

АЛЕКСЕЕВА ГАЛИНА СЕРГЕЕВНА

**ВЗАИМОСВЯЗЬ МАТЕРИНСКОГО ПОВЕДЕНИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО
СОСТОЯНИЯ САМОК ДОМАШНЕЙ КОШКИ (*FELIS CATUS*)
С РАЗВИТИЕМ ИХ ДЕТЕНЬШЕЙ**

03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ИПЭЭ РАН)

Научный руководитель:

Найденко Сергей Валериевич, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих ФГБУН Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (ИПЭЭ РАН)

Официальные оппоненты:

Илюха Виктор Александрович, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных ФГБУН Институт биологии КарНЦ РАН (ИБ КарНЦ РАН)

Керимов Анвар Бурханович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии наземных позвоночных животных биологического факультета ФГБОУ ВПО Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (МГУ)

Ведущая организация:

ФГБУН Институт систематики и экологии животных СО РАН (ИСиЭЖ СО РАН)

Защита диссертации состоится «__» _____ 2017 года в 14 часов на заседании диссертационного совета Д 002.213.01 при ФГБУН Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33.

Тел./факс: 8(495)952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук Российской академии наук по адресу 119071, г. Москва, Ленинский просп., д. 33.

Автореферат разослан «__» _____ 2017 года.

Ученый секретарь диссертационного совета

к.б.н. Кацман Елена Александровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Размножение и поддержание жизнедеятельности организма – критически важные процессы для животных, которые требуют постоянного вклада энергетических ресурсов (Lochmiller et al., 1993; Demas et al., 1997; Moshkin et al., 2000). Ограниченность доступной энергии в репродуктивный период может приводить к физиологическому стрессу и подавлению иммунитета особей (Мошкин и др., 2003; Hamilton, Zuk, 1982; Stefanski et al., 2005; Graham et al., 2010; Klug et al., 2012).

Родительская забота выполняет универсальные задачи – обеспечение высокой выживаемости и адаптивности потомства (Gross, 2005; Klug et al., 2012), особенно у незрелорождающих видов млекопитающих (Nowak et al., 2000; Poindron, 2005). Лактация является крайне энергоемким процессом (Gittleman, Thompson, 1988; Oftedal, Gittleman, 1989), и затраты на выкармливание потомства обычно увеличиваются с размером выводка (Deag et al., 1987; Mendl, 1988a; Kenagy et al., 1990; Dwyer, Lawrence, 1998; Millesi et al., 1999; Tardif et al., 2001; Schulz, Bowen, 2004). У кошачьих расход энергетических ресурсов самки во время лактации возрастает в 2.5-3.0 раза в зависимости от количества детенышей (Loveridge, 1986).

Материнское поведение принципиально важно для потомства у всех млекопитающих (Крученкова, 2009). Взаимодействия между матерью и детенышами представляют собой их первый социальный опыт и могут существенно влиять на их развитие, способствуя формированию целого комплекса поведенческих признаков и реакций на изменения окружающей среды (Mateo, 2009, 2014). В последние годы появляется все больше исследований, рассматривающих физиологические затраты родителей не только с точки зрения распределения энергетических ресурсов (Stearns, 1989; Zera, Harshman, 2001; Harshman, Zera, 2007), но также их регулирование на гормональном уровне (Ketterson, Nolan, 1992, 1999; Sinervo, DeNardo, 1996; Sinervo, 1999; Zera, Cisneros, 2001; Hinde et al., 2014), и изменения в активности иммунной системы (Owens, Wilson, 1999; Moshkin et al., 2000; East et al., 2015).

Большинство подобных исследований проводится на рыбах, амфибиях, рептилиях и птицах (Gross, Sargent, 1985; Lang, 1987; Crump, 1996; de Fraipont et al., 1996; Goodwin et al., 1998; Wesolowski, 2004; Mank et al., 2005; Summers et al., 2006; Varricchio et al., 2008). Среди млекопитающих объектами изучения, как правило, являются грызуны (Бабицкий и др., 2006; Громов, 2013; González-Mariscal et al., 1996; Parent et al., 2005; Vasilieva, Tchabovsky, 2014) или крупные виды, у которых описывается родительское поведение без оценки физиологических затрат родителей (Овсянников, 1993; Крученкова, Гольцман, 1994; Чагаева, Найдено, 2012; Higgins et al., 1988; Maehr et al., 1989; Laurenson, 1993; Maestripieri, 1993; Brent et al., 2002; von Keyserlingk, Weary, 2007). Для представителей семейства кошачьих подобных комплексных исследований не проводилось. Вместе с тем, у них достаточно длительный период лактации (3-5 месяцев), а размер выводка сильно

варьирует (1-8 детенышей), что делает их удобными объектами изучения. Кроме того, кошачьи относятся к совершенно иной, чем грызуны, экологической группе млекопитающих – хищникам, что позволяет оценить физиологические затраты на выращивание потомства за рамками традиционных объектов исследований.

Цель и задачи исследования. Целью работы было оценить связь материнского поведения и физиологического состояния самок с развитием детенышей у домашней кошки.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

- 1) выявить изменения материнского поведения в зависимости от возраста детенышей и размера выводка;
- 2) проследить изменения физиологического состояния самок в период лактации и сопоставить их с материнским поведением;
- 3) оценить состояние иммунной системы самок и их детенышей в период лактации;
- 4) проанализировать темпы роста и развитие игрового поведения у детенышей.

Научная новизна. Настоящая работа, посвященная взаимосвязи интенсивности материнской заботы и физиологического состояния самок с развитием детенышей у домашней кошки, является оригинальным научным исследованием. Впервые были проанализированы концентрации четырех стероидных гормонов и клинические показатели крови у самок домашней кошки в период лактации, установлены факторы, определяющие их изменчивость и динамику, выявлена антагонистическая зависимость между уровнем кортизола и массой тела у самок. Впервые было исследовано состояние иммунной системы самок и их детенышей в период роста и развития потомства у домашней кошки в зависимости от размера выводка. Было показано, что размер выводка влияет на состояние иммунной системы самок, в первую очередь – на общее число лейкоцитов.

Теоретическая и практическая значимость работы. В первую очередь, работа имеет фундаментальный характер. Результаты вносят вклад в изучение репродуктивной биологии незрелорождающих млекопитающих. Понимание событий, происходящих в организме самки в период выращивания потомства в зависимости от размера выводка, важно для выживаемости матери и детенышей, особенно у крупных видов с длительными циклами размножения. Практическое значение исследования связано с использованием данных, полученных на модельном виде, для разведения редких и исчезающих видов семейства. Результаты работы используются при чтении лекционных курсов студентам РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева и студентам пяти ВУЗов во время производственной практики на НЭБ «Черноголовка».

Положения, выносимые на защиту:

1. Параметры физиологического состояния лактирующих самок домашней кошки (масса тела, показатели гормонального и иммунного статуса) изменяются к началу периода отлучения молодняка, что связано с наибольшей нагрузкой на их организм в первый месяц лактации (период интенсивной материнской заботы).

2. Размер выводка у самок домашней кошки влияет на физиологическое состояние самок и темпы роста детенышей в онтогенезе. Высокий уровень кортизола у самок связан с низкой плодовитостью и высокой реактивностью ГГНС на изменение интенсивности обменных процессов в течение лактации.
3. Продолжительность периода пребывания выводка с самкой у кошачьих оказывает существенное влияние на направленность игровых контактов детенышей. Формирование и развитие игрового поведения у домашней кошки в период ослабления связи с матерью способствует более интенсивным взаимодействиям с сибсами.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены на 20 отечественных и зарубежных конференциях, в т.ч. на V-VII конференциях молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (Москва, 2012, 2014, 2016); Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы современной териологии» (Новосибирск, 2012); V Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2012); Behaviour 2013: joint meeting of 33rd IEC and ASAB (Newcastle upon Tyne, UK, 2013); 9th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife (Berlin, Germany, 2013); III научной конференции «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Черноголовка, 2014); VII European conference on behavioural biology (Prague, Czech Republic, 2014); научной конференции «Современные проблемы зоологии, экологии и охраны природы» (памяти профессора А.Г. Банникова) (Москва, 2015); 7th European Congress of Mammalogy (Stockholm, Sweden, 2015); 89th Annual Meeting of the German Society for Mammalian Biology (Hannover, Germany, 2015); 5th ISWE Conference (International Society of Wildlife Endocrinology) (Berlin, Germany, 2015); Школе молодых ученых «Наука о поведении: четыре главных вопроса» (ЗБС МГУ, 2015); Международном совещании «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН) (Москва, 2016); II Международной научной конференции «Популяционная экология животных» (памяти академика И. А. Шилова) (Томск, 2016).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 25 печатных работ, из них 4 статьи, в т.ч. 2 – в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК.

