых тел, определенных при помощи УЗИ после родов, составило 4,6 ($n=30$) и 5,5 ($n=19$) у евразийских рысей и пиренейских рысей соответственно. У обоих видов среднее число желтых тел было значительно большим, чем средний размер выводка (средний размер выводка у евразийской рыси был 2,6 котенка и у пиренейской рыси 2,1). Остается неопределенным, вызывается ли подобное расхождение отсутствием оплодотворения яйцеклеток после овуляции, пост-имплантационными потерями или новой овуляцией яйцеклеток.

В период лактации выявлены положительные достоверные корреляции в уровне прогестерона и эстрадиола в плазме крови самок евразийских рысей ($k=0,73$; $n=19$; $p<0,05$). Это необычный паттерн изменения двух женских половых гормонов совпадает с тем, что отмечено после проведения неинвазивного мониторинга уровня их метаболитов у различных видов рысей (Goritz et al., 2006; Pelican et al., 2009; Fanson et al., 2010; Dehnhard et al., 2010).

Глава 4. Роль системы спариваний в регуляции репродуктивного успеха

В главе рассмотрены особенности полового поведения и репродуктивной физиологии кошачьих, их влияние на репродуктивный успех кошачьих.

4.1. Половое поведение кошачьих

Кошачьи – группа видов, ведущих в основном одиночный образ жизни, и считающаяся классическим примером видов с индуцированным типом овуляции. Промискуитетная система спариваний описана для всех кошачьих (Lariviere, Fergusson, 2003). Наиболее известным примером является домашняя кошка. В крупных городах, где плотность животных достигает до 3000 особей на 1 км², более чем в 80% выводков выявлено множественное отцовство (Liberg, Sandell, 1988), причем самки могут приносить выводки от 4-5 разных самцов (Say et al., 2002). При этом необходимо отметить, что спаривания с несколькими самцами далеко не всегда ведут к множественному отцовству (Naidenko et al., 2007). Считается, что самка, спариваясь с несколькими партнерами, может увеличить свой репродуктивный успех за счет выбора более подходящего партнера, улучшая таким образом качество своего потомства (Jennions, Petrie, 2000).

Индуцированный характер овуляции подразумевает выброс большего количества лютеотропного гормона в плазму крови после множественных спариваний (Concannon et al., 1980). Более высокий и продолжительный пик лютеотропного гормона теоретически может приводить к овуляции большего числа яйцеклеток у самок. Мы протестировали эту гипотезу на евразийской рыси, сравнив общее число спариваний у каждой самки в период гона с числом желтых тел после него. Была выявлена достоверная положительная корреляция этих двух параметров (корреляция Спирмена $R=0,533$; $n=16$; $p<0,05$). Таким образом, при более интенсивных спариваниях у самок

евразийских рысей происходит интенсификация овуляции, что может вести к увеличению репродуктивного успеха животных.

Плодовитость самок евразийской рыси напрямую зависела от системы спариваний. Было показано, что в экспериментальных ссаживаниях с двумя самцами средний размер выводка у самок был достоверно большим, чем у самок, спаривавшихся с одним самцом. Средний размер выводка у таких самок достоверно увеличивался и составлял $2,5 \pm 0,2$ ($n=24$) (у самок, спарившихся с одним самцом, – $2,1 \pm 0,1$ котенка ($n=44$; $t=2,29$; $p=0,025$)). Такая же закономерность была выявлена нами и для домашних кошек. При спаривании с двумя самцами размер выводка у домашних кошек был $4,3 \pm 0,5$ котенка, с одним – $3,0 \pm 0,3$ ($n_1=10$; $n_2=18$; $Z=1,96$; $p=0,049$).

Увеличение размера выводка у евразийской рыси достигается в первую очередь за счет изменения схемы ссаживаний, а не присутствия второго самца: сходные результаты были получены при ссаживании самок с одним самцом по той же схеме. Особый интерес представляют результаты по эмбриональным потерям самок. Они были значительно ниже у самок, спаривавшихся с двумя самцами (36% против 56% и 57% при остальных схемах спаривания) (Рис. 9).

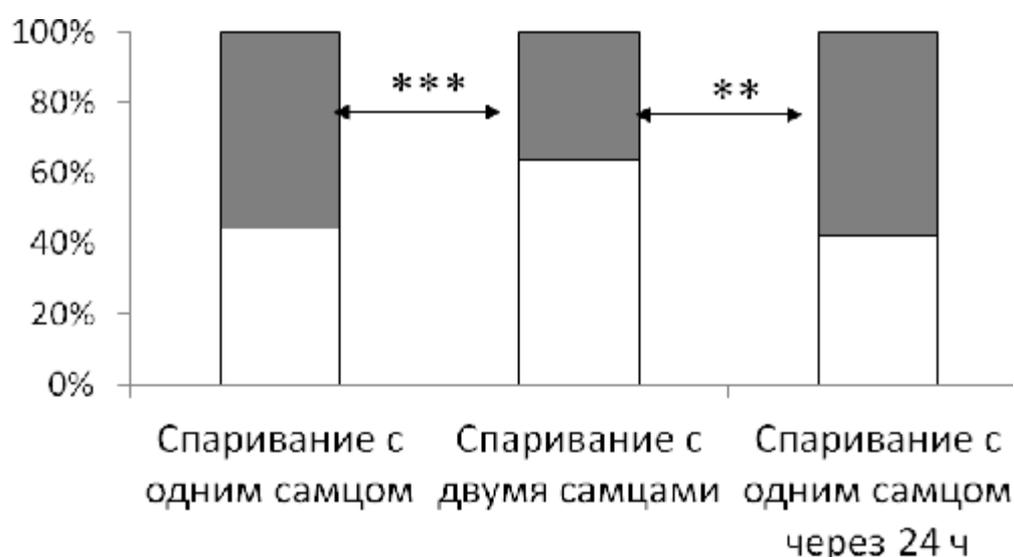


Рис. 9. Эмбриональные потери (темным цветом) у самок евразийских рысей спаривавшихся с одним самцом и с двумя самцами, а также с одним самцом по методике, использованной для второго эксперимента (*** $p=0,0003$; ** $p=0,0017$).

