

На правах рукописи

ЕРОФЕЕВА Мария Николаевна

**ЭТОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ
РАЗМНОЖЕНИЯ ЕВРАЗИЙСКОЙ РЫСИ
(*LYNX LYNX*)**

Специальность 03.00.08 – зоология

Автореферат диссертации на соискание
ученой степени кандидата биологических наук

Москва–2010

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции
им А. Н. Северцова РАН

**Научный
руководитель:** вед.н.с., кандидат биологических наук,
доцент по специальности зоология
Найденко Сергей Валериевич

**Официальные
оппоненты:** доктор биологических наук
Шилова Светлана Александровна
кандидат биологических наук
Попов Сергей Владиленович

Ведущая организация: Московский Педагогический
Государственный Университет,
кафедра зоологии и экологии.

Защита состоится **6 апреля 2010 года в 14 часов** на заседании
Совета Д 002.213.01 по защите докторских и кандидатских
диссертаций при Институте проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН по адресу:
117071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел/факс: (495)
952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Отделения биологических наук РАН по адресу:
117071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан 5 марта 2010 г.

Ученый секретарь совета по защите
докторских и кандидатских диссертаций
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы

Системы спаривания у хищных млекопитающих очень разнообразны, варьируя у различных видов от моногамии до промискуитета. Несмотря на то, что даже у одного и того же вида в разных условиях могут быть описаны моногамные, полигамные и промискуитетные отношения в зависимости от условий среды, считается, что промискуитетная система спариваний наиболее характерна для видов ведущих одиночный образ жизни и имеющих большие индивидуальные участки обитания (Clutton-Brock, 1989). Считается, что в такой ситуации самцу сложно монополизировать спаривание с самкой, что облегчает спаривание самки с другими самцами. Преимущества самцов при промискуитетной или полигамной системах спаривания очевидны и связаны с оставлением максимального числа потомков. Для самок же эти преимущества рассматриваются как правило через «улучшение» качества потомков. Влияние системы спариваний на плодовитость и репродуктивный успех показано у грызунов (Hoogland, 1998; del Barco-Trillo, Ferkin, 2004; Зоренко, Мотмиллер, 2005). Спаривание с несколькими партнерами может увеличивать репродуктивный успех самок (Hoogland, 1998) и снижать эмбриональные потери (Зоренко, Мотмиллер, 2005). Однако такие аспекты практически не изучены у хищных млекопитающих. Исследование этих факторов может иметь большое значение для разработки подходов как к сохранению природных популяций, так и разведению животных в неволе.

Наиболее ярким примером промискуитетной системы спариваний служит семейство кошачьих. Евразийская рысь может выступать модельным видом для изучения репродуктивных стратегий кошачьих. Евразийская рысь, как и большинство кошачьих, ведет одиночный образ жизни, и имеет большие индивидуальные участки обитания, поэтому использование классических методов тропления зверей по снегу (Желтухин, 1984) и/или радиопрослеживания животных (Breitenmoser et al., 1993) дает неполную информацию для анализа репродуктивных стратегий рыси.

Цель настоящей работы – выявить особенности поведения и репродуктивный успех евразийской рыси при разных системах спариваний.

Для достижения поставленной цели были поставлены следующие **задачи**

1. Проследить сезонные изменения гормонального статуса и качества спермы рысей
2. Описать динамику поведения рысей в период гона
3. Оценить репродуктивный успех самцов и самок рысей в зависимости от системы спариваний и индивидуальных особенностей особей

Научная новизна работы

Выявлены физиологические изменения у рысей к периоду гона. Показано резкое увеличение уровня тестостерона в плазме крови у самцов в феврале-марте (период предгона-гона) и «нормализация» сперматогенеза в этот период. Выявлены поведенческие индикаторы эструса у самок рысей. Показано, что степень знакомства самок с самцом может играть большую роль при выборе брачного партнера у рысей. Впервые прослежен репродуктивный успех рысей в зависимости от системы спариваний, показано его увеличение при спаривании с несколькими партнерами за счет снижения эмбриональных потерь и при интенсификации спариваний за счет большего числа овулировавших яйцеклеток. Показано влияние тератоспермии на репродуктивный успех самцов.

Научное и практическое значение работы

Результаты, полученные в ходе исследования, позволяют значительно расширить представления об особенностях размножения одиночных кошачьих и используются при разведении самого редкого вида кошачьих – пиренейской рыси (*Lynx pardinus*) в Испании. Знание факторов, определяющих успех размножения кошачьих, может быть использовано для разработки подходов к сохранению природных популяций и разведению редких животных в неволе. Полученные материалы используются при чтении лекций в рамках курсов «Экологическая физиология» (МГУ), «Звероводство» и

«Фелинология» (МСТХА), а так же при чтении лекций студентам различных ВУЗов в УНЦ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН.

Апробация работы

Основные результаты работы были представлены в виде устных и стендовых докладов на IV, V и VI Международных симпозиумах по физиологии, поведению и сохранению дикой природы (Берлин, Германия, 2002, 2004, 2007); на Международных школах-конференциях молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пушино, 2003, 2005, 2006); на Международных совещаниях «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2003, 2007); на IV Европейском териологическом конгрессе (Брно, Чехия, 2003); на конференциях молодых сотрудников и аспирантов «Актуальные проблемы экологии и эволюции» (Москва, 2004, 2006, 2008); на I и II конференциях «Поведение и поведенческая экология» (Черноголовка, 2005, 2009); научно-практических конференциях «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России» (Москва, 2007, 2009); на V Европейском териологическом конгрессе (Сиена, Италия, 2007); на IV Всероссийской конференции по поведению животных (Москва, 2007); на тридцать первой международной этологической конференции (Ренн, Франция, 2009).

Структура и объем диссертации

Диссертация состоит из введения, 4 глав (обзора литературы, характеристики материала и методов исследования, описания результатов, полученных в ходе работы, и их обсуждения), выводов по итогам исследования и списка литературы. Материал изложен на 119 страницах. Работа содержит 31 рисунок. Список цитируемой литературы включает 222 наименования, из них 172 на английском языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении приведена общая характеристика темы, поставлены цели и задачи исследования.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

Подробно рассмотрены системы спариваний хищных млекопитающих. Системы спариваний хищных очень разнообразны и включают в себя моногамию, полигинию, полиандрию и промискуитет. При этом различия в репродуктивных стратегиях отмечаются как между популяциями, так и внутри популяций (Clutton-Brock, 1989; Say et al., 2002; Baker et al., 2004). Эти различия являются результатом адаптивного приспособления поведения самцов и самок к социальной и экологической среде индивидуумов (Dunbar, 1981). Описано, что для видов, ведущих одиночный образ жизни и имеющих большие индивидуальные участки обитания, наиболее характерна промискуитетная система спаривания (Birkhead, 2000; Lariviere, Fergusson, 2003; Isvaran, Clutton-Brock, 2007). Описана возможность спаривания кошачьих с несколькими партнерами в период гона (Lariviere, Fergusson, 2003). Рассмотрена пространственная организация, характерная для представителей этой группы. Большинство кошачьих (за исключением льва (*Pantera leo*), гепарда (*Acinonyx jubatus*), и домашней кошки (*Felis silvestris* var. *catus*)) ведут одиночный образ жизни и имеют большие участки обитания (Bailey, 1993; Breitenmoser et al., 1993; Sliwa, 2004; Fuller et al., 1985; Poole, 1994). Как правило, участки обитания самцов перекрывают 2–3 участка самок (Breitenmoser et al., 1993; Лукаревский, 1995; Sliwa, 2004). К гону характер использования участка обитания сильно изменяется. Для самцов в этот период характерны протяженные экскурсии за пределы обычного участка обитания (Breitenmoser et al., 1993), что, вероятно, связано с их попытками найти максимальное число брачных партнеров. Подробно рассмотрены особенности репродуктивной физиологии кошачьих. Для кошачьих характерен индуцированный тип овуляции (Wildt, 1991) и высокая частота спариваний (Lariviere, Ferguson, 2002, 2003). Описан феномен тератоспермии, который широко распространен среди представите-

лей семейства (Wildt et al., 1983; Pukazhenti et al., 2006). Дана характеристика объекта исследований – евразийской рыси.

