

НАЙДЕНКО СЕРГЕЙ ВАЛЕРИЕВИЧ

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

03.02.04 - Зоология

Диссертация на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва 2016

Оглавление

Введение	4.
Глава 1. Методы и объекты исследования	18.
Глава 2. Поиск и выбор брачного партнера у кошачьих	27.
2.1. Особенности пространственной организации популяций кошачьих	27.
2.2. Ольфакторная коммуникация кошачьих	35.
2.2.1. Способы оставления запаховых меток	35.
2.2.2. Сезонные изменения в проявлении маркировочной активности	42.
2.2.3. Выбор объектов для оставления запаховых меток	54.
2.2.4. Информативность запаховых меток	58.
2.3. Особенности акустической коммуникации кошачьих	60.
Глава 3. Особенности репродуктивной физиологии кошачьих	68.
3.1. Изменения уровня половых гормонов у самцов в течение годового цикла	68.
3.2. Изменения уровня половых гормонов у самок в течение годового цикла	83.
3.3. Особенности функционирования желтых тел у кошачьих	103.

Глава 4. Роль системы спариваний в регуляции репродуктивного успеха	112.
4.1. Половое поведение кошачьих	112.
4.2. Качество спермы у отдельных видов кошачьих	130.
4.3. Влияние феномена тератоспермии на репродуктивный успех	148.
4.4. Генетическое разнообразие и проявление тератоспермии	152.
Глава 5. Внутривыводковая агрессия как постнатальный механизм регуляции репродуктивного успеха	163.
5.1. Феномен внутривыводковой агрессии и факторы его определяющие	163.
5.2. Влияние внутривыводковой агрессии на развитие детенышей	193.
Заключение	207.
Выводы	209.
Список использованной литературы	211.

Введение

Семейство кошачьих представляет собой вершину эволюции хищных млекопитающих. Это наиболее высокоспециализированные хищники, питающиеся в основном мясом теплокровных животных. В настоящий момент семейство включает 39 видов, в том числе, домашнюю кошку (Nowell, Jackson, 1996; Wilting et al., 2007; Trigo et al., 2013). Кошачьи распространены практически по всему миру за исключением нескольких океанических островов и Антарктиды, в Австралию, Новую Зеландию и на ряд островов кошачьи (домашняя кошка (*Felis silvestris catus*)) были завезены человеком (Medina et al., 2011).

Абсолютное большинство видов семейства населяют тропическую и экваториальные зоны, число видов, проникающих в умеренные широты, значительно меньше. Кошачьи населяют самые разнообразные биотопы: пустыни (черноногая (*Felis nigripes*), барханная кошки (*Felis margarita*)), степи (манул (*Otocolobus manul*), сервал (*Leptailurus serval*)), тропические леса (тигр (*Panthera tigris*), ягуар (*P. onca*)), хвойные леса умеренных широт (евразийская (*Lynx lynx*) и канадская (*L. canadensis*) рыси), легко адаптируются к жизни рядом с человеком (домашняя кошка) (Гептнер, Слудский, 1972; Nowell, Jackson, 1996). Большинство видов достаточно легко приспосабливается к меняющимся условиям обитания среды, переключаясь на другие объекты добычи.

Однако в современном мире при постоянно усиливающейся антропогенной нагрузке на экосистемы и увеличении фрагментации местообитаний численность большинства видов кошачьих снижается. По данным Международного союза охраны природы (IUCN, 2012) в настоящий момент численность 29 видов (81%) диких кошачьих снижается, численность еще пяти остается стабильной, для еще двух видов нет объективных данных о динамике численности. Необходимо отметить, что тенденции изменения численности оценивались без учета того, что в современной классификации дымчатые леопарды и онциллы разделены на пары видов (соответственно *Neofelis nebulosa* и *N. diardi* (Buckley-Beason et al., 2006; Wilting et al., 2007) и *Leopardus tigrinus* и *L. guttulus* (Trigo et al., 2013)). Основная причина снижения численности различных видов кошачьих – антропогенный пресс, проявляющийся как в прямой добыче, в том числе и нелегальной (Тигры Сихотэ-Алинского заповедника, 2005; Millions, Swanson, 2006), так и в сокращении численности основных жертв, в первую очередь для крупных кошачьих (Chapron et al., 2008), фрагментации местообитаний и изоляции группировок (Henry et al., 2009), увеличении контактов с домашними животными, которые могут приводить к гибели мелких кошачьих (Кирилук, Пузанский, 2000). Кроме того, фрагментация местообитаний создает предпосылки для разделения популяций кошачьих на более мелкие группировки, что может вести к дополнительным осложнениям: уменьшению генетического разнообразия, репродуктивных способностей

животных, снижению активности иммунной системы, поражению патогенами, в том числе от одичавших домашних животных (O'Brien, 1994; Russello et al., 2004; Culver et al., 2008).