Таким образом, интенсификация спариваний в целом приводит к увеличению числа овулирующих яйцеклеток, что увеличивает потенциальную плодовитость животных. Спаривание с двумя самцами приводит к резкому снижению эмбриональных потерь у самок, что может быть основным механизмом увеличения репродуктивного успеха самок. Вопрос о том, как спаривание с двумя самцами может приводить к снижению эмбриональных потерь у самок, остается открытым. Возможно, это связано с качеством спермы у самцов.

4.2. Качество спермы у отдельных видов кошачьих

Комплексный анализ качества спермы проводили у самцов домашней кошки, дальневосточного лесного кота, евразийской и красной рысей, используя по 5-10 особей каждого вида. Кроме того, отдельные результаты нами получены данные для амурского тигра, дальневосточного и переднеазиатского леопардов, европейского лесного кота. Результаты анализа показали наличие выраженных межвидовых различий у исследованных видов, в том числе по концентрации спермы и объему эякулята.

У большинства протестированных животных отмечены признаки тератоспермии, т.е. присутствие в эякуляте более 60 % морфологически аномальных сперматозоидов. Для трех видов кошачьих (евразийской рыси, дальневосточного лесного кота и домашней кошки) прослежены сезонные изменения в степени выраженности тератоспермии, причем для домашних кошек они были прослежены отдельно для терато- и нормоспермийных

животных. Впервые показана сезонная изменчивость выраженности тератоспермии у кошачьих на примере евразийской рыси (моноэстрального вида), у которой доля морфологически нормальных сперматозоидов была максимальной в период гона (Friedman ANOVA, $T=7,8$; $df=3$; $p<0,05$) (Рис. 10).

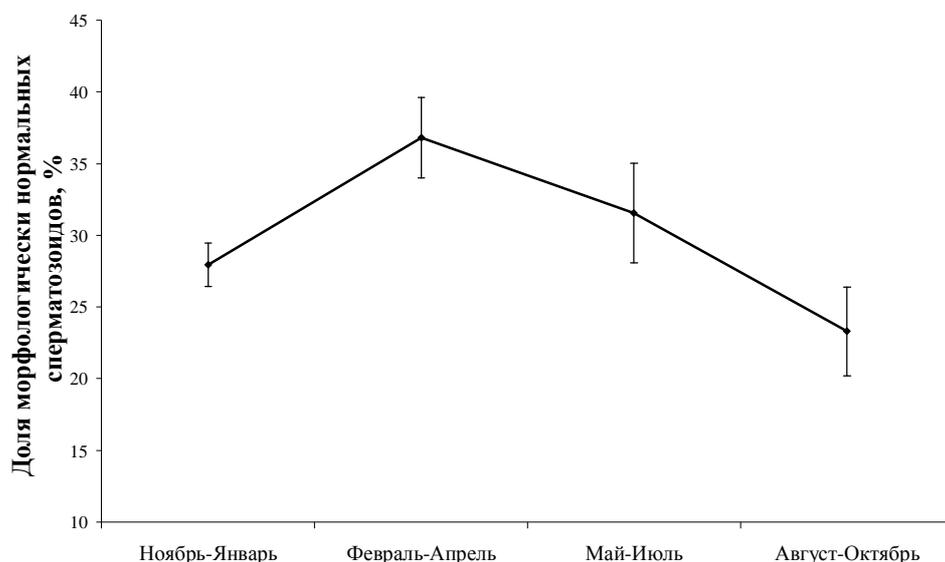


Рис. 10. Средняя доля морфологически нормальных сперматозоидов у самцов евразийских рысей в разные сезоны года.

Подвижность сперматозоидов в эякуляте евразийской рыси также достоверно различалась между сезонами и была максимальна в период предгона и гона. У домашней кошки и дальневосточного лесного соболя четких сезонных различий выявлено не было. На домашней кошке было проведено сравнение терато- и нормоспермийных самцов по целому ряду параметров. Самцы этих двух групп не отличались по массе тела, концентрации стероидных гормонов (хотя у тератоспермийных самцов была вдвое более высокая концентрация кортизола и андростендиона), основным параметрам, характеризующим качество спермы (хотя кроме объема эякулята эти параметры были выше для нормоспермийных самцов). Достоверные различия во все сезоны года отмечены только в доле морфологически нормальных сперматозоидов в эякуляте.

4.3. Влияние феномена тератоспермии на репродуктивный успех

При оплодотворении *in vitro* эякулятом нормо- и тератоспермийных самцов было показано, что успех оплодотворения выше в первом случае (Howard et al., 1991, 1993; Roth et al., 1994). Однако тератоспермийные самцы имеют целый ряд компенсаторных механизмов, в том числе большее абсолютное число сперматозоидов в эякуляте (Howard et al., 1990; Pukazhenti et al., 2000, 2006), более низкий уровень апоптоза (Pukazhenti et al., 2006), больший объем семенных канальцев и больший объем семенников (Neubauer et al., 2004).

Мы впервые провели опыты по спариванию самок кошачьих (домашняя кошка и евразийская рысь) с двумя самцами (нормо- и тератоспермийным), сравнивая успех их размножения. Для рысей и домашних котов успех размножения самцов был напрямую связан с выраженностью тератоспермии. Самцы с меньшей степенью выраженности тератоспермии чаще становились отцами детенышей. При парных ссаживаниях нормо- и тератоспермийных самцов с самками в девяти выводках было получено 40 котят, из которых 35 (87,5%) были рождены от нормоспермийных самцов. Это достоверно отличалось от случайного распределения ($\chi^2=22,5$; $df=1$; $p<0,001$), самки рожали больше детенышей от нормоспермийных самцов ($T=1$, $Z=2,38$, $p=0,017$).