ГЛАВА 2. Материалы и методы исследования

Работу проводили на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, расположенной в 50 км северо-восточнее Москвы. Евразийских рысей, родившихся на НЭБ «Черноголовка», содержали в вольерах различного размера (в основном 74 м² и 7500 м²) поодиночке, кроме периода гона и периода выращивания детенышей. Суточный рацион рыси включал около 1 кг мяса курицы с добавками витаминов. Животных кормили 6 раз в неделю в «летний» период (май-октябрь) и через день в «зимний» период (ноябрь-апрель).

Евразийская рысь строго сезонна в размножении. Гон на НЭБ «Черноголовка» всегда проходит в марте (Найденко, Ерофеева, 2004). Рысей в этот период ссаживали в вольерах площадью 74 м². Данные о репродуктивном успехе рысей собраны с 1989 по 2009 гг. включительно. Ссаживания животных были проведены по трем основным схемам.

В период с 1989 по 2001 гг. каждую самку спаривали с одним самцом и, как правило, самца подсаживали к самке на 1–2 суток или на весь период гона. За этот период было описано 39 случаев размножения.

В 2002–2009 гг. были проведено размножение с использованием еще двух схем ссаживания. По второй схеме к самке поочередно подсаживали двух самцов. Самца ссаживали с самкой на 1 ч, регистрируя все элементы поведения животных, используя метод непрерывной регистрации данных (Martin, Bateson, 1993). При отсутствии спариваний животных рассаживали. Каждого самца в течение суток ссаживали не более чем с тремя самками. На следующий день ссаживания повторяли, подсаживая к самкам тех же самцов. Если животные спаривались в течение часа наблюдений, то их оставляли вместе еще на 3 часа, продолжая наблюдения. Через 4 ч зверей разделяли, а через 16–24 ч к самке подсаживали второго самца на 4 ч. Самца, которого подсаживали к самке с первого дня ссаживания, мы условно называли «хорошо знакомым» самцом. А вто-

рого самца, которого, подсаживали к самке только после спаривания с первым самцом, мы условно называли «мало знакомым». За этот период было описано 24 случая размножения.

Третья схема в точности повторяла вторую, за исключением того, что во второй день эструса к самке подсаживали того же самца, что и в первый день. За этот период было описано 7 случаев размножения.

Для анализа поведения рысей в период гона использовались результаты 820 часов наблюдений. В работе использовали 17 животных (6 самца и 11 самок).

Оценка репродуктивного успеха животных

Мы использовали в работе термин «репродуктивный успех», оценивая этот параметр как число детенышей в выводке (размер выводков) у самки (репродуктивный успех самки) или как число котят, рожденных от того или иного самца (репродуктивный успех самца). Для самок определяли *число желтых тел* у каждого животного в конкретный сезон размножения и, собственно, *размер выводка*. Разницу между числом желтых тел и числом детенышей в выводке у конкретной самки считали эмбриональными потерями. Число желтых тел определяли с помощью трансабдоминального или ректального ультразвукового исследования прибором LOGIQ Book XP (GE Healthcare, USA).

За репродуктивный успех самцов мы принимали число рожденных самкой детенышей от каждого отдельного самца. Отцовство определяли с помощью микросателлитного анализа (Goeritz et al., 2006).

Анализ концентрации гормонов в плазме крови

Для исследования сезонных изменений уровня гормонов у животных в течение 2002–2007 гг. собирали образы крови. Животных обездвигивали по стандартной методике (Goeritz et al., 2006). Концентрацию стероидных гормонов определяли с помощью метода иммуноферментного анализа (Найденко, Ерофеева, 2005). Для измерений применяли готовые наборы реагентов для иммуноферментного анализа в сыворотке крови («НВО Иммунотех» (тестостерон, прогестерон) и «Хема-Медика» (эстрадиол), Москва, Россия). Из-

мерения проводили на планшетном спектрофотометре с использованием программы Multiscan Magic 3.1 . Уровень стероидных гормонов измерен в 359 образцах крови.

Анализ качества спермы

Исследования сезонных изменений качества спермы у самцов евразийской рыси проводили в течение 2002–2008 гг. Животных иммобилизировали и с помощью электроэякулятора фирмы Р-Т Electronics (Boring, Oregon, USA) собирали сперму. Определяли объем эякулята, под микроскопом оценивали подвижность сперматозоидов (визуально по десятибалльной системе). Количество сперматозоидов определяли с помощью камеры Горяева, пересчитывая на 1 мл эякулята. На мазках рассчитывали долю морфологически интактных сперматозоидов, анализируя конфигурацию не менее 200 сперматозоидов. Качество спермы проанализировано в 60 образцах.

Статистический анализ

Статистическую обработку данных проводили с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 6.0. Для определения пиков стероидных гормонов в течение года концентрацию гормонов сравнивали с использованием критерия Вилкоксона для сопряженных пар (Wilcoxon matched pairs test). Для выявления изменений в качестве спермы и объеме семенников использовали критерий Фридмана (Friedman ANOVA). Для анализа динамики поведения также использовали критерий Фридмана (Friedman ANOVA). Для сравнения отношения самок к двум самцам – критерий Вилкоксона для сопряженных пар (Wilcoxon Matched Pairs Test). Для сравнения репродуктивного успеха при разных схемах ссаживания – Критерий Стьюдента для независимых выборок (t-test for independent samples). Различия в эмбриональных потерях при разных системах спаривания определяли с помощью теста двух пропорций (difference tests, $p\%$). Для сравнения событий частотного характера использовали критерий χ^2 и критерий χ^2 Пирсона (Pearson Chi-square test).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

Физиологические изменения к периоду гона

Детальный анализ уровня *тестостерона* в плазме крови самцов показал его четкую сезонную изменчивость. Средний уровень тестостерона у самцов рысей варьировал от $1,7 \pm 0,6$ до $4,5 \pm 0,8$ нг/мл. Максимальным же уровень тестостерона в плазме крови самцов был в период предгона (февраль) – $4,5 \pm 0,8$ нг/мл и составлял примерно 170% от среднегодового уровня тестостерона у самцов рысей (рис. 1). В целом, уровень тестостерона у самцов был выше среднегодового в феврале и августе-сентябре. Однако достоверно выше среднегодового ($M \pm 2SD$) уровень тестостерона был только в феврале.

Сезонное повышение уровня *прогестерона* у самок в марте-августе было связано с беременностью и лактацией. При этом максимальные значения концентрации отмечены после покрытия самок самцами – 72 нг/мл (по критерию Вилкоксона $Z=2,20-2,52$; $n=6-8$; $p<0,05$).