Снижение численности кошачьих в природе обуславливает не только необходимость развития грамотных подходов к их сохранению *in situ*, но и их содержание и разведение в неволе, как с целью сохранения видов, так и в качестве «резервных популяций» для последующей реинтродукции животных в природу. Вместе с тем, разведение отдельных видов кошачьих и создание их популяций в неволе достаточно проблематично. Разведение в неволе пиренейской рыси было достигнуто только в последние 10 лет (Vargas et al., 2005), создать устойчивую группировку манулов в зоопарках по-прежнему не удастся, в первую очередь из-за высокой смертности молодняка (Swanson, 1999; Kenny et al., 2002). Все это требует детального изучения биологии кошачьих, в первую очередь связанной с размножением и выращиванием потомства, видовой специфичности репродуктивной биологии представителей семейства.

Проблема максимального увеличения репродуктивного успеха – центральная в поведенческой экологии (Wilson, 1975; Clutton-Brock, 1988; Krebs, Davies, 1997). Предполагается, что «целью» каждой особи является оставление максимального числа размножающихся потомков и на повышение репродуктивного успеха направлены репродуктивные стратегии животных.

Под репродуктивными стратегиями у млекопитающих мы понимаем совокупность поведенческих и физиологических особенностей организма, направленных на размножение и последующее выращивание потомства. Размножение у млекопитающих требует существенных затрат со стороны обоих полов, включающих производство половых клеток, поиск брачных партнеров, конкуренцию за брачного партнера, беременность и выкармливание молодняка (для самок), снижение активности иммунной системы и т.д. (Moshkin et al., 2000; Zera, Harshman, 2001; Harshman, Zera, 2007; Cox et al., 2010). Все эти «нагрузки» негативно влияют на приспособленность самого размножающегося организма, причем зачастую более интенсивное участие в размножении (поиск большего числа партнеров, выращивание более крупного выводка) имеет более выраженное отрицательное воздействие на организм. Каждый индивидуум должен делать своеобразный выбор между размножением в конкретный момент времени (его эффективностью и интенсивностью) и выживаемостью и будущим размножением особи (Moshkin et al., 2000; Harshman, Zera, 2007; Cox et al., 2010). Модифицируя усилия, затрачиваемые на размножение в зависимости от различной обеспеченности ресурсами, животные, изменяя свои репродуктивные стратегии, «оптимизируют» свой репродуктивный успех. При этом необходимо отметить, что в изменяющихся условиях среды (изменение обеспеченности кормом, число доступных брачных партнеров) наиболее часто используемые стратегии будут различными (Say et al., 2002).

В целом, размножение – ключевой фактор для успеха вида, поэтому понимание его особенностей позволяет разрабатывать стратегии для сохранения и управления популяциями животных (Wildt et al., 2009; Balme et al., 2012). Представители класса млекопитающих демонстрирует широкое разнообразие в способах размножения: собственно беременность и яйцерождение, рождение зрелых и незрелых детенышей, появление в выводке одного или более десятка детенышей, К- и г-стратегии в размножении. В связи с этим изучение размножения и репродуктивных стратегий проводится очень активно для млекопитающих различных отрядов. Однако, даже внутри одного отряда (например, хищных) репродуктивные стратегии животных могут существенно различаться. Так, енотовидная собака (*Nectereutus procyonoides*) или песец (*Alopex lagopus*) могут приносить в одном выводке более 15 детенышей (Helle, Kauhala, 1995; Angerbjorn et al., 1995), тогда как большая панда (*Ailuropoda melanoleuca*) или оцелот (*Leopardus pardalis*) обычно приносят по одному детенышу (Gittleman, Oftedal, 1987; Laack et al., 2005). Самки отдельных видов могут размножаться 3 раза в году (домашняя кошка) (Scott, Lloyd-Yakob, 1959), другие размножаются раз в 2-3 года (тигр) (Голубева, Леонова, 1986). Самки некоторых видов покрываются в возрасте нескольких суток (горностай (*Mustela erminea*)) (Терновский, Терновская, 1994), самки других достигают половозрелости в 3-4 года (медведи, тигры) (Kerley et al., 2003). Детеныши одних видов оставляют самку через 2.5-3 месяца после родов (Терновский,