Личный вклад автора. Автор лично занимался организацией видеосъемки материнского поведения, проводил наблюдения за онтогенезом детенышей и принимал участие в сборе всех образцов крови и взвешиваниях животных, проводил все процедуры клинического анализа крови. Все полученные данные полностью проанализированы лично автором.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, семи глав, заключения, выводов, списка опубликованных работ и списка литературы. Работа изложена на 204 страницах, включает 59 рисунков и 1 таблицу. Список литературы состоит из 533 наименований, из них 498 на иностранном языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. ВВЕДЕНИЕ

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цели и задачи исследования и обозначены защищаемые положения.

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В этой главе подробно рассматриваются теории родительского вклада, значение материнского поведения для физиологического и поведенческого роста и развития детенышей, а также изменения гормонального статуса, массы тела и активности иммунной системы у самок млекопитающих в период размножения. Приведено краткое описание биологии домашней кошки и евразийской рыси.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

(общие сведения)

3.1. Место проведения исследования

Работа была проведена в 2011-2014 гг. в ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих» ИПЭЭ РАН (г. Черногоровка). Объектами исследования были домашние кошки (*Felis catus*) и евразийские рыси (*Lynx lynx*) (при сравнении онтогенеза социального игрового поведения).

3.2. Объем анализируемого материала

Самки домашних кошек могут размножаться до трех раз в год (Liberg, 1983), но в данной работе ссаживания животных проводили один раз в год – в феврале-марте (чтобы избежать влияния предыдущего выводка на материнский вклад самок). Детеныши рождались в мае-июне. Сбор материала проводили с мая по август, что способствовало минимизации влияния различий в климатических условиях на выращивание молодняка.

В данной работе использовали данные о 21 выводке (75 котят), полученном от 11 самок домашней кошки. Средний размер выводков после родов составлял 3.6 (1-7) котят. Для анализа данных все выводки были разделены на мелкие (1-3 котенка) и крупные (4-7 котят) (Deag et al., 1987). Общая информация по объему материалов представлена ниже в таблице (Таблица 1).

Таблица 1. Объем материалов, использованных в работе.

Показатели	Самки с котятами	Котята	Самки без котят	Самцы
Материнское поведение (n – часы видеозаписей)	1980	–	–	–
Масса тела (n – взвешивания)	273	444	26	60
Уровень стероидных гормонов в плазме крови (n – пробы крови)	189	–	–	–
Клинический анализ крови (n – пробы крови)	189	–	–	–

Лейкоцитарная формула (n – пробы крови)	189	–	–	–
Величина иммунного ответа в плазме крови (n – пробы крови)	96	171	26	60
Игровое поведение (n – часы наблюдений)	домашняя кошка		евразийская рысь	
	479		1654	

3.3. Методы проведения исследования

При сборе материала и его анализа были использованы комплексно следующие методы: 1) этологические – наблюдения за материнским поведением самок домашней кошки и за развитием социального игрового поведения у детенышей домашней кошки и евразийской рыси; 2) иммунохимические – определение концентрации стероидных гормонов в крови самок домашней кошки и концентрации антител к патогенам в крови взрослых особей и детенышей домашней кошки; 3) гематологические – проведение клинического анализа крови и определение лейкоцитарной формулы у самок домашней кошки; 4) физиологические методы – измерение массы тела у самок и детенышей домашней кошки. Видеосъемку материнского поведения, а также сбор образцов крови и взвешивания самок и детенышей домашней кошки проводили до спаривания, с момента родов и до 10 недель лактации. Наблюдения за онтогенезом социального игрового поведения у двух видов кошачьих осуществляли с 4 до 12 недель жизни детенышей.

3.4. Статистическая обработка данных

Статистический анализ проводили в программе Statistica 8.0. В связи с ненормальным распределением данных (Shapiro-Wilk's W test, $p < 0.05$) использовали методы непараметрической статистики: критерий Фридмана (Friedman ANOVA = F); корреляция Спирмана (Spearman rank order correlations = S); U-тест Манн-Уитни (Mann-Whitney U Test = MW); тест Крускал-Уоллиса (Kruskal-Wallis test); критерий Вилкоксона (Wilcoxon Matched Pairs Test = W). Данные на диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($M \pm SE$).

4. ПОВЕДЕНИЕ САМОК И ДЕТЕНЬШЕЙ В ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ПОТОМСТВА

4.1. Материнское поведение самок

Исследования родительской заботы млекопитающих предполагают, что размер выводка является фактором, определяющим интенсивность и продолжительность материнского поведения (Dwyer, Lawrence, 1998; Millesi et al., 1999; Tardif et al., 2001; Pitts et al., 2002). Самки с мелкими выводками проводят больше времени со своими детенышами, чем матери с крупными выводками (Grota, Ader, 1969; Priestnall, 1972; Elwood, Broom, 1978; Mendl, 1988a, 1994; Deag et al., 2000). На время, в течение которого самки находятся в контакте со своим выводком, влияет и общая активность детенышей. Крупные выводки могут беспокоить самок больше, чем мелкие, поэтому самки проводят больше времени отдельно от них (Priestnall, 1972;

Elwood, Broom, 1978). Увеличение заботы о мелких выводках приводит к выращиванию детенышей «более высокого качества», чья репродуктивная ценность выше, чем у детенышей из крупных выводков (Mendl, 1994). Однако, проявляя излишнюю заботу о потомстве, самка рискует сократить продолжительность своей жизни и собственный репродуктивный успех (Deag et al., 2000). Мы предположили, что интенсивность материнского поведения у самок домашней кошки различается в зависимости от количества детенышей, поскольку забота о крупных выводках требует большего количества времени.

4.1.1. Материалы и методы

Видеорегистрацию материнского поведения проводили в 2011-2013 гг. Камеры наблюдения устанавливали внутри каждого выводкового домика и внутри каждой вольеры с 5-ой недели лактации, когда котята начинали покидать домик. Видеозапись каждого выводка проводили один раз в неделю в течение 24 ч с момента родов (первые 1-2 суток) до 10 недель лактации. Оценивали время, которое самка проводила с котятами (мин/ч), время кормления и вылизывания детенышей (мин/ч) как показатели степени выраженности прямой материнской заботы на ранних этапах онтогенеза детенышей.

4.1.2. Результаты

Анализ проявления материнской заботы у домашних кошек с момента родов и до окончания лактации показал постепенное снижение ее интенсивности ($F: N=6, df=10, T=27.76-48.27, p=0.000-0.002$), при этом все параметры были положительно взаимосвязаны между собой ($S: N=11, R=0.69-0.90, p=0.00-0.02$). Время, которое самки проводили с котятами, уменьшалось почти в 2 раза уже к 4-ой неделе лактации, достигая минимальных значений в 6 недель.

На индивидуальном уровне была обнаружена тенденция к положительной корреляции между продолжительностью кормления котят после родов и размером выводка (рис. 1) ($S: N=15, R=0.48, p=0.07$).

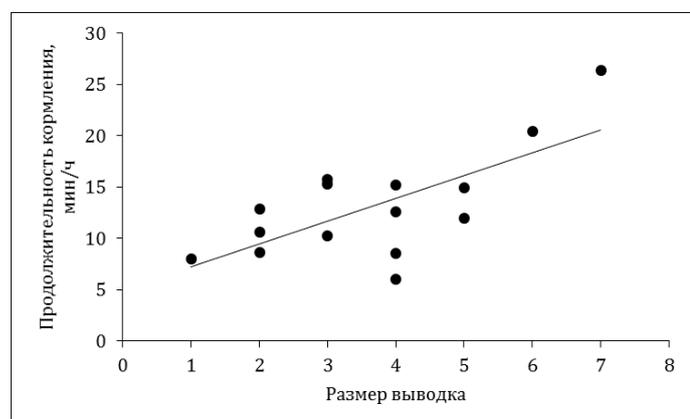


Рис. 1. Взаимосвязь продолжительности кормления котят с размером выводка после родов.

В целом, достоверных различий в интенсивности материнской заботы в зависимости от количества детенышей выявлено не было.

4.1.3. Обсуждение

Поведенческие реакции, необходимые взрослым особям, закладываются еще в период молочного вскармливания и зависят от заботы самки (особенно у незрелорождающих видов) (Крученкова, 2009; Громов, 2013). Основные формы заботы имеют сходную динамику и проявляются комплексно, что позволило ввести единую переменную – «комплекс материнского поведения», оценивая его по одному удобному для измерения параметру (Chiang et al., 2002; Frances et al., 2007).