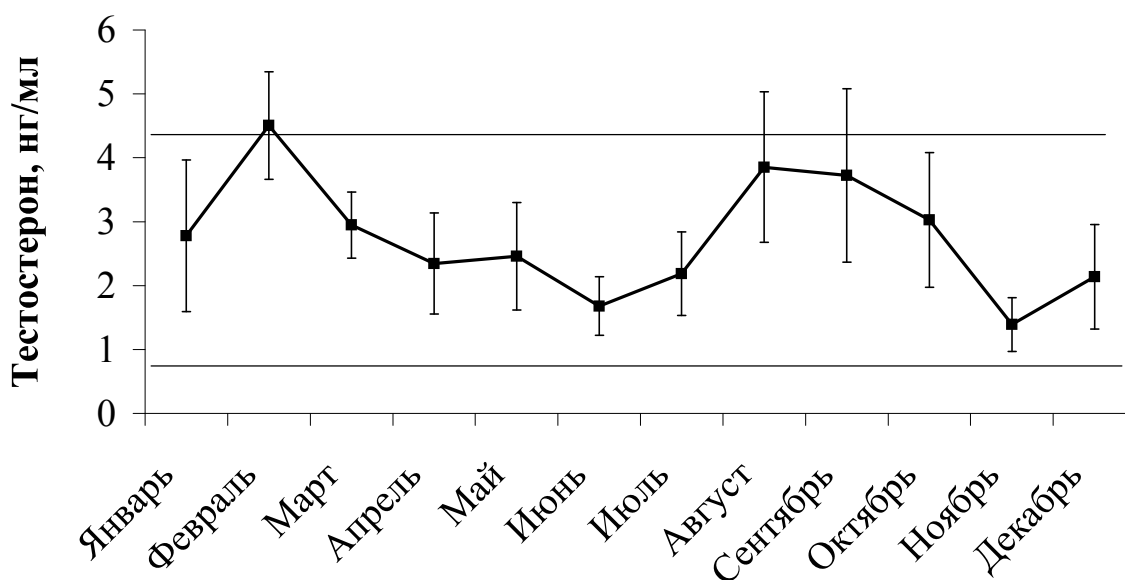


Рис. 1 Сезонные изменения уровня тестостерона в плазме крови самцов рыси ($n=6$). Горизонтальные линии показывают среднегодовое значение $\pm 2SD$ ($M \pm SE$).

Четкую сезонность в активности репродуктивной системы самцов рыси подтверждают также и сезонные изменения в *качестве спермы* и *объеме семенников*. Так объем семенников и объем эякулята у самцов рыси начинают увеличиваться до периода гона (Friedman ANOVA, $T=9,3-8,7$; $df=3$, $p<0,05$). К периоду гона увеличивается и доля морфологически нормальных сперматозоидов в эякуляте самцов рыси (Friedman ANOVA, $T=7,8$; $df=3$; $p<0,05$) до $36,8 \pm 2,8$ (SE) %, а у отдельных самцов и до 40% (рис. 2).

Изменения поведения в период гона

Поведенческий индикатор эструса у большинства диких кошачьих выражен слабо. Однако у самок евразийской рыси некоторые формы поведения достаточно четко указывали на приближающийся эструс. Так частота потирания об объекты у самок возрастала за 2 дня до эструса (Friedman ANOVA, $T=11,7$; $df=4$; $p<0,05$). Наступление эструса может характеризовать и повышенная частота вокализации у самок. В отличие от самцов, у которых акустическая активность возрастает перед гоном (Рутовская, Найдено, 2006), у

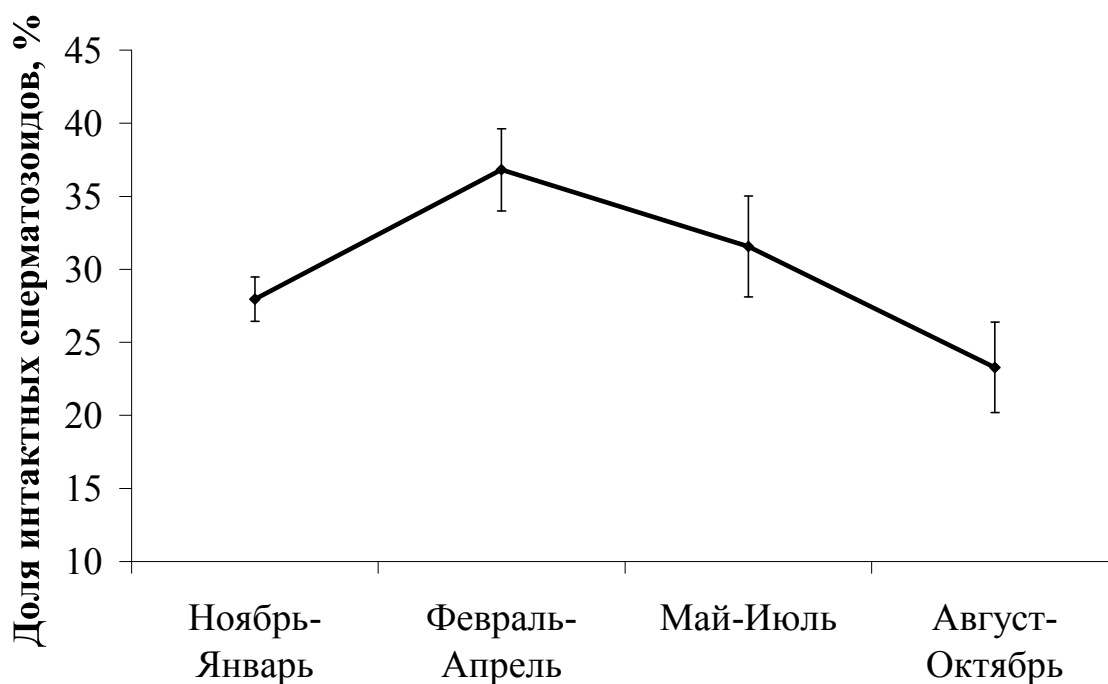


Рис. 2 Средняя доля интактных (морфологически нормальных) сперматозоидов у самцов рысей в разные сезоны года ($M \pm SE$).

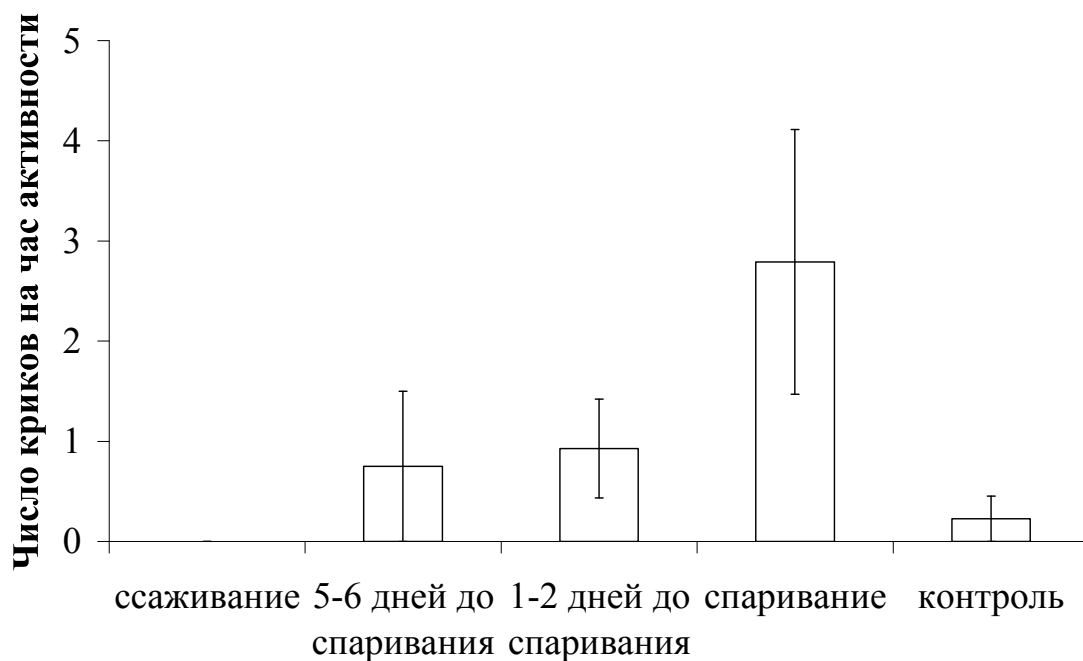


Рис. 3 Частота вокализаций в период гона у самок рысей. Friedman ANOVA, $p < 0,01$ ($M \pm SE$).