4.4. Генетическое разнообразие и проявление тератоспермии

Низкое качество спермы у самцов кошачьих часто связывают с низким генетическим разнообразием вида (O'Brien et al., 1984) или популяций (Wildt et al., 1986). Мы изучили генетическое разнообразие евразийских рысей на большей части ареала. До этого основные сведения о генетике вида собраны в Западной Европе (Hellborg et al., 2002; Rueness et al., 2003a). В работе

использовали около 150 музейных образцов, собранных в 1844-2002 гг на территории России от Карелии до Камчатки и Закавказья, в Казахстане, Китае и Монголии.

Основываясь на 725 нп контрольного региона D-петли от 137 особей, было идентифицировано 48 гаплотипов евразийской рыси, всего 9 из которых были описаны ранее в западной части ареала (Феноскандия и Балтийские республики) (Hellborg et al., 2002; Ratkiewicz et al., 2012; Gugolz et al., 2008). Гаплотипическое разнообразие выборки составило 0,90; нуклеотидное разнообразие - 0,004. Указанные гаплотипы формируют три клады (гаплогруппы с высокой поддержкой 0,98) условно названные «южная», «северо-восточная» и «западная», что в целом отражает характер распределения входящих в них гаплотипов по ареалу. Пространственное распределение этих клад перекрывается лишь частично. Наиболее высокий уровень гаплотипического разнообразия (0,92) был выявлен в «южной» кладе (представленной в основном в южных районах, в том числе Закавказье и Китае), по-видимому, являющейся наиболее древней. Минимальное гаплотипическое разнообразие (0,80) было отмечено в наиболее многочисленной (как по числу особей, так и по числу гаплотипов) и наиболее широко распространенной северо-восточной кладе. Наиболее эволюционно молодая «западная» клада отличается промежуточным уровнем гаплотипического разнообразия (0,86) и была представлена в основном в Европе. Евразийская рысь в настоящий момент разделена на семь подвидов (Nowell, Jackson, 1996) по особенностям географического распределения особей с различной окраской меха, размера тела, пятнистости. Это деление не совпадает с полученными нами данными на основе генетического анализа. Отсутствие генетических различий может предполагать, что такие фенотипические особенности как размер тела и окраска меха обладают существенной изменчивостью.

Хотя для евразийской рыси как вида в целом характерно относительно высокое генетическое разнообразие (в частности, по сравнению с канадской рысью (Rueness et al., 2003b)) в отдельных конкретных популяциях или районах это разнообразие может быть сильно снижено, а степень генетической обособленности популяций - высокой. Это было показано в ряде исследований в Скандинавии (Hellborg et al., 2002), Польше (Schmidt et al., 2009) и Карпатах (Gugolz et al., 2008). Для подобных разобщенных популяций низкое генетическое разнообразие нельзя исключать как возможную причину проявления тератоспермии в природных условиях, которая может существенно влиять на репродуктивный успех этих животных.

Глава 5. Внутривыводковая агрессия как постнатальный механизм регуляции репродуктивного успеха

В главе рассмотрен уникальный феномен в онтогенезе рысей - внутривыводковая агрессии, и ее влияние на выживаемость детенышей.

5.1. Феномен внутривыводковой агрессии и факторы его определяющие

Выживаемость детенышей также является показателем репродуктивного успеха животных. Ее в значительной степени определяют отношения сибсов между собой. Одним из наиболее важных факторов, который может оказывать влияние на выживаемость молодняка и, соответственно, репродуктивный успех кошачьих, является впервые описанный нами (Соколов и др., 1994; Найдено, 1997; Naidenko, Antonevich, 2009; Antonevich et al., 2009) феномен внутривыводковой агрессии, по-видимому, уникальный для рода рысей (*Lynx*). Нами показано проявление внутривыводковой агрессии у трех из четырех видов рода рысей: евразийской (Соколов и др., 1994), пиренейской (Vargas, 2005; Antonevich et al., 2009) и красной (Антоневич, Найдено, 2011).

Отличительными особенностями внутривыводковой агрессии у рысей являются следующие аспекты. 1). До момента проявления в онтогенезе внутривыводковой агрессии агрессивные элементы в поведении рысят присутствуют в единичных случаях, взаимодействия детенышей включают, в основном, элементы игрового и дружелюбного поведения (Naidenko, 2001). Жесткая агрессия начинала проявляться у одного из детенышей спонтанно, она не была персонифицирована и легко переадресовывалась на другого котенка. 2). Частота проявления внутривыводковой агрессии существенно различалась у разных видов рысей: у евразийской рыси феномен внутривыводковой агрессии отмечен в 52% выводков (n=31, выводки по 2006 г включительно) (Naidenko, Antonevich, 2009), у пиренейской – в 95% (Antonevich et al., 2009). 3). Проявление внутривыводковой агрессии у рысей не было связано с полом животных. 4). Внутривыводковая агрессия у рысей проявляется в строго определенный период онтогенеза. Все драки отмечены у детенышей евразийской рыси на 6-10 неделе постнатального развития (пик на 7-й неделе), у пиренейской – на 6-10 неделе развития (пики - на 6-й и 8-й), единственная драка у красных рысей была отмечена на 9 неделе развития.

Поведение самок рысей при драках детенышей разительно отличалось от такового у пятнистых гиен и домашних свиней, - видов, для которых также описан этот феномен. Самка рыси немедленно реагировала на начало драки детенышей и делала попытки разделить котят передними лапами и зубами, рыча и подминая их под себя. Часто самка прижимала одного из детенышей к земле, оттаскивала или отбрасывала в другое место. Такая реакция самок рысей на внутривыводковые драки детенышей выглядит уникальной, что может объясняться двумя причинами. Первая – это значительно больший материнский вклад в детенышей (их масса – 9-10% от массы самки на момент драк) по сравнению с домашней свиньей (0,5%) и пятнистой гиеной (1,85%), и, вероятно, столь высокая ценность детенышей обуславливают столь жесткую «негативную» реакции самки на агрессивные взаимодействия котят. Вторая причина – лучшее в момент драк

«вооружение» (в первую очередь развитие зубной системы) у рысей по сравнению со свиньей и гиеной, что может приводить к более высокому риску гибели детеныша без вмешательства матери. Это в значительной степени обуславливает необходимость участия самок в решении конфликтов котят.