Мы показали, что у домашней кошки интенсивность материнской заботы снижается по мере роста детенышей, что было описано в более ранних работах (Leyhausen, 1979; Deag et al., 1987, 2000; Bateson, 2014) и для других млекопитающих (Крученкова, 2005, 2009; Чагаева, Найденко, 2012; Громов, 2013; González-Mariscal et al., 1994, 2007; Mendl, 1994; Dwyer, Lawrence, 1998; Schmidt, 1998; Shen, Lee, 2000; Tardif et al., 2001; Rosenblatt, 2002, 2009; Barrett et al., 2006; Andersen et al., 2011). Меньше всего времени с котятками самки проводят с 4-ой по 6-ую недели лактации, что соотносится с предыдущими исследованиями домашних кошек (Deag et al., 1987, 2000) и совпадает по времени с постепенным переходом детенышей на питание мясным кормом.

Критическим фактором, определяющим длительность контактов между самкой и потомством, может быть продолжительность кормления (González-Mariscal, 2006). Ранее считалось, что размер выводка не влияет на кормление. Однако в работе на пиренейской рыси (*Lynx pardinus*) была обнаружена четкая связь: конкуренция между детенышами в двойнях и тройнях приводит к сокращению времени сосания, хотя самки проводят больше времени за кормлением рысят (Yerga et al., 2016). В нашей работе продолжительность кормления у домашней кошки снижалась более, чем в 2 раза, независимо от количества детенышей уже к концу 4-ой недели лактации, т.е. к началу смены типа питания.

Между экспрессией материнского поведения и размером выводка нередко обнаруживается положительная взаимосвязь, поскольку само присутствие детенышей служит фактором стимуляции материнской заботы (Grota, Ader, 1974; Stern, 1997; González-Mariscal, 2006). Однако эти различия не всегда оказывают влияние на интенсивность материнского поведения: самки, выращивающие крупные выводки, могут уделять детенышам также много времени, что впоследствии сказывается на их физиологическом состоянии (Deag et al., 1987). Вероятно, большую роль в таких случаях играет индивидуальность самки и ее темперамент, а не количество детенышей и возможности ее организма.

4.2. Социальное игровое поведение самок и детенышей

Взаимоотношения между матерью и потомством являются первым социальным опытом детенышей (Mateo, 2009, 2014), однако с возрастом они начинают более активно взаимодействовать с сибсами (Hudson, Trillmich, 2008; Hudson et al., 2011). Переход на питание твердым кормом с последующим отлучением считается критически важным этапом раннего постнатального

онтогенеза, поскольку в этот период снижаются темпы роста детенышей, формируются новые формы поведения и обостряется конкуренция между ними (Martin, 1984; Curley et al., 2009). На частоту взаимодействий между детенышами, в т.ч. игровых контактов, должен влиять размер выводка (Mendl, 1988b), поскольку он определяет количество доступных партнеров. Ранее было показано, что наличие самки и доступ к молоку оказывают существенное влияние на развитие контактов между детенышами (Bateson, Young, 1981; Martin, Bateson, 1985; Janus, 1987; Bateson et al., 1990). Известно, что самки домашней кошки могут способствовать отлучению котят при слишком высоких затратах энергии в период лактации из-за недостатка корма или большого размера выводка (Bateson, Young, 1981; Deag et al., 1987). Мы предположили, что продолжительность лактации и количество сибсов влияют на характер развития социального игрового поведения у кошачьих.

4.2.1. Материалы и методы

Выбор объектов для данного раздела обусловлен различиями в биологии двух видов кошачьих. Продолжительность лактации у домашней кошки составляет 10 недель (Leyhausen, 1979), у евразийской рыси – в среднем 12 недель (Найденко, 2005). Домашние котята могут покидать самку сразу после перехода на питание мясным кормом (Deag et al., 2000), а рысята остаются с матерью до возраста 10 месяцев (Schmidt, 1998). Размер выводка в данной работе составил 2-5 детенышей у домашней кошки и 2-3 детеныша у евразийской рыси, что позволяло ожидать более интенсивную игру у домашних кошек. Наблюдения проводили один раз в трое суток за каждым выводком, фиксируя поведение в специальных протоколах или в программе EthoLog 2.2.5 методом непрерывной регистрации данных. Выделяли элементы социальной игры, описанные ранее (Алексеева, Найденко, 2014; Antonevich, Naidenko, 2008).

4.2.2. Результаты

Элементы социальной игры появлялись у детенышей изучаемых видов к концу первого месяца жизни. Далее частота игрового поведения с сибсами (Д с С) достоверно изменялась в течение 2-ого и 3-его месяцев жизни и у домашних котят, и у евразийских рысят (рис. 2, 3) (F: N=22, df=8, T=40.24, p=0.000 и N=15, df=8, T=49.71, p=0.000 соответственно). Частота игры у котят возрастала к 6 неделям жизни, достигая максимальных значений и сохраняя стабильность до 10 недель жизни, после чего снижалась. Развитие игровых взаимодействий у рысят происходило гораздо медленнее, достигая четко выраженного пика к 8 неделям жизни, после чего его интенсивность также снижалась. При этом частота игры у котят в среднем была в 2 раза выше, чем у рысят.

Частота игры домашних котят с матерью (Д с М) достоверно не изменялась в исследуемый период их жизни (F: p>0.05). У евразийских рысят частота игры с самкой была в 1.7 раз выше и изменялась достоверно (F: N=15, df=8, T=34.81, p=0.000), имея сходную динамику с игрой детенышей с сибсами и достигая пика в 8 недель их жизни.

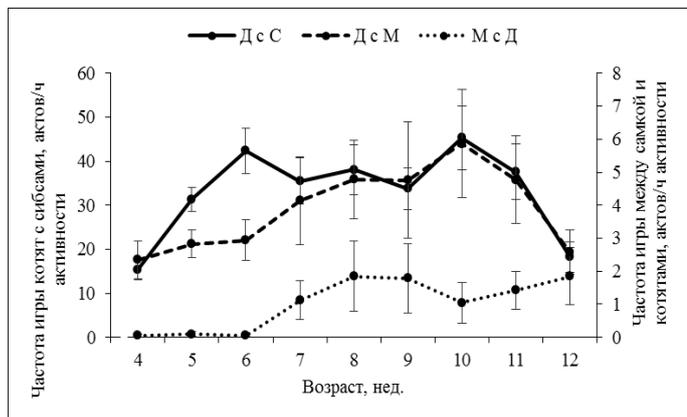


Рис. 2. Динамика частоты игровых взаимодействий между самкой и детенышами у домашних котят (Д с С – детеныши с сибсами; Д с М – детеныши с матерью; М с Д – самки с детенышами).

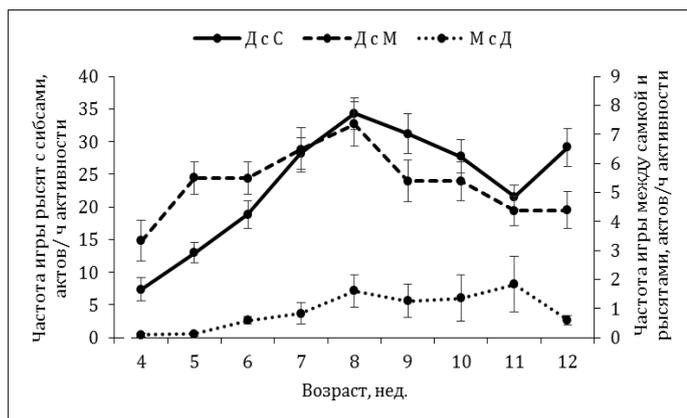


Рис. 3. Динамика частоты игровых взаимодействий между самкой и детенышами у евразийских рысят (Д с С – детеныши с сибсами; Д с М – детеныши с матерью; М с Д – самки с детенышами).

Элементы социальной игры по отношению к потомству (М с Д) у самок евразийской рыси активно проявлялись к 6 неделям жизни детенышей, а у самок домашней кошки немного позже – к 7 неделям. В дальнейшем частота игрового поведения самок достоверно изменялась у обоих видов кошачьих ($F: N=22, df=8, T=24.57, p=0.002$ и $N=15, df=8, T=15.57, p=0.049$ для кошек и рысей соответственно).

При сравнении частоты игровых взаимодействий в выводках разного размера достоверных различий не было обнаружено ни у котят, ни у рысят ($S: p>0.05$).