самок повышение частоты дистантных криков связано с наступлением эструса (рис. 3). До эструса и после него частота вокализации была очень низка, а во время эструса резко возрастала (Friedman ANOVA, $T=13,6$; $df=4$; $p < 0,01$).

У самцов так же достаточно резко изменялось поведение к периоду эструса у самок. По-видимому, самцы по запаховым сигналам самок (а возможно, и особенностям поведения) были способны распознавать приближающийся эструс у самок, и реагировали увеличением частоты дружелюбного поведения и «ухаживания» по отношению к самкам. Частота проявления «ухаживания» возрастала за 2 дня до наступления эструса у самок (Friedman ANOVA, $T=9,9$; $df=4$; $p < 0,05$), частота дружелюбного поведения (аллогрумминг, игра, бодание) у самцов рысей также возрастала к периоду спариваний (Friedman ANOVA, $T=10,4$; $df=4$; $p < 0,05$).

Поведение рысей в период эструса

В период эструса за время четырехчасовых ссаживаний частота проявления большинства форм поведения как у самцов, так и у самок была максимальна в первый час ссаживания, а затем уже на

втором часе происходило снижение частоты проявления этих форм поведения (например, Friedman ANOVA, $T=21$; $df=4$; $p<0,001$ для «ухаживания»; $T=20,7$; $df=4$; $p<0,001$ для маркировочного поведения). Частота агрессивного поведения самок по отношению к самцам наоборот увеличивалась к четвертому часу ссаживания (Friedman ANOVA, $T=7,2$; $df=4$; $p=0,07$).

Частота полового поведения была максимальна в первый час ссаживания, а затем постепенно снижалась к третьему часу (Friedman ANOVA, $T=9,7$; $df=3$; $p<0,05$). В среднем за четырехчасовое ссаживание рыси спаривались $4,1 \pm 0,3$ раза ($n=56$). Однако были самки, которые могли спариваться до 12 раз за этот период. Средняя продолжительность спаривания с момента захвата и до момента окончания садки была около 2,5 мин – 144 ± 96 секунд ($n=227$). При этом продолжительность спаривания довольно сильно варьировала от 41 секунд до 12 минут.

При успешном спаривании эструс у самок прекращался в течение двух суток. Временной интервал с момента первого спаривания до родов в таком случае составлял $70,1 \pm 0,3$ суток. Если же течка продолжалась 6-8 дней, то в этом случае самки спаривались с самцами при контрольном ссаживании на 6-й день. В такой ситуации временной интервал с момента первого спаривания до родов составлял $76,0 \pm 0,3$ суток. Если овуляция у этих самок и, соответственно, оплодотворение, происходили только после повторных спариваний, то временной интервал с момента «удачного» спаривания до родов составлял также 70 суток.

Репродуктивный успех при разных системах спаривания

Для выявления репродуктивного успеха рысей было использовано две схемы ссаживаний. В первом случае самца ссаживали с самкой в период эструса на сутки и более. Во втором – самца ссаживали с самкой в период эструса на 4 часа, через 16-24 ч к самке подсаживали второго самца так же на 4 часа (более подробно описано в методах).

При спаривании самок с двумя самцами были выявлены достоверные различия в отношении к ним. Самки достоверно быстрее спаривались с первым, «хорошо знакомым», самцом, чем со вто-

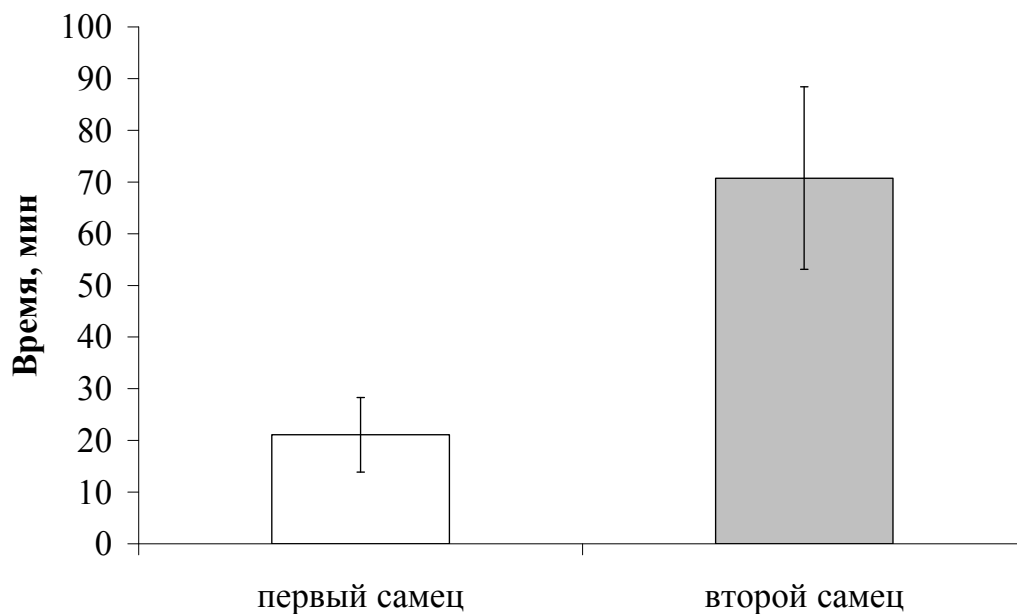


Рис. 4. Временной интервал с момента ссаживания до первого спаривания с первым «хорошо знакомым» и вторым «малознакомым» самцом ($M \pm SE$).

рым, «малознакомым» (Wilcoxon Matched Pairs Test $Z=2,2$; $p<0,05$; $n=11$) (рис. 4). В среднем, временной интервал от момента ссаживания до спаривания с первым, «хорошо знакомым», самцом составлял 21 мин 6 с (SE 7 мин 12 с). Тогда как со вторым, «малозна-