Терновская, 1994), другие сопровождают самку несколько лет (тигр, волк (*Canis lupus*)) (Kerley et al., 2003).

Среди большинства млекопитающих репродуктивный успех самцов во многом определяется числом самок, с которыми он спаривается, в то время как репродуктивный успех самок ограничен меньшим числом гамет (и более низким репродуктивным потенциалом) и сравнительно большим родительским вкладом (Bateman, 1948; Trivers, 1972). Все это обуславливает большую избирательность самок в выборе брачного партнера. Самки могут максимизировать свой репродуктивный успех, выбирая партнера, который способствует увеличению выживаемости и приспособленности самки и ее детенышей (Andersson, 1994), в том числе самки могут получать прямые преимущества, связанные с защитой самцом или увеличением обеспеченности пищей или иными ресурсами (Kirkpatrick, Ryan, 1991), или не прямые преимущества, такие как «хорошие гены» для потомства, которые обеспечивают детенышам лучшее выживание или преимущества в конкуренции за брачных партнеров (Darwin, 1871; Emlen, Oring, 1977; Clutton-Brock, 1989; Maynard Smith, 1991). Высокий уровень избирательности самок предполагает формирование моногамной или полигамной системы спариваний. Вместе с тем, среди млекопитающих лишь около 5% видов могут быть рассмотрены, как моногамные. Среди абсолютного большинства видов млекопитающих (в том числе всех кошачьих) преобладает промискуитетная система спариваний (Lariviere, Ferguson, 2003). Это

предполагает, что в результате такой системы спариваний не только самцы, но и самки получают существенные преимущества при спариваниях с несколькими партнерами.

Возможные преимущества самок при спариваниях с несколькими партнерами неоднократно обсуждались, в том числе и для млекопитающих. Наиболее популярной точкой зрения остается вероятность, что самки используют посткопуляторные механизмы для получения потомства от более подходящего самца, избегая оплодотворения генетически несовместимыми сперматозоидами (Haig, Bergstrom, 1995; Olsson et al., 1996a; Zeh, Zeh, 1996, 1997; Gottelli et al., 2007; Han et al., 2016). В некоторых случаях авторы не говорят о генетической совместимости партнеров, а полагают, что самки получают возможность регулирования «конкуренции спермы» и соответственно отцовства (Eberhard, 1996, 1998; Stockley, 2003). Что является причиной предпочтения того или иного самца в этом случае – не ясно. В отдельных работах показано снижение ранних ошибок эмбрионального развития у промискуитетных видов млекопитающих по сравнению с моногамными (то есть отмечено снижение эмбриональных потерь).

Учитывая, что в семействе кошачьих преобладает индуцированный тип овуляции, и преобладает в семействе кошачьих и в этом случае интенсификация спариваний может приводить к возрастанию величины и продолжительности пика лютеотропного гормона в крови (Concannon et al., 1980), мы предположили, что спаривание с несколькими самцами может

вести к существенному увеличению репродуктивного успеха самок у кошачьих, возможно, из-за увеличения интенсивности овуляции и снижения эмбриональных потерь и преодоления негативных последствий феномена тератоспермии у самцов, что в целом обуславливает адаптивность промискуитета у представителей семейства.