4.2.3. Обсуждение

Игровое поведение у млекопитающих развивается сходным образом (Bekoff, 1974; Owens, 1975; Mendoza, Ramirez, 1987; Thompson, 1996; Nunes et al., 2004a), тем не менее даже у таксономически близких видов существуют различия (Bekoff, 1974; Biben, 1983; Feddersen-Petersen, 1991). Игра обычно рассматривается с точки зрения гипотез о краткосрочных и долгосрочных преимуществах, получаемых животными от данной активности, или о затратах, обусловленных игрой (Martin, Caro, 1980).

В данной работе сокращение продолжительности кормления материнским молоком в течение 2-ого и 3-его месяцев жизни потомства сопровождалось возрастанием частоты игровых контактов детенышей с сибсами и самкой как у домашней кошки, так и у евразийской рыси, однако динамика поведения различалась между видами. Учитывая сроки развития детенышей у трех видов, можно заключить, что пик социальной игры приходится примерно на один период онтогенеза. Полученные нами данные также показывают, что продолжительность лактации и поддержание контактов между самкой и потомством имеет гораздо

большее значение, чем размер выводка, для характера развития социального игрового поведения у кошачьих.

5. ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС САМОК

Гормональный статус самок млекопитающих определяет проявление материнского поведения, однако динамика стероидных гормонов в период лактации не изучена. Наиболее значимыми являются половые стероиды (эстрадиол, прогестерон, тестостерон), а также глюкокортикоиды (кортизол/кортикостерон). Эстрадиол обычно рассматривается как гормон, позитивно коррелирующий с материнским поведением (Bridges, 1984; Shipka, Ford, 1991), а прогестерон, наоборот, может подавлять проявление заботы о потомстве (Bridges, Ronsheim, 1990; Numan, Insel, 2003). Тестостерон оказывает ингибирующее действие на родительское поведение у самцов млекопитающих (Громов, Вознесенская, 2009, 2010; Wingfield et al., 1990; Clark, Galef, 2000; Nunes et al., 2000; McGlothlin et al., 2007). Существуют лишь единичные работы по взаимосвязи уровня тестостерона в период беременности и проявления материнского поведения (Fuller et al., 1970; Bridges, Russel, 1981; González-Mariscal et al., 1994), в т.ч. и для кошачьих (Чагаева, 2012). Изменения в уровне глюкокортикоидов отмечаются при увеличении нагрузок на организм и необходимости мобилизации внутренних ресурсов (Brunton et al., 2008; Barcellos et al., 2010) и служат хорошим показателем интенсивности обменных процессов в организме (Vegiopoulos, Herzig, 2007; Hau et al., 2010; Rivers et al., 2012). Нами была поставлена задача – описать динамику уровня стероидных гормонов у самок домашней кошки в период лактации и определить, имеется ли взаимосвязь между их концентрациями, размером выводка и проявлением материнского поведения.

5.1. Материалы и методы

Заборы крови у самок проводили до спаривания, после родов (1-2 сутки) и каждые две недели в течение лактации. Уровень гормонов измеряли методом ИФА с помощью планшетного спектрофотометра «Multiscan EX» с программным обеспечением «Multiscan Magic».

5.2. Результаты

В период лактации у самок домашней кошки была прослежена динамика уровня четырех стероидных гормонов. Концентрации кортизола, тестостерона и эстрадиола в течение этого периода изменялись достоверно ($F: N=20, df=6, T=17.25-27.73, p=0.00-0.01$). Уровни тестостерона и эстрадиола у самок постепенно возрастали к 10-ой недели жизни котят (рис. 4).

Концентрации кортизола были выше у самок с мелкими выводками (рис. 5) в ключевые этапы размножения и выращивания потомства – до спаривания (на уровне тенденции), после родов и в 4 недели лактации ($MW: N_1=10, N_2=11, U=22-29, Z=1.83-2.32, p=0.02-0.07$). Существенное увеличение уровня кортизола в 4 недели лактации отмечали только у самок с мелкими выводками.

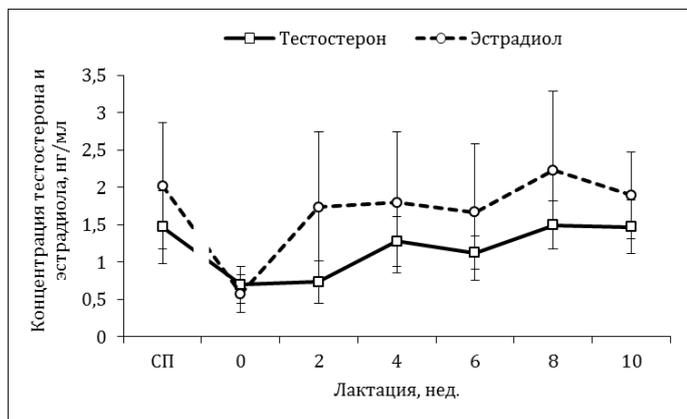


Рис. 4. Динамика уровня тестостерона и эстрадиола у самок в период лактации (СП – концентрация на момент спаривания).

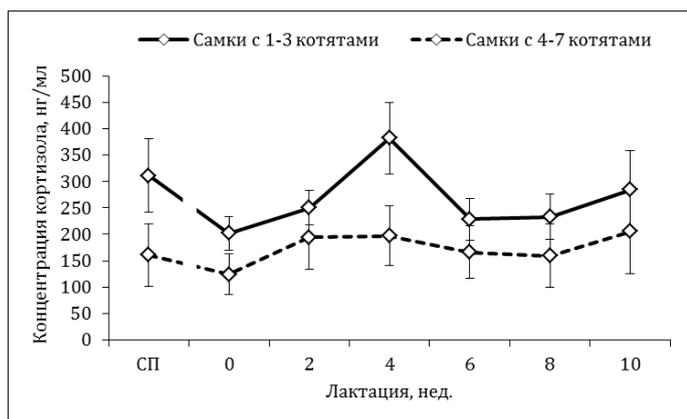


Рис. 5. Динамика уровня кортизола у самок с мелкими и крупными выводками.

В процессе выращивания потомства у самок домашней кошки концентрации тестостерона и эстрадиола отрицательно коррелировали с продолжительностью кормления и вылизывания котят ($S: N=6, R=-0.94, p=0.005$). На индивидуальном уровне в 2 недели лактации, когда нагрузка на материнский организм была более четко выражена, уровень тестостерона у самок положительно коррелировал с продолжительностью вылизывания котят ($S: и N=14, R=0.69, p=0.01$), а уровень кортизола – с продолжительностью кормления и вылизывания котят ($S: N=14, R=0.59, p=0.03$ и $N=14, R=0.60, p=0.02$ соответственно).

5.3. Обсуждение

Изменения уровня стероидных гормонов у самок млекопитающих рассматривают преимущественно в период беременности и родов (Крученкова, 2009; Levy, Fleming, 2006). Динамика концентраций стероидов в период лактации остается малоизученной темой, в том числе у домашних кошек. С проявлением материнского поведения у млекопитающих обычно связывают эстрадиол (Bridges, 1984; Shipka, Ford, 1991). Однако в нашей работе по мере взросления детенышей и уменьшения интенсивности материнского поведения уровень эстрадиола у самок домашней кошки постепенно возрастал (Алексеева, Найденко, 2014). По-видимому, это связано с вступлением самок в следующий цикл размножения, поскольку домашние кошки могут рожать до 3-х выводков в год (Liberg, 1983).

Уровень тестостерона у самок домашней кошки после родов был минимальным для всего периода лактации, в дальнейшем его концентрации увеличивались в 2-3 раза. Влиянию тестостерона на материнское поведение самок посвящены

единичные работы о взаимосвязи его уровня в период беременности с проявлением заботы о детенышах (Fuller et al., 1970; Bridges, Russel, 1981), в т.ч. на кошачьих (Чагаева, 2012). В последнем исследовании концентрации тестостерона у самок в 15 дней беременности отрицательно коррелировали с интенсивностью материнского поведения в первый месяц лактации.

Приближение родов у млекопитающих сопровождается повышением уровня глюкокортикоидов, которое наблюдается, даже если самка не проявляет поведенческого беспокойства (Cockram, 1993; Liu, 1997; Bahr et al., 1998; Wigger et al., 1999). В дальнейшем концентрации глюкокортикоидов быстро снижаются в течение первых суток лактации (Bahr et al., 1998; Wigger et al., 1999). В нашей работе уровень кортизола у самок домашней кошки был минимальным после родов (1-2 день), но максимальным – в 4 недели лактации. Вероятно, нагрузка на организм самки к этому моменту становилась предельной, что приводило к необходимости мобилизации дополнительной энергии и, соответственно, увеличению концентрации глюкокортикоидов. Внешние признаки ухудшения состояния здоровья в процессе выращивания потомства были описаны для домашней кошки в более ранних работах (Deag et al., 1987): их обнаруживали только у самок с более крупными выводками. В данной работе, напротив, концентрации кортизола у самок, которые впоследствии рожали мелкие выводки, были выше еще до спаривания. Возможно, такие самки (более «стрессированные» или с более высоким уровнем обмена) изначально вкладывали меньше в размножение, рождая меньше детенышей.