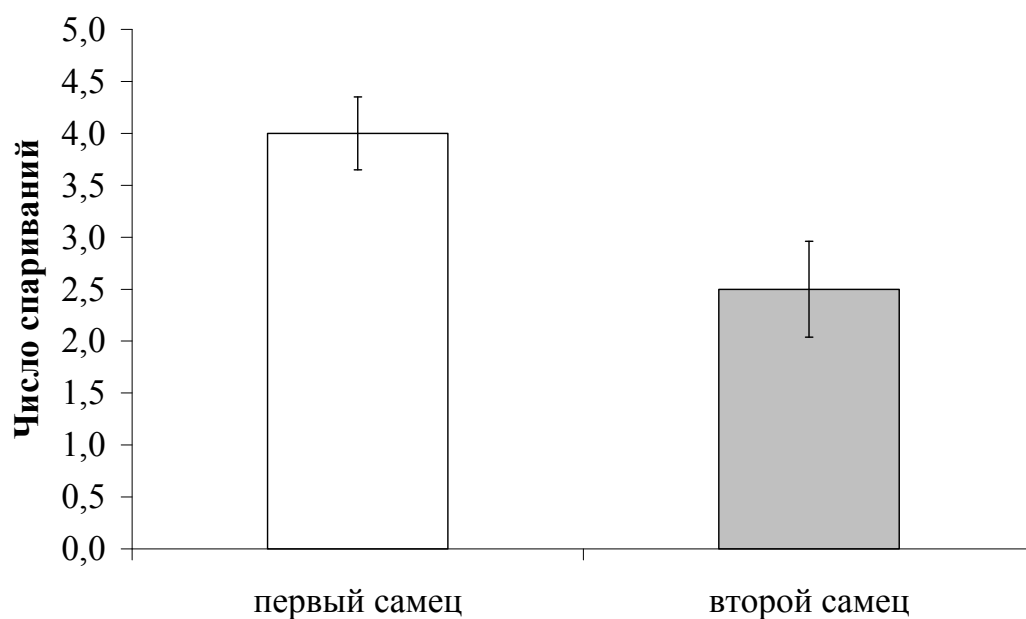


Рис. 5 Число спариваний с первым «хорошо знакомым» и вторым «малознакомым» самцом ($M \pm SE$).

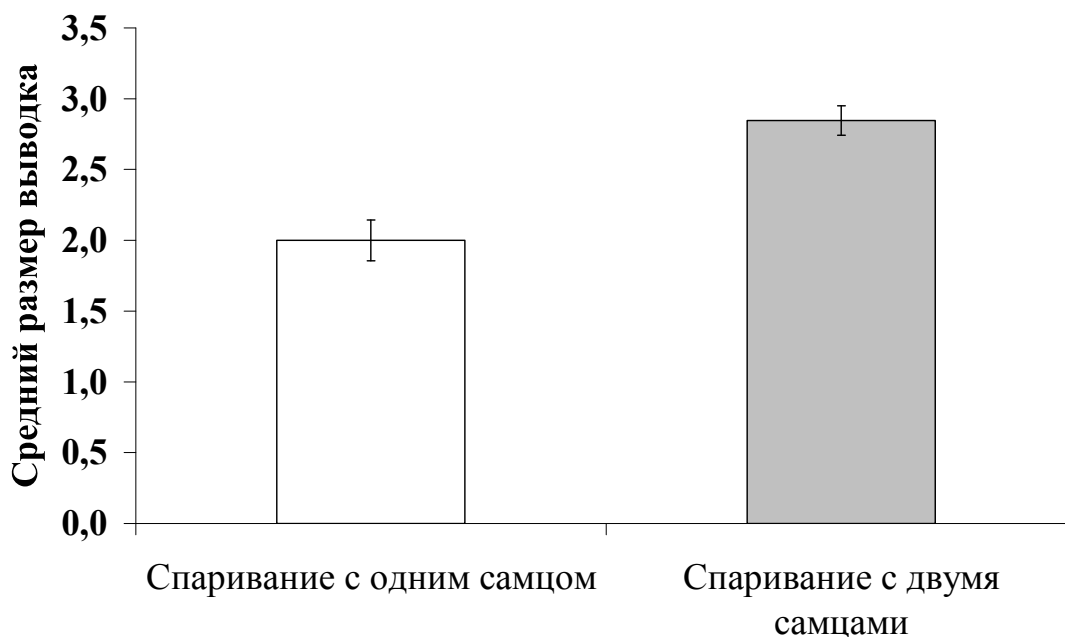


Рис. 6 Репродуктивный успех самок при спаривании с одним самцом и двумя самцами ($M \pm SE$).

комым», самки спаривались только через 1 ч 10 мин 46 с (SE 17 мин 42 с).

Число спариваний с первым и вторым самцом также было различным (рис. 5). С первым, «хорошо знакомым», самцом самки в среднем спаривались 4,0 раза (SE 0,35) за четырехчасовое ссаживание, тогда как со вторым «малознакомым» самцом - 2,5 раза (SE 0,46) (Wilcoxon Matched Pairs Test $Z=2,3$, $p<0,05$, $n=10$).

Достоверные различия в отношении самок к «хорошо знакомому» самцу и к «малознакомому» самцу сохранялись и в последующие периоды размножения.

При спаривании самок с двумя самцами значительно увеличился репродуктивный успех самок (рис. 6) (T-tests $T=2,49$; $n_1=39$, $n_2=24$; $p<0,05$). Прием такое повышение репродуктивного успеха отмечено как у многократно рожавших самок, так и молодых самок, размножающихся впервые.

При спаривании самок с двумя самцами было отмечено значительное снижение эмбриональных потерь (Difference tests, $n=7$; $n=25$; $p<0,05$). Эмбриональные потери при спаривании самок с одним самцом составляли 57%. Тогда как при спаривании самок с двумя самцами эмбриональные потери были всего 16% (рис. 7).

Однако при использовании двух вышеописанных схем ссаживания не ясно, что именно влияло на увеличение репродуктивного успеха: спаривание с двумя самцами *per se* или все же схема ссаживания. Для проверки провели третью серию экспериментов, используя схему ссаживания животных, полностью повторяющую вторую схему, однако к самке и в первый, и во второй день эструса подсаживали одного и того же самца.

Самки спаривались с «хорошо знакомым» самцом на второй день эструса еще быстрее, чем в первый, что значительно отличалось от ситуации спаривания с двумя самцами. В первый день эструса временной интервал с момента ссаживания до первого спаривания был $10,3 \pm 3,7$ минуты. Во второй день эструса самки начинали спариваться с самцом уже через $2,3 \pm 1,1$ минуты (Wilcoxon Matched Pairs test, $Z=1,7$; $n=6$, ns). Число спариваний с «хорошо знакомым» самцом в первый и во второй день эструса у самок было почти одинаковым (Wilcoxon Matched Pairs test $Z=0,4$; $n=6$; ns). В первый день эструса самки спаривались с самцом $4,8 \pm 0,7$ раза за четырехчасовое ссаживание, а во второй $4,7 \pm 0,7$ раза.

При спаривании самок с одним самцом, но с 24-х часовым интервалом, размер выводка был таким же высоким, как и при спаривании с двумя самцами (рис. 7). Средний размер выводка был $2,7 \pm 0,4$ котенка на самку. Такой репродуктивный успех достоверно отличался от репродуктивного успеха самок, которые спаривались с