Различия в распределении частот игрового поведения между будущими победителями, нейтральными и проигравшими котятами наблюдали в течение двух недель до драки (критерий Фридмана: $N=5$; $df=2$; $T=7,60$; $p<0,05$). Наибольшие частоты игры до драки наблюдали у нейтральных котят ($107,7\pm 4,77\%$, за 100% принята средняя частота поведения для выводка) и победителей ($93,6\pm 5,40\%$), наименьшие - у проигравших ($70,2\pm 1,35\%$). Частоты дружелюбного поведения также достоверно различались у котят разного статуса до драки ($N=5$; $df=2$; $\chi^2=7,89$; $p<0,05$; победитель – $123,1\pm 8,11\%$; нейтральный – $110,1\pm 2,16\%$; проигравший $58,8\pm 10,13\%$). Таким образом, объектом атаки, как правило, становились детеныши, которые реже других в выводке проявляли игровое и дружелюбное поведение.

В течение первого месяца жизни детенышей самки, в выводках которых впоследствии наблюдались внутривыводковые драки, тратили меньше времени на вылизывание котят (Рис. 11).

Степень монополизации задней пары сосков самки детенышами из выводков, в которых были отмечены внутривыводковые драки, была достоверно выше таковой котятами из остальных выводков ($Z=2.2$; $p<0.05$; $n=6$). Детеныши-«монополизаторы» почти во всех случаях были победителями и, как правило, инициаторами внутривыводковых драк. Таким образом, именно детеныши наиболее успешно монополизируют заднюю пару сосков наиболее успешно в течение первого месяца жизни котят, впоследствии наиболее вероятно выступают в роли агрессоров во внутривыводковых драках детенышей.

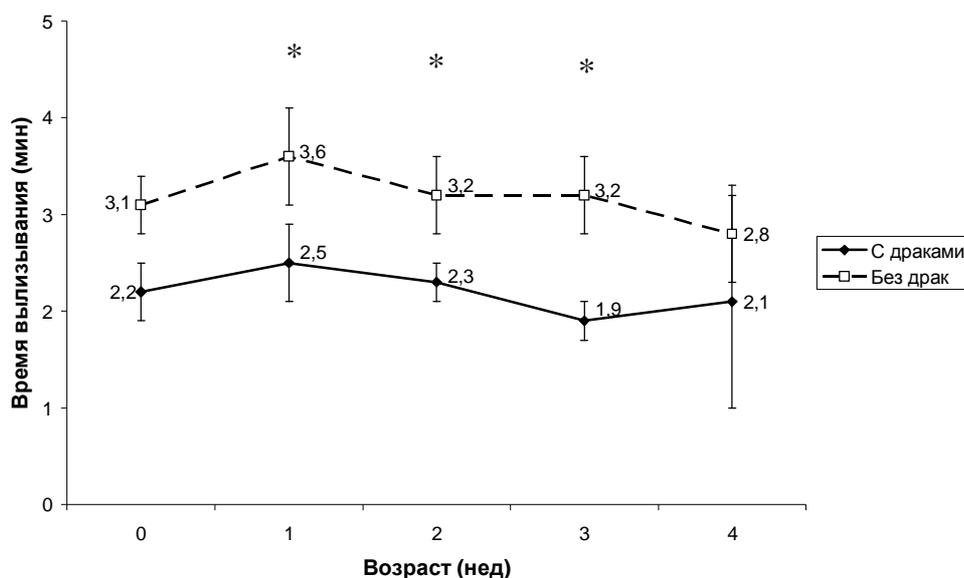


Рис. 11. Время, которое самки тратили на вылизывание детенышей (в среднем на котенка) в течение первого месяца жизни котят в выводках, где в дальнейшем наблюдались агрессивные взаимодействия, и выводках, где драк не было. U-критерий Манна-Уитни: (*) – $p < 0,05$.

Анализ гормональной регуляции внутривыводковой агрессии у евразийской рыси (Найденко, 2005; Найденко, Ерофеева, 2005) показал, что в период беременности уровень тестостерона у самок достоверно повышался, возрастая в среднем примерно в 1,7 раза (на $75 \pm 24\%$). Однако, такие же закономерности отмечены и для самок дальневосточного лесного кота (более чем в 2 раза) и домашней кошки (в 1.5 раза), в выводках которых драки не отмечены. Проведенный анализ гормонального статуса рысят, в том числе и в период драк, позволил заключить, что спонтанная внутривыводковая агрессия у них носит тестостерон-независимый характер.

Драки рысят чаще наблюдали в выводках, где прирост массы тела был меньше ($t=2,23$; $df=31$; $p<0,05$). При средних темпах роста в выводках менее 20 г/сутки драки отмечены нами в 75% выводков ($n=8$), при темпах роста 20-30 г/сутки – примерно в половине выводков (53%; $n=15$), тогда как при темпах роста более 30 г/сутки - только в 22% выводков ($n=9$).

Динамика темпов роста рысят также достоверно различалась в выводках с драками и без драк ($F_{3,38}=9,73$, $p=0,00007$). Темпы роста были больше в выводках с драками в первые две недели жизни рысят ($p=0,05$), в 15-30 дневном возрасте различий не было ($p=0,85$), а темпы роста котят в возрасте от месяца до полутора были меньше в выводках с драками, чем в выводках без драк ($p=0,03$). Изменения темпов роста с двухнедельного к полуторамесячному возрасту достоверно различались в выводках с драками и без драк ($F_{1,43}=30,78$, $p=0,00000$). В выводках с драками темпы роста снижаются на $4,56\pm 8,54$ г/сут, а в выводках без драк увеличиваются на $13,52\pm 9,59$ г/сут. Таким образом, в выводках без драк в течение первых 1,5 месяцев жизни наблюдается увеличение темпов роста детенышей, тогда как в выводках с драками, напротив, изначально более высокие темпы роста снижались. Полученные нами результаты позволяют утверждать, что в одних выводках, в целом менее крупные при рождении детеныши евразийской рыси быстро растут в первые две недели жизни, затем их темпы роста снижаются, и происходит драка. В других выводках темпы роста рысят увеличиваются с первых дней жизни к полутора месяцам, драки в таких выводках не наблюдали. Таким образом, в онтогенезе евразийской рыси мы можем наблюдать наличие двух различных стратегий: рождение несколько более мелких, быстро растущих в начале развития детенышей, с риском потерять их во внутривыводковой агрессии, и рождение более крупных по размеру детенышей, которые растут медленнее, но без риска потерять их во внутривыводковой драке.