Влияние гормонов на материнское поведение изучается в основном на различных видах приматов (Bahr et al., 1998, 2001, 2002; Fite, French, 2000; Maestriperri, Megna, 2000; Bardi et al., 2004). В нашей работе интенсивность материнского поведения у домашних кошек снижалась по мере взросления детенышей, в то время как концентрации тестостерона и эстрадиола возрастали. Сходная взаимосвязь между уровнем половых стероидов и гнездостроительной активностью в течение лактации также показана для новозеландского белого кролика (González-Mariscal et al., 1994, 2007).

Нами также была обнаружена положительная взаимосвязь продолжительности кормления и вылизывания детенышей с уровнем кортизола и тестостерона (последний только с вылизыванием) у самок домашней кошки. Это согласуется с работами, в которых была проанализирована взаимосвязь уровня глюкокортикоидов и кормления детенышей (Flint et al., 1984; Walker et al., 1992; Casey, Plaut, 2007). Концентрация кортизола в период лактации является важным фактором, способствующим ее успешному течению, поскольку регулирует секрецию молока и способствует поддержанию контакта между самками и их потомством (Walker et al., 1992).

6. КЛИНИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КРОВИ САМОК

Одним из наиболее распространенных способов проверки состояния здоровья животных, в т.ч. активности иммунной системы, является клинический анализ

крови. Подсчет общего количества лейкоцитов и определение лейкоцитарной формулы считается также доступным способом измерения стрессорных воздействий у животных (Nunn et al., 2003; Davis et al., 2008). Однако работ, посвященных изменениям в клинической картине крови в период репродуктивной активности животных, особенно самок, практически нет. Мы проследили динамику клинических показателей крови у самок домашней кошки в течение лактации и определить, взаимосвязаны ли они с их материнским поведением, физиологическим состоянием и количеством детенышей в выводке.

6.1. Материалы и методы

Схема сбора образцов крови у самок описана выше (см. Гормональный статус самок). Клинический анализ крови проводили на автоматическом гемоанализаторе Abacus junior vet (Diatron, Австрия). Лейкоцитарную формулу на мазках крови определяли с помощью микроскопа Leica DM5000 B (Leica Microsystems, Германия/Швейцария) на увеличении 1000х.

6.2. Результаты

Для оценки иммунного статуса организма самок в течение лактации был проанализирован клеточный состав их крови. В 4 недели лактации общее число лейкоцитов было отрицательно связано с размером выводка, что указывает на снижение иммунитета самок с крупными выводками к этому моменту (рис. 5) (S: N=21, R=-0.43, p=0.049).

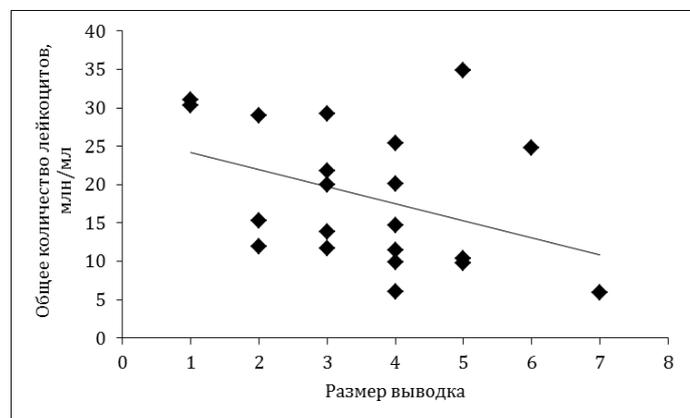


Рис. 6. Взаимосвязь количества лейкоцитов у самок с размером выводка в 4 недели лактации.

В течение лактации продолжительность кормления и вылизывания детенышей была положительно связана с соотношением нейтрофилов и лимфоцитов у самок (S: N=6, R=0.83, p=0.04). Интенсивность материнского поведения в течение первого месяца лактации также положительно коррелировала с общим количеством лейкоцитов у самок на индивидуальном уровне (S: N=14-15, R=0.53-0.67, p=0.01-0.05).

6.3. Обсуждение

Исследования, рассматривающие изменения в клинической картине крови в период репродуктивной активности, выполнены в основном на различных видах лабораторных и сельскохозяйственных животных (Mbassa, Poulsen, 1991; Azab,

Abdel-Maksoud, 1999; El-Sherif, Assad, 2001; de Rijk et al., 2002; Davidović et al., 2011; Abu El-Ella, Kommonna, 2013). У самок домашней кошки общее число лейкоцитов в период лактации существенно не изменялось, что согласуется с данными, полученными на копытных (Mbassa, Poulsen, 1991; Azab, Abdel-Maksoud, 1999). Взаимосвязь количества лейкоцитов и размера выводка в 4 недели лактации, перед переходом детенышей на мясной корм, может свидетельствовать о существенной нагрузке на организм самки и некотором ухудшении ее физиологического состояния. Причем у самок с крупными выводками количество лейкоцитов в среднем было ниже, чем у самок с мелкими выводками. По-видимому, значительные затраты на размножение и выкармливание потомства оказывали существенное влияние на состояние иммунной системы самок, что могло отражаться и на интенсивности материнского поведения. Аналогичных работ, рассматривающих одновременно поведенческие и иммунологические параметры материнской заботы практически не существует, что затрудняет сравнительный анализ полученных нами данных.

7. МАССА ТЕЛА САМОК И ДЕТЕНЬШЕЙ

7.1. Динамика массы тела самок

В качестве показателя энергетических потерь и уровня метаболизма в организме можно рассматривать изменения массы тела (Speakman et al., 2001). Общее снижение массы тела самок в период выращивания потомства, особенно при наличии крупных выводков, служит доказательством использования ресурсов собственного организма для поддержания лактации (Randolph et al., 1977; Millar, 1979; Knight et al., 1986; Deag et al., 1987; Humphries, Boutin, 1996; Liu et al., 2003; Barrett et al., 2006). Мы ожидали более значительного снижения массы тела в течение лактации у тех самок, которые выращивали более крупные выводки.

7.1.1. Материалы и методы

Взвешивание самок проводили сразу после каждого забора крови с помощью электронных весов RST Sweden с точностью до 10 г.

7.1.2. Результаты

В период лактации у самок домашней кошки масса тела изменялась достоверно ($F: N=20, df=6, T=41.47, p=0.000$). Наиболее существенные потери массы тела происходили в первые 4 недели выкармливания потомства. У самок с крупными выводками масса тела в среднем снижалась более значительно, чем у самок с мелкими выводками, и более интенсивно восстанавливалась в последующие две недели.

В течение лактации масса тела самок отрицательно коррелировала с их уровнем кортизола (рис. 7) ($S: N=7, R=-0.82, p=0.02$). После родов масса тела была максимальной, а уровень кортизола минимальным, однако к 4-м неделям лактации картина становилась прямо противоположной.

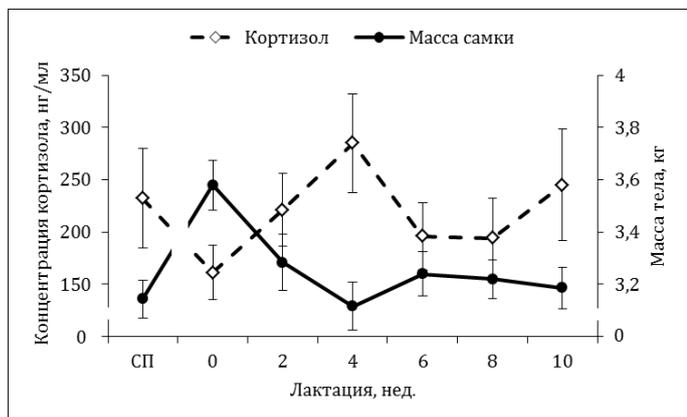


Рис. 7. Динамика уровня кортизола и массы тела у самок в период лактации.