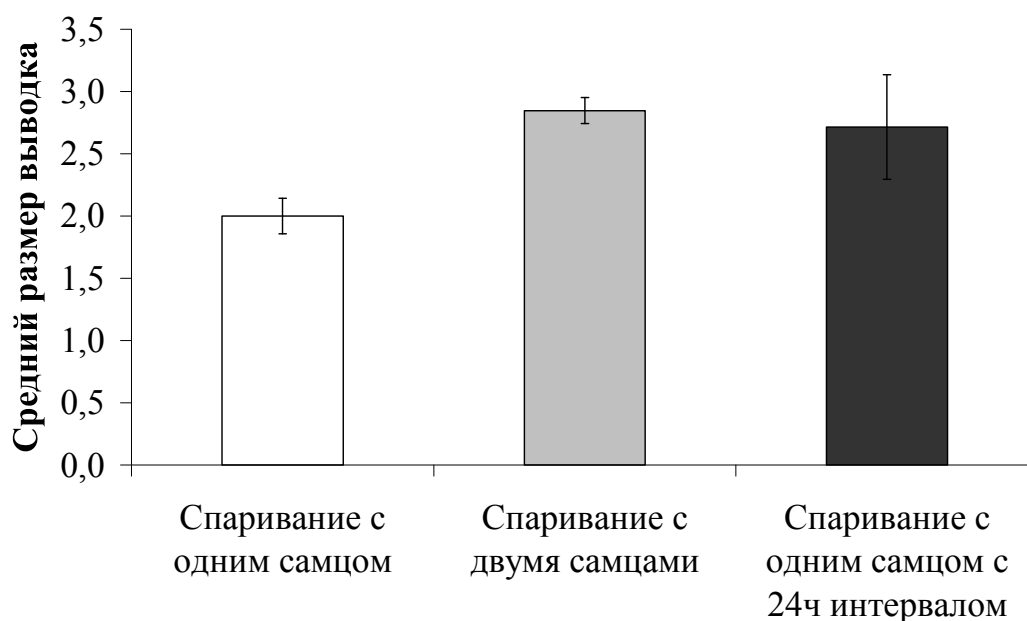


Рис. 7. Репродуктивный успех самок при разных схемах ссаживания ($M \pm SE$).

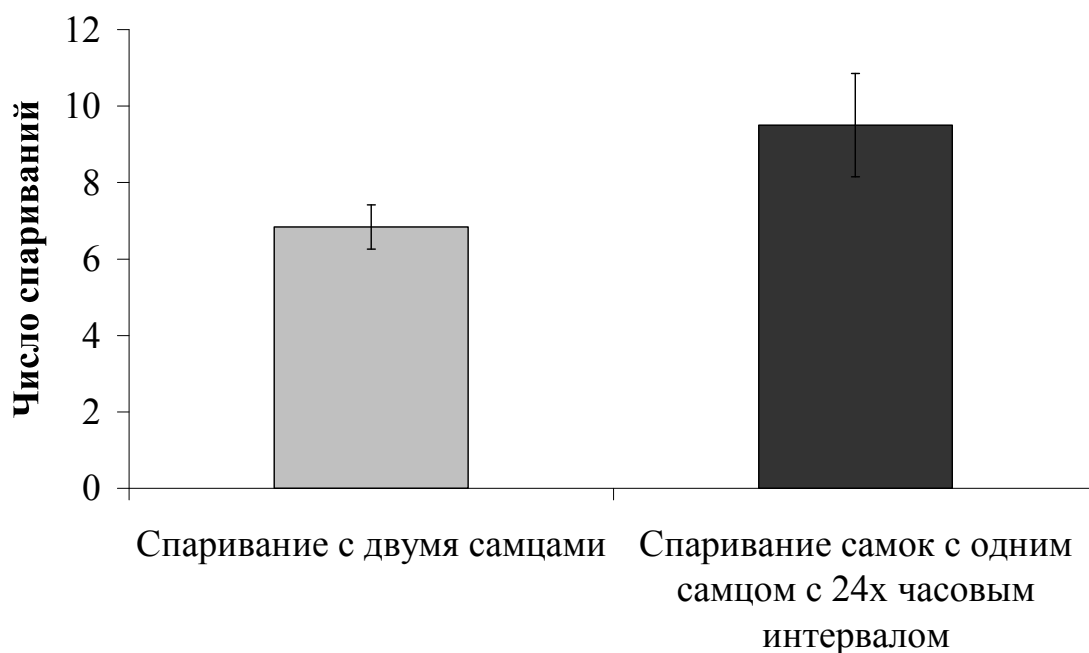


Рис. 8 Число спариваний за два дня эструса при спаривании с двумя самцами и одним самцом с 24 часовым интервалом ($M \pm SE$).

одним самцом без временного интервала в ссаживании (T-tests, $T=2,08$; $n_1=39$; $n_2=7$; $p<0,05$).

Однако, эмбриональные потери при спаривании самок с одним и тем же самцом, но с 24-х часовым интервалом были очень высокими и составляли 50% – достоверно больше, чем при спаривании с двумя самцами (Difference tests, $n_1=25$; $n_2=12$; $p<0,05$), что сопоставимо с эмбриональными потерями при первой схеме ссаживания (57%).

Надо отметить, что при этих схемах ссаживаний различалось и общее число спариваний за два дня эструса (рис. 8). При спаривании самок с двумя самцами среднее число спариваний за два дня было $6,8 \pm 0,6$, тогда как при спаривании самок с одним и тем же самцом, но с 24-х часовым интервалом – $9,5 \pm 1,4$ спариваний (Mann-Whitney U Test, $U=12$; $p<0,05$). В то же время, число спариваний положительно коррелировало с числом желтых тел ($k=0,87$; $p<0,05$).

Репродуктивный успех самцов

Репродуктивный успех определили для трех самцов из всех использованных в работе (Фил, Псих и Певец). При этом от Психа был получен 91% детенышей. На успех размножения самцов, при

спаривании самки с двумя самцами, не влияло число спариваний, продолжительность и порядок спариваний. Однако были отмечены существенные различия в качестве спермы, а именно в доле интактных (нормальных) сперматозоидов, между этими тремя самцами. Самая большая доля морфологически интактных сперматозоидов был у Психа – 29%, у двух других самцов доля интактных сперматозоидов была более низкой – 17,5% и 4% соответственно. По числу сперматозоидов в эякуляте Псих не отличался от одного из двух других самцов. У Психа в эякуляте на период гона было 2,47 млн сперматозоидов, а у второго самца – 3,0 млн. У третьего же самца общее число сперматозоидов эякуляте было самым низким – 0,02 млн.

На успех размножения самцов влиял временной интервал между спариваниями первого и второго самца (рис. 9). Если временной интервал между спариваниями самки с первым и вторым самцами был меньше 24 часов, то отцом полученного выводка мог являться любой из самцов. При этом были отмечены выводки с множественным отцовством (рысята в одном выводке от разных самцов). Если временной интервал между спариваниями самки с первым и вторым самцами был больше 24 часов, то выводки были от одного самца (Психа).

При этом были отмечены некоторые различия в частоте «ухаживания» и агрессивного поведения самок к отдельным самцам неза-

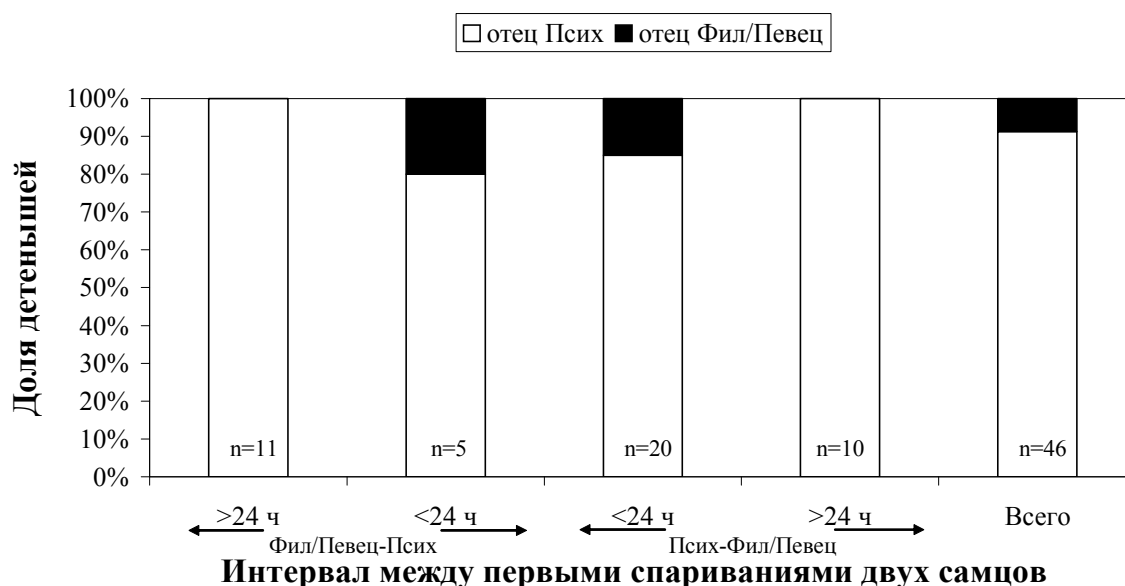


Рис. 9. Доля детенышей от разных самцов в зависимости от временного интервала между спариванием самки с первым и вторым самцом и порядка самцов в парах.