5.2. Влияние внутривыводковой агрессии на развитие детенышей

Основными последствиями проявления внутривыводковой агрессии является гибель части детенышей, а также получение ими травм, что может

влиять на их выживаемость, дальнейший рост и развитие. По наблюдениям в неволе смертность евразийских рысей в результате проявления внутривыводковой агрессии составила 9,3 % от общего числа детенышей в выводках, в которых проявлялась внутривыводковая агрессия (Naidenko, Antonevich, 2009), несколько летальных исходов описано и для выводков пиренейских рысей (Vargas et al., 2005; 2009).

Достоверных различий в массе тела детенышей (победителей и проигравших) и темпах роста котят после драк не выявлено (Naidenko, Antonevich, 2009). Вместе с тем, темпы роста победителей после драк увеличивались (на $10 \pm 5,6$ г/сутки), а темпы роста проигравших котят снижались ($-6 \pm 6,6$ г/сутки). Таким образом, в течение первого месяца после драки котят, победившие в драках, получают преимущества в темпах роста по сравнению с проигравшими котятами. Можно предположить, что детеныши, убившие своих однопометников, получают большие преимущества после гибели конкурента.

У пятнистых гиен асимметрия социальных отношений в выводках может приводить к смерти детеныша, занимающего наиболее низкую иерархическую позицию (Hofer, East, 2008). Гибель детенышей происходит не столько в результате ран, полученных в ходе драк, сколько в результате монополизации доминирующими особями пищевых ресурсов, обеспечиваемых родителями (Drummond, 2001; Drake et al., 2008). Рысята в период проявления внутривыводковых драк переходят на питание твердым кормом. Внутривыводковые драки отражались на социальной структуре выводка, причем затрагивали целый ряд аспектов социального поведения. 1). Первым следствием внутривыводковых драк было снижение числа игровых взаимодействий в выводках на период в 3-10 суток (Naidenko, 2005; Найденко, 2005). 2). Различия в распределении частот игрового поведения между победителями, нейтральными котятами и проигравшими наблюдали в первые две недели после драки ($N=6$; $df=2$; $\chi^2=7,00$; $p<0,05$). Наибольшую

частоту появления игры наблюдали у победителей и нейтральных котят, наименьшие - у проигравших. Рысята, проигравшие во внутривыводковых драках, как до, так и после драк показывали частоты игрового и дружелюбного поведения значительно ниже ожидаемого. 3). Проявление внутривыводковой агрессии оказывало влияние и на очередность подходов животных к твердому корму: котята, занимающие доминантную позицию в выводке (чаще иницирующие игровые взаимодействия) обычно первыми подходят к корму (Иванов, Найденко, 2009; Иванов и др., 2010), что может давать существенные преимущества при кормлении рысят мелкими млекопитающими и птицами.

Еще одним возможным последствием формирования иерархических отношений в выводках кошачьих может быть дифференциация в активности иммунной системы в зависимости от их социального статуса. Сравнение нами силы иммунного ответа котят разного ранга у домашней кошки показало, что концентрация антител к вирусу панлейкопении кошачьих через три недели после инъекции была достоверно выше у детенышей среднего ранга, превышая таковой у доминантных и наиболее низкоранговых детенышей. Это, вероятно, позволяет им демонстрировать большую устойчивость к различным инфекционным патогенам, что может в значительной степени влиять на выживаемость детенышей, выступая дополнительным фактором, оказывающим влияние на финальный репродуктивный успех животных.

Заключение

Репродуктивные стратегии кошачьих умеренных и тропических широт существенно отличаются, что связано с оптимизацией периода размножения животных в умеренных широтах. Наличие индуцированного типа овуляции у абсолютного большинства кошачьих, а также проявление феномена тератоспермии у самцов, создают предпосылки для выбора животными

промискуитетной системы спариваний, поскольку она позволяет увеличить репродуктивный успех животных. Это увеличение у самок происходит за счет увеличения интенсивности овуляций при интенсификации спариваний и снижения эмбриональных потерь при спариваниях с несколькими партнерами. На этом фоне уникальным остается феномен внутривыводковой агрессии (описанный для трех видов рода рысей из четырех), который оказывает существенное влияние на репродуктивный успех родителей уже в постнатальный период развития молодняка.

Выводы

1). Биология размножения кошачьих, обитающих в разных широтах, различается: по числу эстральных циклов за календарный год можно выделить три группы видов: моно- (обитают в умеренных широтах), олиго- и полиэстральные (обитают в тропических и экваториальных широтах) виды.

2). Увеличение активности маркировочного поведения, выполняющего коммуникационную функцию, у моно- и олигоэстральных видов кошачьих, в отличие от полиэстральных, происходит задолго до начала периода размножения. Это обеспечивает встречу пространственно разобщенных партнеров в период размножения.

3). Акустическая активность кошачьих и характеристики акустических сигналов (по крайней мере, у самцов) в период предгона-гона связаны с гормональным статусом животных. Это позволяет самке дистанционно оценивать состояние полового партнера и может оказывать существенное влияние на ее выбор.

4). Динамика уровня андрогенов у самцов моно-, олиго- и полиэстральных видов кошачьих различна. У самцов моноэстральных видов присутствуют 1–2 пика уровня тестостерона в сыворотке крови или экскрементах. У самцов олиго- и полиэстральных видов уровень

тестостерона повышен в течение значительно более длительного периода или не показывает существенной динамики в течение года.