7.1.3. Обсуждение

Лактация и забота о потомстве – крайне затратные процессы (Ofstedal, Gittleman, 1989; Oldham, Friggens, 1989; Ofstedal, 2000), в ходе которых самки используют запасы собственного тела (Бабицкий и др., 2006; Randolph et al., 1977; Kurta et al., 1989; Bowen et al., 1992; Atkinson, Ramsay, 1995; Arnbom et al., 1997; Liu et al., 2003; Deacon et al., 2015). В данной работе не было выявлено достоверных различий в динамике массы тела самок в зависимости от количества детенышей, что было показано ранее у домашней кошки (Deag et al., 1987) и некоторых видов грызунов (Mendl, 1988; Kenagy et al., 1990; Hare, Murie, 1992; Humphries, Boutin, 1996; Vasilieva, Tchabovsky, 2014).

Наиболее существенное снижение массы тела у самок происходило в первые 4 недели лактации, что также сопровождалось максимальным увеличением концентрации кортизола – видимо, этот период является наиболее затратным для их организма. Это согласуется с данными, полученными в работе Дига с соавторами (Deag et al., 1987), где подробно рассматривались изменения в массе тела домашних кошек в период выращивания потомства. К концу 4-ой недели лактации потребности молодняка в материнском молоке существенно возрастают (Ofstedal, 1981), а пробовать твердый корм детеныши лишь начинают. Резкое увеличение нагрузки на организм самки приводит к интенсификации обменных процессов в нем и увеличению уровня глюкокортикоидов (Розен, 1994). Сходный антагонизм между массой тела и концентрацией кортизола был описан у самок каскадного суслика (Boswell et al., 1994), но в начале лактации. Таким образом, динамика массы тела самок в период лактации отражает физиологические приспособления организма к активному расходу имеющихся ресурсов, который контролируется изменением гормонального баланса (Остин, Шорт, 1987).

7.2. Темпы роста детенышей

На ранний постнатальный рост и выживание потомства может оказывать влияние размер выводка. Одиночные детеныши или детеныши из мелких выводков обычно крупнее при рождении, получают больше молока и, следовательно, крупнее при отъеме, чем детеныши из крупных выводков (Gates, 1925; Mendl, 1988a; Allaine et al., 1998; Drummond et al., 2000; Naidenko, 2006; Fey, Trillmich, 2008; Rödel et al.,

2008; Bautista et al., 2010; Hudson et al., 2009; Andersen et al., 2011), что приводит к более медленному физиологическому развитию последних (Mendl, 1988a; Rogowitz, 1998; Drummond et al., 2000; Fey, Trillmich, 2008; Rödel et al., 2008; Hudson et al., 2009). Мы ожидали, что детеныши домашней кошки из мелких выводков крупнее при рождении и демонстрируют более интенсивные темпы роста, чем детеныши из крупных выводков.

7.2.1. Материалы и методы

Взвешивание детенышей проводили раз в неделю с момента рождения (1-2 сутки) до достижения котятами возраста 10 недель с помощью электронных весов RST Sweden с точностью до 10 г.

7.2.2. Результаты

Основные показатели темпов роста потомства (общая масса и прирост массы выводка, средняя масса детеныша в выводке) у домашних котят достоверно изменялись в течение 10 недель их жизни (F: N=20, df=5, T=95.23-98.37, p=0.000). Прирост массы выводка был наиболее значительным между 4 и 6 неделями жизни котят при смене типа питания.

При разделении выборки на две группы с учетом размера выводка были выявлены достоверные различия, характеризующие нагрузку на самку в период выращивания потомства: масса крупных выводков была больше, чем мелких (MW: N₁=10, N₂=11, U=0.00-20.50, Z=-2.23-3.87, p=0.00-0.02). Средняя масса котенка в мелких выводках была достоверно больше, чем в крупных, в 4-6 недель жизни (MW: N₁=10, N₂=11, U=21-28, Z=1.90-2.39, p=0.02-0.06).

Нами была обнаружена взаимосвязь между поведением и физиологическим состоянием самок и ростом потомства у домашней кошки. В течение всего периода лактации масса выводка и средняя масса котенка отрицательно коррелировали с соотношением нейтрофилов и лимфоцитов у самок (S: N=6, R=-0.83, p=0.04) и положительно – с уровнем тестостерона (S: N=6, R=0.89, p=0.02). В период интенсивной материнской заботы (2-4 недели лактации) масса и прирост массы выводка были положительно связаны с продолжительностью кормления котят (S: N=14-15, R=0.57-0.63, p=0.02-0.03).

7.2.3. Обсуждение

Масса тела детенышей, как правило, увеличивается линейно в период зависимости от матери у кошачьих (Latimer, Ibsen, 1932; Hall, Pierce, 1934; Crowe, 1975; Deag et al., 1987; Laurenson, 1995; Beekman et al., 1999; Naidenko, 2006; Yerga et al., 2014) и других видов млекопитающих (Gosling et al., 1984; Allaine et al., 1998; Shen, Lee, 2000; Arnould, Hindell, 2002; Pilorz et al., 2005; Andersen et al., 2011), независимо от степени их зрелости при рождении, что подтверждают и наши данные. Замедление темпов роста наблюдается при переходе с молочного вскармливания на твердый корм (Naidenko, 2006; Yerga et al., 2014). Размер выводка оказывает влияние на ранний постнатальный рост потомства у домашней кошки, что было

показано в более ранних работах (Deag et al., 1987; Mendl, 1988) и на евразийской рыси (Naidenko, 2006).

Обнаруженные нами корреляции между поведенческими и физиологическими показателями самок и изменениями массы тела котят, в целом отражают динамику роста потомства: чем старше становятся детеныши, тем меньше заботы по отношению к ним нужно проявлять самкам.

8. АКТИВНОСТЬ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ САМОК И ДЕТЕНЬШЕЙ

8.1. Оценка активности иммунной системы самок

Поддержание функций иммунитета, как и размножение, требует питательных веществ, энергии и других ресурсов (Lochmiller, Deerenberg, 2000). Снижение активности иммунной системы в репродуктивный период описано у многих видов (Sheldon, Verhulst, 1996; Deerenberg et al., 1997; Drazen et al., 2003; Kortet et al., 2003; French et al., 2007; French, Moore, 2008; East et al., 2015), но экспериментов с представителями семейства кошачьих ранее не проводили. Подавление иммунной системы самок проявляется наиболее сильно именно в период беременности и лактации, что обусловлено огромными энергетическими затратами на вынашивание и выкармливание потомства (Lloyd, 1983; Gittleman, Thompson, 1988; Clutton-Brock et al., 1989; Festa-Bianchet, 1989; Ross et al., 1993; Bowen et al., 2001; Drazen et al., 2003). Мы решили проследить динамику концентрации антител к патогенам в крови самок домашней кошки, в т.ч. при формировании иммунного ответа, в период лактации с учетом размера их выводка.

8.1.1. Материалы и методы

На 7-ой неделе лактации все самки были привиты вакциной «Квадрикват» (Merial, Франция), рассчитанной на выработку антител против 4 патогенов. После родов, перед вакцинацией и через двадцать трое суток у всех самок были взяты образцы крови для оценки силы гуморального иммунного ответа. Уровень антител определяли с помощью метода ИФА с использованием наборов компании «Хема-Медика» (Москва, Россия) и «ImmunoComb Feline VacciCheck» компании «Biogal Galed Labs» (Израиль).

8.1.2. Результаты

Концентрация антител к вирусу панлейкопении кошачьих в крови самок увеличивалась только в период формирования гуморального иммунного ответа ($F: N=6, df=7, T=31.89, p=0.000$) и была немного ниже, чем у неразмножавшихся самок и самцов (Kruskal-Wallis ANOVA: $p>0.05$).

Выкармливание крупных выводков предполагает более низкий уровень антител у самок, но достоверных различий в связи с количеством детенышей выявлено не было (рис. 8) ($MW: p>0.05$). К моменту измерения иммунного ответа у самок с крупными выводками концентрация антител, наоборот, в среднем была примерно в 1.7 раза выше, чем у самок с мелкими выводками.

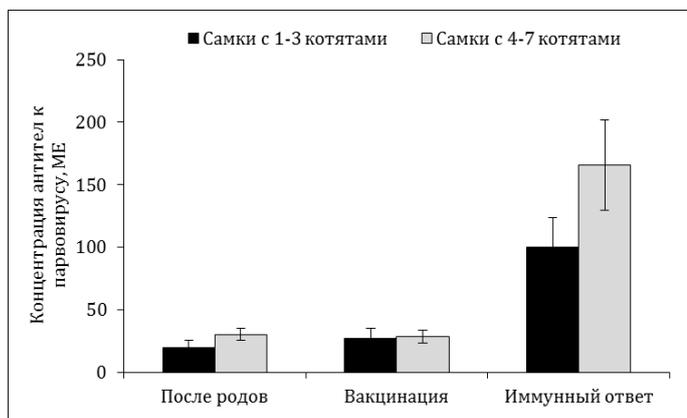


Рис. 8. Количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок с мелкими и крупными выводками.