висимо от порядка их спаривания с самкой. Самки достоверно больше контактировали с Психом, чем с двумя другими самцами ($\text{Chi-Square} = 7,3; df = 2; p < 0,05$). При этом частота агрессивного поведения была также достоверно больше по отношению к Психу, а к остальным самцам (с которыми самки контактировали меньше) самки проявляли больше дружелюбного поведения и «ухаживания» ($\text{Pearson Chi-square} = 21,05; df = 12; p < 0,05$).

ГЛАВА 4. Обсуждение результатов исследования

В обсуждении приведено сравнение полученных результатов с результатами исследований других видов млекопитающих. В отличие от большинства кошачьих, рысь строго сезонна в размножении. Хотя ранее отмечали размножение рысей вне периода гона (Kaczensky, 1991; Stehlik, 2000), в нашем исследовании повышение уровня тестостерона в плазме крови у самцов и «нормализация» сперматогенеза происходили только к периоду гона. Поведенческим индикатором эструса у самок евразийской рыси могут служить частота потирания об объекты и акустическая активность. При этом в период эструса у евразийских рысей выявлена высокая частота дружелюбных контактов и ухаживания, что не отмечено для других кошачьих (Mellen, 1993; Caro, 1994). При выборе полового партнера большое значение для самок евразийской рыси имеет степень знакомства с партнером. Они быстрее подпускают самца к спариванию и больше спариваются со «знакомым» самцом. Для кошачьих характерно перекрывание участка обитания самца с участками обитания одной-трех самок (Давыдов, 1983; Breitenmoser et al., 1993; Jedrzejewski et al., 1996). Роль «хорошо знакомого» самца, по-видимому, может играть тот самец, с которым у самки перекрывается (или просто граничит), участок обитания.

На успех размножения самок рысей влияет снижение эмбриональных потерь и интенсификация спариваний. Корреляция между числом брачных партнеров и эмбриональными потерями отмечена и для других животных (Madsen et al., 1992; Olsson, Shine, 1997; Зоренко, Мотмиллер, 2005). Интенсивность спариваний влияет на репродуктивный успех у грызунов с индуцированным типом овуляции (del Barco-Trillo, Ferkin, 2004; Зоренко, Мотмиллер, 2005). На репродуктивный успех самцов рыси влияло качество спермы (доля интактных сперматозоидов) и временной интервал между спариваниями с первым и вторым самцом. Полученные нами данные показывают, что промискуитетная система спариваний у евразийской рыси может быть не только следствием пространственного распределения животных и невозможности самца монополизировать спаривание с самкой (Clutton-Brock, 1989), но и иметь адаптивное значение для популяции, повышая репродуктивный успех животных и увеличивая генетическое разнообразие популяции (Jennions, Petrie, 2000).

ВЫВОДЫ

1. Для самцов евразийской рыси характерна четкая сезонность в активности репродуктивной системы. К периоду гона повышается уровень тестостерона в плазме крови и происходит «нормализация» сперматогенеза.

2. Эструс у самок евразийской рыси четко идентифицируется по изменениям поведения, сходным с таковыми у домашней кошки: поведенческим индикатором у самок рысей выступают частота потирания об объекты, а так же акустическая активность, резко возрастающие в период эструса. К началу эструса у самки частота проявления дружелюбного поведения и элементов «ухаживания» самцов резко возрастает.

3. Предпочтения самок при выборе полового партнера зависят от степени знакомства с самцом. Самки принимают второго самца для спаривания, но медленнее, чем первого.

4. На повышение репродуктивного успеха самок больше влияет схема ссаживания, чем количество самцов. Значительное снижение эмбриональных потерь у самок происходит только при спаривании с двумя самцами.

5. Основными факторами, влияющими на репродуктивный успех самцов рыси, являются качество спермы (доля интактных сперматозоидов), и временной интервал между спариваниями самки с первым и вторым самцом.

Благодарности

Автор искренне признателен руководителю работы ведущему научному сотруднику, к.б.н. С.В. Найденко за предоставление материала с 1989 по 2001 гг. и помощь в сборе материала с 2001 по 2009 гг., а так же за научное руководство и неоценимую помощь на всех этапах работы; А.Л. Антоневиц за помощь в обсуждении работы; Н.А. Васильевой за консультации по статистической обработке материала; В.В. Рожнову за неоценимую помощь и поддержку на всем протяжении работы. Автор выражает признательность Е.В. Павловой, Д.В. Глухову, А.А. Чагаевой и всему коллективу НЭБ «Черноголовка» за поддержку на всем протяжении работы. Работа

была выполнена при поддержке грантов: РФФИ 03-04-48763-а, 07-04-00899-а ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (Госконтракт 02.740.11.0282), грант Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых МК-1792.2009.4

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК

1. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., 2004. Размножение евразийской рыси и особенности репродуктивной стратегии самок. Зоологический журнал, т. 83, № 2, с. 261–269.
2. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., 2005. Изменения уровня стероидных гормонов в крови рысят (*Lynx lynx* L.) в раннем постнатальном онтогенезе. Доклады РАН. Сер. Биол., т. 400, № 3, с. 423–425
3. Найденко С.В., Антоневиц А.Л., Ерофеева М.Н., 2007. Гормональный ответ на введение синтетического аналога адренокортикотропного гормона у рысят (*Lynx lynx* L.). Доклады РАН. Сер. Биол., т. 416, № 2, с. 274–277.

Статьи из других рецензируемых журналов

4. 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, p. 408–416.

Материалы конференций

5. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., 2004. Этологические и физиологические аспекты размножения и онтогенеза кошачьих. В сб.: Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых (Ред. Рожнов В.В.), М., «КМК», с. 108–112
6. Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2004. Репродуктивные стратегии Евразийской рыси (*Lynx lynx* L.). В сб.: Актуальные проблемы

- экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых (Ред. Рожнов В.В.), М., «КМК», с. 60–64
7. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., Геритц Ф., Нойбауэр К., Евгенов К., 2005. Особенности репродуктивных стратегий кошачьих. В сб.: «Поведение и поведенческая экология», с. 267–269
 8. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., Нойбауэр К., Геритц Ф., Евгенов К., 2005. Репродуктивные стратегии в размножении кошачьих. В сб.: «Физиологические основы повышения продуктивности млекопитающих, введенных в зоокультуру», Петрозаводск, с. 121–124
 9. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., Геритц Ф., Нойбауэр К., Евгенов К., 2005. Репродуктивные стратегии евразийских рысей (*Lynx lynx*). В сб.: «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России», с. 217–220
 10. Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2005. Поведение самок рысей в период гона и особенности предпочтения брачного партнера. В сб.: «Поведение и поведенческая экология», с. 242–244
 11. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., Нойбауэр К., Геритц Ф., Евгенов К., 2006. Репродуктивный успех кошачьих при различных системах спаривания. В сб.: Популяционная экология животных (Ред. Москвитина Н.С. и др.). Томск: Томский государственный университет, с. 397–399
 12. Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2006. Этологические и физиологические аспекты размножения Евразийской рыси (*Lynx lynx* L.). Актуальные проблемы экологии и эволюции. Отв. Ред. Рожнов В.В. М.: КМК, с. 105–109.
 13. Ерофеева М.Н., 2008. Предпочтения самок евразийской рыси (*Lynx lynx* L.) при выборе полового партнера, Актуальные проблемы экологии и эволюции. Отв. Ред. Рожнов В.В., с. 128–133