5). На протяжении периода лактации гормональная активность яичников у разных видов кошачьих различна: у одних видов (домашняя кошка) секреция прогестерона резко снижается уже в течение первого месяца лактации, у других (дальневосточный лесной кот) поддерживается повышенный уровень прогестерона в течение всей лактации или может оставаться таким на протяжении длительного периода после окончания лактации (евразийская и пиренейская рыси) в результате сохранения эндокринной активности желтых тел. У сезонно размножающихся видов кошачьих столь высокая гормональная активность желтых тел может, вероятно, предотвращать наступление следующего эструса.

б). Впервые выявлены достоверные сезонные изменения выраженности тератоспермии (доли морфологически нормальных сперматозоидов) в эякуляте самцов евразийской рыси. Интенсификация/нормализация сперматогенеза к гону происходит на фоне увеличения секреции тестостерона.

7). У евразийской рыси выявлен феномен множественного отцовства, ранее известный для домашней кошки. При спариваниях самок рысей и домашних кошек с двумя самцами большая часть детенышей рождалась от самцов с меньшей выраженностью тератоспермии (с большей долей морфологически нормальных сперматозоидов в эякуляте).

8). У кошачьих количество и интенсивность спариваний самки в период гона может оказывать существенное влияние на ее репродуктивный успех. Увеличение числа спариваний с брачным партнером ведет к увеличению у самок числа овулирующих яйцеклеток, а спаривание с двумя самцами приводит к снижению эмбриональных потерь у беременных самок.

9). Феномен ранней внутривыводковой агрессии, впервые описанный у трех видов рысей, является фактором, влияющим на их репродуктивный успех. Он проявляется у обоих видов рысей Евразии с разной частотой (у

пиренейской рыси чаще, чем у евразийской) и носит тестостерон-независимый характер.

10). Внутривыводковые драки у евразийских рысей чаще отмечены в выводках, в которых в последние недели перед драками темпы роста были более низкие. Чаще такие драки происходят между более мелкими при рождении детенышами.

11). Внутривыводковые драки ведут к дифференциации темпов роста детенышей и их социальных взаимоотношений, что может отражаться на активности иммунной системы рысят и их выживаемости.

Список наиболее важных работ, в которых опубликованы основные положения диссертации:

В изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки России:

1. **Найденко С.В.**, 1998. Взаимоотношения особей внутри семейных групп и возможные причины распада выводков у рысей (*Lynx lynx*, Carnivora, Felidae). //Зоол. ж., т. 77, № 11, стр. 1317-1320.
2. **Naidenko S.V.**, 2000. Chemical communication of the typical feline: Eurasian lynx (*Lynx lynx* L.) as an example. //Chem. Senses, v. 26, N 6: p. 780-781.
3. **Naidenko S.V.**, 2001. An aggression in lynx adults-cubs relations: can it be a reason of litters dissolution? //Ethology Ecology & Evolution, v. 13, N 3: 283-295.
4. **Найденко С.В.**, Хупе К., 2002. Сезонные изменения в использовании участков обитания одичавших домашних кошек (*Felis silvestris* var. *catus*) в Золлинге, Центральная Германия. //Зоол. ж., т. 81, № 11: 1371-1381.
5. **Найденко С.В.**, Ерофеева М.Н., 2004. Размножение евразийской рыси и особенности репродуктивной стратегии самок. //Зоол. ж., т. 83, № 2: 261-269.

6. **Найденко С.В.**, Ерофеева М.Н., 2005. Изменения уровня стероидных гормонов в крови рысят (*Lynx lynx L.*) в раннем постнатальном онтогенезе. //Доклады РАН. Сер. биологич. т. 400, № 3: 423-425.
7. **Naidenko S.V.**, 2006. Body mass dynamic in Eurasian lynx *Lynx lynx* kittens during lactation. *Acta theriologica* 51(1): 91-98.
8. Jewgenow K., Goritz F., Neubauer K., Fickel J., **Naidenko S.**, 2006. Characterization of reproductive activity in captive male Eurasian lynx (*Lynx lynx*). //J. Europ. Wildl. Research, 52: 34-38.
9. Goeritz F., Neubauer K., **Naidenko S.**, Fickel J., Jewgenow K., 2006. Experimental investigations on reproductive physiology in male Eurasian Lynx (*Lynx lynx*). //Theriogenology 66: 1751–1754.
10. Jewgenow K., **Naidenko S.V.**, Goeritz F., Vargas A., Dehnhard M., 2006. Monitoring testicular activity of male Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian (*Lynx pardinus*) lynx by fecal testosterone metabolite measurement. //General and comparative endocrinology 149 (2): 151-158.
11. **Naidenko S.**, Erofeeva M., Goeritz F., Neubauer K., Fickel J., Jewgenow K., 2007. Eurasian lynx male reproductive success with multi-male mating in captivity. //Acta zoologica Sinica 53: 408-416.
12. Антоневи́ч А.Л., **Найденко С.В.**, 2007. Ранняя внутривыводковая агрессия у млекопитающих и ее гормональные корреляты. //Журнал общей биологии 68: 307-317.
13. **Найденко С.В.**, Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., 2007. Гормональный ответ на введение синтетического аналога адренокортикотропного гормона у рысят (*Lynx lynx L.*). //Доклады РАН. Сер. Биол. 416: 274-277.
14. Antonevich A. L., **Naidenko S.V.**, 2008. Effect of sibling aggression on kittens' behavior in Eurasian lynx *Lynx lynx* //Acta Zoologica Sinica 54 (1): 12–19.