8.1.3. Обсуждение

Исследования на некоторых видах млекопитающих (Festa-Bianchet, 1989; Houdijk et al., 2003; Cattadori et al., 2005; Plowright et al., 2008; East et al., 2015) показали увеличение зараженности патогенами в течение лактации. Иммунная защита лактирующих самок слабее, чем у беременных, что подтверждает перераспределение энергоресурсов в пользу размножения (East et al., 2015). Однако в данной работе различий в концентрации антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самцов и самок на разных стадиях репродуктивного цикла обнаружено не было. В период беременности и лактации самки часто едят больше или более высококачественную еду, используя жировые запасы как энергетический резерв, и увеличивают эффективность своего метаболизма, облегчая некоторые энергетические затраты размножения (Dufour, Sauther, 2002). Улучшенное питание и уменьшенные затраты благодаря экспериментально уменьшенному размеру выводка восстанавливают специфические иммунные процессы и снижают зараженность паразитами (Houdijk et al., 2003; Karell, 2007).

Полученные нами результаты выявили незначительное подавление иммунитета в период выращивания потомства у самок домашней кошки. Мы предполагаем, что наиболее вероятным объяснением являются хорошее питание животных, «щадящий режим» размножения и позднее проведение эксперимента, что может свидетельствовать о существовании у самки некоего запаса ресурсов при размножении один раз в год и служить подтверждением факультативной регуляции иммунной функции у кошачьих (French et al., 2007).

8.2. Активность иммунной системы детенышей

Физиологическое состояние самки в период размножения оказывает влияние на развитие иммунной системы потомства с помощью передачи детенышам компонентов иммунной системы через плаценту, а также с молозивом и молоком (Zhou et al., 2000; Baintner, 2007). Благодаря иммунитету, приобретенному через самку, потомки могут производить свои собственные антитела сразу после рождения, но их иммунные ответы не так эффективны, как у взрослых особей (Holt, Jones, 2000; Pilorz et al., 2005; Jeklova et al., 2007; Graham et al., 2010). В малочисленных исследованиях о различиях в развитии иммунной системы

детенышей в зависимости от размера выводка показана отрицательная связь между данными параметрами (Ilmonen et al., 2003; Prager et al., 2010). Мы предположили, что концентрация антител к патогенам у детенышей домашней кошки связана как с активностью иммунной системы у их матерей, так и с размером выводка.

8.2.1. Материалы и методы

Вакцинацию детенышей проводили одновременно с самками. Уровень антител определяли с использованием тех же наборов.

8.2.2. Результаты

Развитие компонентов собственной иммунной системы у детенышей происходит постепенно. У домашних котят средний уровень антител к вирусу панлейкопении кошачьих в выводке достоверно изменялся с момента рождения до вакцинации и формирования гуморального иммунного ответа (F: N=18, df=2, T=27.11, p=0.000). Иммунный ответ котят на вакцинацию во многом определялся состоянием их иммунной системы сразу после родов.

При разделении выборки на две группы в зависимости от размера выводка достоверных различий выявлено не было (рис. 9) (MW: p>0.05). Хотя в среднем у котят в мелких выводках концентрация антител к вирусу панлейкопении кошачьих при иммунном ответе было в 2.7 раз выше, чем у котят в крупных выводках.

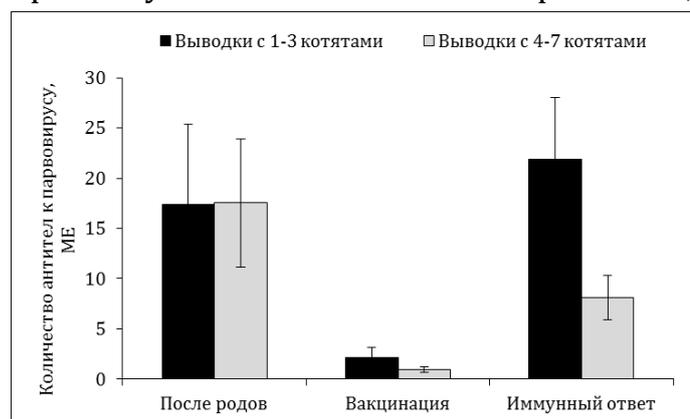


Рис. 9. Среднее количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у котят в мелких и крупных выводках.



Рис. 10. Взаимосвязь оптической плотности в тесте на определение калицивируса (характеризует титр антител к патогену) у самок и котят после родов.

Концентрации антител к вирусу панлейкопении кошачьих у котят и самок достоверно коррелировали после родов и при вакцинации (S: N=19-21, R=0.43-0.47, p=0.04-0.059). Комплексный анализ титра антител к вирусу герпеса, калицивирусу и вирусу панлейкопении кошачьих показал, что значения данных параметров у котят

после родов и самок в период беременности и после родов положительно коррелировали со значениями в период беременности для вируса герпеса и калицивируса (S: N=11, R=0.78-0.84, p=0.000), а со значениями после родов для всех трех заболеваний (S: N=11, R=0.76-0.97, p=0.00-0.01) (рис. 10).

8.2.3. Обсуждение

Иммунная система обеспечивает защиту организма в любом возрасте, но требует времени на развитие (Pilorz et al., 2005), поэтому утробные плоды и новорожденные детеныши особенно чувствительны к инфекциям (Lee, 1980; Ross et al., 1993; Fair et al., 1999; Marshall-Clarke et al., 2000). Однако самки передают антитела своему потомству, тем самым защищая детенышей в пре- и постнатальную фазы онтогенеза (McGhee et al., 1975; Zhou et al., 2000; Hanson et al., 2003; Baintner, 2007).

В нашей работе концентрация антител к вирусу панлейкопении кошачьих у котят в мелких выводках при иммунном ответе в среднем была выше в 2.7 раз, чем у котят в крупных выводках. Примечательно, что у самок, выращивающих более крупные выводки, концентрация антител была в среднем выше. Ранее было показано, что средняя концентрация IgG негативно коррелирует с размером выводка у лабораторных крыс (Prager et al., 2010). Иммунный ответ у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) также был гораздо ниже в экспериментально увеличенных выводках (Ilmonen et al., 2003). Данные результаты подтверждают, что подавление иммунитета, возникающее в процессе роста, играет важную роль в достижении компромисса между количеством и жизнеспособностью потомства.

Кроме того, полученные нами данные подтверждают процесс передачи антител от матери к потомству у домашней кошки и постепенное формирование собственной иммунной системы у детенышей. Однако связь степени развития иммунной системы с размером выводка не столь очевидна, что может быть следствием относительно благополучного физиологического состояния самок, благодаря их однократному размножению в течение года.

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Будучи крайне энергозатратным процессом для самок млекопитающих, лактация может приводить к истощению энергетических ресурсов их организма и физиологическому стрессу. В ходе данного исследования мы оценили влияние размера выводка на интенсивность материнской заботы и развитие детенышей у кошачьих. Различий в интенсивности материнского поведения в зависимости от размера выводка у самок домашней кошки не выявлено. Однако количество детенышей оказывает влияние на физиологическое состояние матери в первый месяц лактации, что отражается в первую очередь в значениях таких параметров, как уровень кортизола, количество лейкоцитов и масса тела. Существенного подавления активности иммунной системы у самок домашней кошки не выявлено,

что, возможно, является следствием однократного размножения в течение года и полноценного питания животных. Темпы роста у детенышей домашней кошки зависят от количества сибсов. Однако формирование иммунной системы и развитие социального игрового поведения не связаны с размером выводка. Активность гуморального иммунитета детенышей напрямую зависит от состояния иммунной системы их матерей после родов. При развитии иммунного ответа подобных закономерностей не выявлено, что подтверждает независимость иммунной системы детенышей к этому моменту.