Тезисы конференций

14. Naidenko S.V., Sugrobova K.S., Erofeeva M.N., 2001. Young-adults relations in Eurasian lynx (*Lynx lynx*, Felidae) during dispersion. *Advances in Ethology* 36, Supplements to Ethology: p. 225.
15. Ерофеева М.Н., Сугрובה К.С., Топалы С.Н., Найденко С.В., 2002. Роль родственных взаимоотношений в снижении внутривидовой агрессии у кошачьих. В сб.: «Биология – наука XXI

- века» 6-я Пущинская школа-конференция молодых ученых., т. 2, с. 59-60
16. Naidenko S.V., Sugrobova K.S., Erofeeva M.N., 2002. Behavioural aspects of dispersal in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). *Advances in Ethology* 35, Supplements to Ethology, p. 56
 17. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., Сугрובה К.С., 2003. Взаимоотношения взрослых рысей с молодыми сородичами в периоды распада выводков и последующего расселения молодняка. В сб.: «Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания, Москва», М., ред. В.Н.Орлов, с. 231
 18. Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2003. Стратегия размножения евразийской рыси (*Lynx lynx*). В сб.: «Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания, Москва», М., ред. В.Н.Орлов, с. 126
 19. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., Штобель К., Евгенов К., 2003. Репродуктивная стратегия евразийской рыси (*Lynx lynx*). В сб.: «Биология – наука XXI века» 7-я Пущинская школа-конференция молодых ученых, с. 197–198
 20. Naidenko S.V., Erofeeva M.N., Stoebel K., Jewgenow K., 2003. Eurasian lynx reproduction and cubs development. In: 4th European Congress of Mammalogy, Brno, Czech Republic, Program & Abstracts & List of participants (Eds. M. Macholan, J. Bryja, Zima J.), p. 176
 21. Naidenko S.V., Erofeeva M.N., Stoebel K., Jewgenow K., 2003. Reproductive strategy of lynx and possibilities for infanticide during cubs ontogenesis. In: *Revista de Etologia. Suplemento. Contributions to the XXVIII International Ethological Conference, Florianopolis, Brazil* (Eds.: C.R. Ruiz-Miranda, M.J.R., Paranhos da Costa, R.H. Macedo, A.V. Peretti, C. Ades), p. 120.
 22. Erofeeva M.N., Naidenko S.V., 2003. Courtship and mating behaviour of Eurasian lynx (*Lynx lynx*): does the female choice exist? In: 4th European Congress of Mammalogy, Brno, Czech Republic, Program & Abstracts & List of participants (Eds. M. Macholan, J. Bryja, Zima J.), p. 95
 23. Найденко С.В., Антонец А.Л., Алимова Л.В., Ерофеева М.Н., 2004. Онтогенез поведения евразийских рысят *Lynx lynx* и его

- гормональные корреляты в период лактации. В сб.: «Биология – наука XXI века. 8-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых». Пущино, с.188
24. Федорова Е.Н., Найденко С.В., Ерофеева М.Н., 2004. Особенности пространственного поведения и взаимодействий взрослых и молодых евразийских рысей (*Lynx lynx*) в период расселения молодняка. В сб.: «Биология – наука XXI века. 8-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых». Пущино, с.232
 25. Naidenko S.V., Antonevich A., Erofeeva M., Neubauer K., Jewgenow K., 2004. Sibling aggression in lynx: traits and consequences. *Advances in Ethology. Supplements to Ethology. Vol. 38.* (Eds. Voigt Chr. & Hofer H.), p. 68
 26. Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2005. Влияние внутривыводковой агрессии на социальные отношения у рысят. В сб.: «Биология – наука XXI века». 9-я международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. с. 252
 27. Naidenko S.V., Erofeeva M.N., Antonevich A.L., 2005. Critical periods in sibling relations in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). In: XXIX International Ethological Conference. Abstracts. Budapest, Hungary, p. 158
 28. Ерофеева М.Н., Евгенов К., Нойбауэр К., Геритц Ф., Найденко С.В., 2006. Физиологические аспекты размножения евразийской рыси. В сб.: «Биология – наука XXI века». 10-я международная Пущинская школа-конференция молодых ученых., с. 275
 29. Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Павлова Е.В., Найденко С.В., 2006. Внутривыводковая асимметрия в социальном поведении евразийской рыси. В сб.: «Биология – наука XXI века». 10-я международная Пущинская школа-конференция молодых ученых., с. 251
 30. Ерофеева М.Н., 2007. Репродуктивное поведение самок евразийской рыси при спаривании с несколькими партнерами. В сб.: «Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы Международного совещания, Москва», М., КМК: отв. ред. В.В. Рожнов, с. 147
 31. Ерофеева М.Н., Найденко С.В. 2007. Репродуктивное поведение евразийской рыси. В сб.: «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России», с. 255–256

32. Ерофеева М.Н., 2007. Репродуктивное поведение самцов евразийской рыси (*Lynx lynx*). В сб.: «IV Всероссийская конференция по поведению животных». Москва, КМК, с. 396–397
33. Naidenko S., Erofeeva M., Neubauer K., Fickel J., Goeritz F., Jewgenow K., 2007. An effect of polyandrous mating on lynx reproductive success: what are costs and the benefits? *Hystrix It. J. Mammal., Suppl.*, с. 332
34. Naidenko S., Erofeeva M., 2007. Reproductive behaviour of lynx female. *Hystrix It. J. Mammal., Suppl.*, с. 307
35. Naidenko S.V., Erofeeva M., Fickel J., Goeritz F., Jewgenow K., 2007. Reproductive strategies of Eurasian lynx (*Lynx lynx*): an effect on multi-male mating on reproductive success in captivity. In: 6th International Zoo and Wildlife research Conference on Behaviour, Physiology and genetics. Berlin, Germany, с. 155
36. Ерофеева М.Н., 2009. Поведение самок евразийской рыси (*Lynx lynx* L.) при выборе полового партнера. В сб.: «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России», с. 255-256
37. Erofeeva M.N., Naidenko S.V., 2009. Reproductive behaviour of Eurasian lynx (*Lynx lynx*) under the promiscuity mating system. XXXI International Ethological Conference, Rennes, Brittany, France, p. 348
38. Ерофеева М. Н., 2009. Факторы определяющие репродуктивный успех евразийской рыси (*Lynx lynx*) при спаривании с несколькими партнерами. В сб.: IV Международный симпозиум «Современные проблемы и методы экологической физиологии и патологии млекопитающих, введенных в зоокультуру», Петрозаводск, с. 121-125
39. Ерофеева М.Н., Антонец А.Л., Найденко С.В., 2009. Зависит ли репродуктивный успех евразийской рыси (*Lynx lynx*) от системы спаривания? В сб.: «Поведение и поведенческая экология млекопитающих». М., КМК: с. 81.