15. Павлова Е.В., **Найденко С.В.**, 2008. Неинвазивный мониторинг глюкокортикоидов в экскрементах дальневосточного лесного kota (*Prionailurus bengalensis euptilura*) //Зоол. ж., т. 87, 11: 1375-1381.
16. Dehnhard M., **Naidenko S.**, Frank A., Braun B., Goritz F., Jewgenow K., 2008. Non-invasive monitoring of hormones: a tool to improve reproduction in captive breeding of Eurasian lynx. //Reprod. Dom. Anim. 43 (Suppl. 2): 74-82.
17. Goritz F., Dehnhard M., Hildebrandt T.B., **Naidenko S.V.**, Vargas A., Martinez F., Lopez-Bao J.V., Palomares F., Jewgenow K., 2009. Non cat-like ovarian cycle in the Eurasian and the Iberian lynx: ultrasonographical and endocrinological analysis. //Reprod. Dom. Animals. Vol. 44 (Suppl. 2): 87-91.
18. Найденко С.В., Рожнов В.В., 2009. Использование неинвазивных методов для оценки репродуктивного статуса ресурсных видов млекопитающих. //Успехи современной биологии, т. 129, № 5: стр. 610-619.
19. Рutowская М.В., Антoневич А.Л., **Найденко С.В.**, 2009. Дистантные крики самцов евразийской рыси (*Lynx lynx*, Felidae) в период гона. //Зоол. ж., том 88 (11): 1377-1386.
20. Рожнов В.В., Сорокин П.А., **Найденко С.В.**, Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Юдин В.Г., 2009. Неинвазивная индивидуальная идентификация амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) молекулярно-генетическими методами. // Доклады АН, т. 429, № 2, 278-282.
21. Рожнов В.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Юдин В.Г., Найденко С.В., 2010. Неинвазивный подход к оценке активности системы гипоталамус-гипофиз-надпочечник амурских тигров. Доклады АН. Серия биологическая. Т. 430 (6): 847-849.
22. Dehnhard M., Fanson K., Frank A., **Naidenko S.V.**, Vargas A., Jewgenow K., 2010. Comparative metabolism of gestagens and estrogens in the four lynx species, the Eurasian (*Lynx lynx*), the Iberian (*L. pardinus*), the Canada

lynx (*L. canadensis*) and the bobcat (*L. rufus*). //General and comparative endocrinology. v. 167: 287-296.

23. Есаулова Н.В., **Найденко С.В.**, Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Рожнов В.В., 2010. Результаты паразитологического обследования хищных млекопитающих Уссурийского заповедника. // Российский паразитологический журнал. Т. 4. С. 22-28.

24. **Найденко С.В.**, Иванов Е.А., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Рожнов В.В., 2011. Активность системы гипоталамус-гипофиз-надпочечники у амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) в неволе и в природе и ее изменение в течение года. //Известия РАН. Серия биол. № 3: 358-363.

25. Ерофеева М.Н., **Найденко С.В.**, 2011. Пространственная организация популяций кошачьих и особенности их репродуктивных стратегий. //Журнал общей биологии, т. 72. № 4 : 284-297.

26. **Рожнов В.В.**, Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Павлов Д.С., 2011. Использование спутниковых радиомаяков для изучения участка обитания и активности Амурского тигра (*Panthera tigris altaica*). //Зоологический журнал. Т. 90. N 5: 580-594.

27. Чагаева А.А., **Найденко С.В.**, 2012. Материнское поведение евразийской рыси в период раннего постнатального онтогенеза детенышей. // Известия РАН. Серия биологическая. № 1: 54-60.

28. Есаулова Н.В., **Найденко С.В.**, 2012. Методические положения по рекомендации мониторинга инфекционных и инвазионных болезней диких хищных млекопитающих. // Российский паразитологический журнал. №2: 131-140.

29. Антоневиц А.Л., Ерофеева М.Н., **Найденко С.В.**, 2012. Проявление ранней внутривыводковой агрессии евразийской рыси

определяется темпами роста детенышей. // Доклады АН. Сер. биологич. Т. 447. № 3. С. 340–342.

30. Павлова Е.В., **Найденко С.В.**, 2012. Особенности динамики базальной активности адрено-кортикальной системы и ее связь с поведением у дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euphilura*)// Зоол. ж., т. 91. № 10: 1261-1272.

31. Рожнов В.В., Найденко С. В., Эрнандес-Бланко Х. А., Лукаревский В. С., Сорокин П. А., Маслов М. В., Литвинов М. Н., Котляр А. К., 2012. Сезонные изменения кормовой базы амурского тигра: опыт применения матрицы фотоловушек. // Зоологический журнал. Т. 91. № 6. С. 746-756.

32. Гончарук М.С., Керли Л.Л., **Найденко С.В.**, Рожнов В.В., 2012. Встречаемость серопозитивных реакций к инфекционным заболеваниям среди мелких хищников на приграничных территориях Лазовского заповедника. //Зоол. ж., т. 91. № 3: 355-361.

33. Антоневиц А.Л., Чагаева А.А., **Найденко С.В.**, 2013. Внутривыводковая асимметрия социальных отношений в раннем онтогенезе евразийской рыси //Зоол. журн. т. 92, № 2: 238–247.

34. Эрнандес-Бланко Х.А., Рожнов В.В., Лукаревский В.С., **Найденко С.В.**, Чистополова М.Д., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., 2013. Метод пространственно-явочного повторного отлова (SECR, SPACESCAP): новый подход к определению плотности популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) с помощью автоматических фоторегистраторов. // Доклады академии наук. Т. 453. № 2. С. 230–233.

35. Глухов Д.В., **Найденко С.В.**, 2013. Сезонные изменения репродуктивных характеристик у тератоспермийных и нормоспермийных самцов домашней кошки (*Felis silvestris catus*). // Зоол. ж. т. 92. № 10: 1269–1274.

36. Рожнов В.В., Сорокин П.А., Лукаревский В.С., **Найденко С.В.**, Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский С.В., 2013. Индивидуальная

идентификация дальневосточных леопардов (*Panthera pardus orientalis*) молекулярно-генетическими методами и ее использование для оценки численности популяции. // Известия РАН. Серия биол. 2: 138-143.

37. Филатов А.А., **Найденко С.В.**, 2013. Сезонная и возрастная изменчивость суточной активности евразийской рыси. //Аграрная Россия, № 3. С. 32-33.

38. Dehnhard M., **Naidenko S.V.**, Jewgenow K., 2014. Comparative metabolism of PGFM (13,14-dihydro-15-keto-PGF₂α) in feces of felids. //Theriogenology. v. 81, № 5: 733-743.