10. ВЫВОДЫ

1. Все параметры материнского поведения (время, проводимое с выводком, продолжительность кормления и вылизывания детенышей) у самок домашней кошки взаимосвязаны между собой. Интенсивность материнской заботы постепенно снижается по мере роста детенышей и не зависит от размера выводка.
2. Постепенное снижение продолжительности кормления и вылизывания детенышей в течение лактации сопровождается возрастанием у самок домашней кошки концентраций эстрадиола и тестостерона, а также снижением соотношения нейтрофилы/лимфоциты.
3. Уровень кортизола достигает максимальных значений к 4 неделям лактации, что сопровождается наибольшей потерей массы тела у самок домашней кошки. В течение всего периода лактации взаимосвязь этих параметров имеет антагонистический характер.
4. У самок домашней кошки с мелкими выводками общее количество лейкоцитов в период лактации в среднем выше, чем у самок с крупными выводками. Чем больше размер выводка, тем сильнее снижается количество лейкоцитов у самок к 4 неделям лактации.
5. Концентрация антител к вирусу панлейкопении кошачьих при вакцинации и иммунном ответе у лактирующих самок домашней кошки сопоставима со значениями у неразмножавшихся самок и самцов.
6. Концентрация антител к вирусу панлейкопении кошачьих у детенышей домашней кошки положительно коррелирует с концентрацией антител у самок после родов и при вакцинации.
7. Показатели, характеризующие материнский вклад домашней кошки (масса и прирост массы выводка), выше в крупных выводках на протяжении всей лактации. Масса тела котят в крупных и мелких выводках в начале кормления не различается, однако к началу периода отлучения молодняка средняя масса котенка в мелких выводках становится больше, чем в крупных выводках.
8. Снижение материнской заботы сопровождается возрастанием частоты игровых контактов не только между детенышами, но и с самкой. Динамика поведения различается у домашней кошки и евразийской рыси и не связана с размером выводка.

11. БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен научному руководителю д.б.н. С.В. Найденко за мудрое и чуткое научное руководство, терпение и неоценимую помощь на всех этапах работы; М.Н. Ерофеевой, Е.В. Павловой, А.Л. Антоневи́ч, Е.А. Иванову за неоценимую помощь в сборе материала, организации и проведении работы, своевременные советы и поддержку на протяжении всей работы; Ю.А. Лощагиной и В.А. Москвитину за помощь в сборе материала, искреннее участие и дружескую поддержку; Н.А. Васильевой за консультации по статистической обработке материала; А.В. Чабовскому за прочтение работы и ценные замечания к ней; В.В. Рожнову за поддержку и мотивацию к завершению работы; А.А. Крылович за заботу о животных; А.В. Алексеевой за бесценную моральную поддержку, понимание и терпение в процессе выполнения работы. Автор искренне благодарен всем коллегам и коллективу НЭБ «Черноголовка» за помощь на всех этапах работы, обучение различным методам сбора и анализа материала, обсуждение результатов, активную моральную поддержку и создание уникальной рабочей атмосферы. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ №№ 16-34-00844-мол_а и 15-04-08529-А.

12. СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в научных журналах, рекомендуемых ВАК:

1. **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В. Социальная игра в онтогенезе внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx*) // Известия РАН. Серия биологическая, 2014. – №4. – Стр. 382-390.
2. **Алексеева Г.С.**, Найденко С.В. Изменение массы тела и уровня стероидных гормонов в период выращивания потомства у самок домашней кошки (*Felis catus*; Felidae, Mammalia) // Поволжский экологический журнал, 2014. – №4. – Стр. 436-443.

Статьи в других изданиях:

3. **Alekseeva G.S.**, Pavlova E.V., Erofeeva M.N., Vasilieva N.A., Naidenko S.V. Effect of sampling method on the ratio of neutrophils to lymphocytes in Felidae // Mammalian Biology, 2015. – Vol. 80. – P. 10.
4. Найденко С.В., **Алексеева Г.С.**, Ерофеева М.Н., Павлова Е.В. Взаимосвязь физиологического статуса матери и потомков у кошачьих // Принципы экологии, 2016. – Т. 5, № 3. – Стр. 105.

Материалы и тезисы конференций:

5. **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2011. Межвидовое сравнение основных типов социального внутривыводкового поведения у евразийской и красной рысей // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы 4-ой Международной научно-практической конференции. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. – Стр. 212-214.
6. **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2012. Развитие социального игрового поведения у евразийской рыси (*Lynx lynx*) в период раннего

постнатального онтогенеза // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Тезисы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 5.

7. **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2012. Взаимосвязь игрового поведения с этапами раннего постнатального онтогенеза у евразийской рыси (*Lynx lynx*) // Актуальные проблемы современной териологии: Тезисы докладов. – Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо». – Стр. 140.

8. **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Лощагина Ю.А., Найденко С.В., 2012. Сравнительный анализ развития игрового поведения у евразийской рыси (*Lynx lynx*) и домашней кошки (*Felis catus*) // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 4.

9. Полтораченко В.А., **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., 2013. Постоянство индивидуальных различий у рысят в разных типах игрового поведения в выводках евразийской рыси // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы 5-ой Международной научно-практической конференции. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. – Стр. 324-325.

10. **Алексеева Г.С.**, Найденко С.В., 2013. Динамика уровня стероидных гормонов в период выращивания потомства у домашней кошки (*Felis catus*) // Биология – наука XXI века: 17-я Международная Пушчинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов. – М.: «11-й ФОРМАТ». – Стр. 395.

11. Антоневи́ч А.Л., **Алексеева Г.С.**, Лощагина Ю.А., Павлова Е.В., Найденко С.В., 2013. Корреляты социальных взаимодействий в онтогенезе кошачьих // Биология – наука XXI века: 17-я Международная Пушчинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов. – М.: «11-й ФОРМАТ». – Стр. 511-512.

12. **Alekseeva G.**, Naidenko S., 2013. Behavioral and hormonal traits of lactation in domestic cat (*Felis catus*) // Behaviour 2013: joint meeting of 33rd International Ethological Conference (IEC) and the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). – Newcastle upon Tyne, UK. – P. 142.

13. Antonevich A., **Alekseeva G.**, Pavlova E., Loschagina Y., Erofeeva M., Naidenko S., 2013. Play development in three felid species // Behaviour 2013: joint meeting of 33rd International Ethological Conference (IEC) and the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). – Newcastle upon Tyne, UK. – P. 187-188.

14. **Алексеева Г.С.**, Найденко С.В., 2013. Изменение клинической картины крови в период выращивания потомства у домашней кошки (*Felis catus*) // VI Всероссийский с международным участием Конгресс молодых ученых-биологов «Симбиоз-Россия 2013». – Иркутск: ООО «Издательство Аспринт». – Стр. 324-325.

15. **Alekseeva G.**, Naidenko S., 2013. Assessment of immuno-physiological status of females during offspring growth in domestic cat (*Felis catus*) // 9th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife. – Berlin, Germany: IZW. – P. 19.

16. **Алексеева Г.С.**, Найденко С.В., 2014. Взаимосвязь уровня стероидных гормонов и интенсивности материнского поведения у домашней кошки (*Felis catus*) //

- Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 4.
17. Ерофеева М.Н., **Алексеева Г.С.**, Найденко С.В., 2014. Успех размножения кошачьих при разных системах спариваний // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 36.
18. **Алексеева Г.С.**, 2014. Взаимосвязь физиологических параметров и интенсивности материнского поведения домашней кошки (*Felis catus*) // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 5-7.
19. **Alekseeva G.**, Naidenko S., 2014. The relations of maternal behavior and physiological condition with offspring growth in domestic cat (*Felis catus*) // VII European conference on behavioural biology. – Prague, Czech Republic. – P. 153.
20. **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., Павлова Е.В., Лощагина Ю.А., Дуплякина С.Ю., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2015. Снижение материнской заботы способствует развитию социального поведения у детенышей кошачьих? // Современные проблемы зоологии, экологии и охраны природы. Мат. чтений и науч. конф., посвящ. памяти проф. А.Г. Банникова, и 100-летию со дня его рождения. – М.: «Сельскохозяйственные технологии». – Стр. 156-161.
21. Vasilieva N.A., Pavlova E.V., **Alekseeva G.S.**, Erofeeva M.N., Naidenko S.V., 2015. Prolonged handling time could affect the blood profile in the wild cat species // 7th European Congress of Mammalogy. – Stockholm, Sweden. – P. 117.
22. Naidenko S.V., Pavlova E.V., Erofeeva M.N., **Alekseeva G.S.**, Glukhova A.A., Antonevich A.L., 2015. Is the serum androgen level during pregnancy related to sibling aggression in lynxes? // 5th ISWE Conference (International Society of Wildlife Endocrinology). – Berlin, Germany: IZW. – P. 13.
23. **Алексеева Г.С.**, Павлова Е.В., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2016. Влияние размера выводка на физиологическое состояние самок и детенышей у домашней кошки (*Felis catus*) // Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК. – Стр. 15.
24. Васильева Н.А., Павлова Е.В., **Алексеева Г.С.**, Ерофеева М.С., Найденко С.В., 2016. Влияние метода иммобилизации и длительности отсрочки с момента отлова животного на клинический анализ крови у кошачьих // Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК. – Стр. 68.
25. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., **Алексеева Г.С.**, Сорокин П.А., 2016. Влияние промискуитетной системы спариваний на размножение кошачьих // Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК. – Стр. 276.