39. **Naidenko S.V.**, Pavlova E.V., Kirilyuk V.E., 2014. Detection of seasonal weight loss and a serologic survey of potential pathogens in wild Pallas' (Felis [Otocolobus] manul) of the Daurian steppe, Russia. //Journal of Wildlife Diseases. v. 50, № 2: 188-194.

40. Алексеева Г.С., Антоневиц А.Л., Ерофеева М.Н., **Найденко С.В.**, 2014. Социальная игра в онтогенезе внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx*). //Известия РАН. Серия биологическая. № 4: 382-390.

41. Painer J., Goeritz F., Dehnhard M., Hildebrandt T.B., **Naidenko S.V.**, Sánchez I., Quevedo Muñoz M.A., Jewgenow K., 2014. Hormone-induced luteolysis on physiologically persisting Corpora lutea in Eurasian and Iberian Lynx (*Lynx lynx* and *L. pardinus*). //Theriogenology, 82(4): 557-562.

42. Rueness E.K., **Naidenko S.**, Trosvik P., Stenseth N.C., 2014. Large-Scale Genetic Structuring of a Widely Distributed Carnivore - The Eurasian Lynx (*Lynx lynx*). //PLoS ONE 9(4): e93675. doi:10.1371/journal.pone.0093675.

43. Иванов Е.А., Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., **Найденко С.В.**, 2014. Неинвазивная оценка активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у дальневосточного леопарда //Доклады Академии наук. Т. 456. № 5: 622-625.

44. Pribbenow S., Jewgenow K., Vargas A., Serra R., **Naidenko S.**, Dehnhard M., 2014. Validation of an enzyme immunoassay for the measurement

of faecal glucocorticoid metabolites in Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian lynx (*Lynx pardinus*). //General and Comparative Endocrinology, 206: 166-177.

45. Erofeeva M.N., Pavlova E.V., Antonevich A.L., **Naidenko S.V.**, 2014. Seasonal changes in activity of males' reproductive system in Eurasian lynx. //Russian Journal of Theriology. 13(1): 9–16.

46. Glukhova A., **Naidenko S.**, 2014. Suckling behavior in Eurasian lynx (*Lynx lynx L.*) cubs: characteristics and correlation with competitive interactions. //Zoo biology 33: 388-393.

47. Алексеева Г.С., **Найденко С.В.**, 2014. Взаимосвязь уровня стероидных гормонов и интенсивности материнского поведения у домашней кошки (*Felis catus*). // //Поволжский экологический журнал, № 4: 436-443.

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

49. Hernandez-Blanco J.A., **Naidenko S.V.**, Chistopolova M.D., Lukarevskiy V.S., Kostyrya A., Rybin A., Sorokin P.A., Litvinov M.N., Kotlyar A.K., Miquielle D.G., Rozhnov V.V., 2015. Social structure and space use of Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) in Southern Russian Far East based on GPS telemetry data. // Integrative Zoology 10: 365–375.

50. Miquielle D.G., Rozhnov V.V., Ermoshin V., Murzin A.A., Nikolaev I.G., Hernandez-Blanco J.A., **Naidenko S.V.**, 2015. Identifying ecological corridors for Amur tigers (*Panthera tigris altaica*) and Amur leopards (*Panthera pardus orientalis*). // Integrative Zoology 10: 389–402.

51. Pavlova E.V., Kirilyuk V.E., **Naidenko S.V.**, 2015. Patterns of seroprevalence of feline viruses among domestic cats and Pallas' cats in Dauriskii Reserve, Russia. //Canadian Journal of Zoology, 93: 849-855.

52. Sorokin P.A., Rozhnov V.V., Krasnenko A.U., Lukarevskiy V.S., **Naidenko S.V.**, Hernandez-Blanco J.A., 2016. Genetic structure of the Amur tiger

(*Panthera tigris altaica*) population: Are tigers in Sikhote-Alin and southwest Primorye truly isolated? // Integrative Zoology, 11: 25–32.

Монография:

Найденко С.В., 2005. Особенности размножения и постнатального развития евразийской рыси // Отв. ред. Рожнов В.В. М.: Товарищество научных изданий КМК. 112 С.

Главы в монографиях:

1. Naidenko S.V., Antonevich A.L., 2009. Sibling aggression in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). // In: Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.), Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain. P. 146-155.

2. Antonevich A.L., Naidenko S.V., Bergara J., Vázquez E., Vázquez A., López J., Pardo A., Rivas A., Martínez F., Vargas A., 2009. A comparative note on early sibling aggression in two related species: the Iberian and the Eurasian // In: Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.), Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain. P. 156-163.

3. Dehnhard M., Göritz F., Frank A., Naidenko S.V., Vargas A., Jewgenow K., 2009. Fecal steroid hormones analysis in captive Eurasian and Iberian lynxes – Comparison of hormone metabolism in the two sister taxa // In: Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.), Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain. P. 352-365.

4. Göritz F., Vargas A., Martínez F., Hildebrandt N., Naidenko S.V., Palomares F., López-Bao J.V., Pérez M.J., Quevedo M.A., Jewgenow K., 2009. Ultrasonographical assessment of structure and function of the male and female

reproductive organs in the Eurasian and the Iberian lynx // In: Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.), Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain. P. 366-375.

5. Найденко С.В., Есаулова Н.В., Лукаревский В.С. Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Рожнов В.В., 2012. Встречаемость инфекционных заболеваний у амурского тигра на юге ареала.// Ред. Середкин И.В., Микелл Д.Г. «Болезни и паразиты диких животных Сибири и Дальнего Востока России», Владивосток: Дальнаука. С. 27-35.

6. Гончарук М.С., Керли Л.Л., Кристи С., Льюис Д.К.М., Борисенко М.Е., Найденко С.В., Рожнов В.В., 2012. Программа изучения инфекционных заболеваний млекопитающих на юго-Востоке Приморского края. // Ред. Середкин И.В., Микелл Д.Г. «Болезни и паразиты диких животных Сибири и Дальнего Востока России», Владивосток: Дальнаука. С. 58-67.