Особенности репродуктивных стратегий кошачьих изучались в основном на небольших выборках животных (Swanson et al., 1996; Newell-Fugate et al., 2007), а большинство экспериментальных работ проводилось на домашней кошке (Shatz, Palme, 2001; Chatdarong K., 2003; Natoli et al., 2007; Tsuitsui et al., 2012). Отдельные аспекты физиологии размножения, как характер овуляции (Schmidt et al., 1988; . Schramm et al., 1994; Morreira et al., 2001), подходы к определению беременности (Czekala et al., 1994; Brown et al., 1994; Brown, 2006), влияние стресс-гормонов на размножение (Wielebnowski et al., 2002), оценка качества спермы (Wildt et al., 1983, 1987; Pukazhenthil et al., 2006), методы искусственного осеменения и трансплантации эмбрионов (Howard, Wildt, 1990, Pope et al., 2006), - изучались на отдельных видах диких кошачьих. Поведенческие особенности размножения и выращивания молодняка исследовали в основном на домашней кошке (Deag et al., 1987; Mendoza-Ramirez, 1987; Mendl, 1988). Однако, влияние промискуитетной системы спариваний на репродуктивный успех кошачьих, функционирование желтых тел, внутривыводковые отношения в процессе выращивания потомства у кошачьих, родительское поведение кошачьих

практически не были описаны. Не были рассмотрены комплексно и репродуктивные стратегии отдельных видов на протяжении годового (или более продолжительного) цикла.

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

В задачи работы входило:

1) Провести анализ изменений коммуникативного поведения, в первую очередь маркировочного и акустического, связанных с размножением у кошачьих.

2) Оценить изменения гормонального статуса и репродуктивных характеристик животных в течение года у кошачьих различных групп.

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

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

Положения, выносимые на защиту:

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

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

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

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

В настоящей работе впервые описаны межвидовые различия в частоте маркировочной активности кошачьих и ее сезонные изменения у ряда видов,

показана взаимосвязь акустической активности животных с гормональным статусом особей, влияние спариваний с несколькими самцами на репродуктивный успех самок, оценены особенности функционирования желтых тел у отдельных видов кошачьих, прослежено материнское поведение и особенности внутривыводковых взаимоотношений в выводках кошачьих.

Полученные результаты могут быть использованы в разработке подходов к менеджменту популяций редких видов кошачьих, как в природе, так и в условиях неволи. Результаты исследований были использованы при чтении курса «Экологическая физиология» на кафедре зоологии позвоночных Московского государственного университета, а также в рамках летних полевых практик пяти Вузов на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ РАН. Кроме того, результаты проекта использовались в проектах по реинтродукции диких кошачьих в России (переднеазиатский леопард) и Испании (пиренейская рысь), а также в проектах по мониторингу и сохранению популяций амурского тигра и дальневосточного леопарда, осуществляемых разными организациями (ИПЭЭ РАН, Wildlife Conservation Society, Национальный парк «Земля леопарда») на Дальнем Востоке России.

Использованные в работе методы и подходы изложены в отдельной главе. В работе использованы различные подходы, включающие этологические, иммунохимические, иммунологические, физиологические методы и молекулярно-генетические методы исследований.

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

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

Институте исследований млекопитающих в Бяловеже (Польша, 2005; 2016), Национальном парке Доньяна и Музее естественной истории в Мадриде (оба – Испания, 2005), Университете Альберты в Ванкувере (Канада, 2006), Университете Осло (Норвегия, 2007), Томском государственном Университете (Россия, 2008), Институте систематики и экологии животных и Институте Цитологии и генетики (оба – Новосибирск, 2009 и 2011), Институте дикой природы в Дерадуне и Правительственном тигровом агенстве в Дели (оба – Индия, 2011), Даурском заповеднике (Нижний Цасучей, Россия, 2013).

Глава 1. Методы и объекты исследований.

Объекты исследований. Основные исследования проводили на евразийской рыси и домашней кошке. В целом в работе было задействовано более 417 особей 11 видов кошачьих. Обобщенные данные представлены в таблице 1.

Таблица 1. Общее число животных, задействованных в экспериментах.

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

* - п указан минимальным, так как при индивидуальной идентификации животных в природе все неидентифицированные образцы принимались как принадлежащие одному животному.

Таким образом, исследования проводились на представителях 6 различных родов семейства кошачьих (8 из 9 видов кошачьих, обитающих на территории России) (Гептнер, Слудский, 1972). Необходимо отметить, что не все части работы выполнялись на всех указанных видах животных. Так, например, работа по канадской рыси была ограничена неинвазивным мониторингом гормонов. В соответствующих главах при изложении результатов экспериментов указаны объемы выборки и исследуемые виды животных.

Место исследований

Основные исследования в неволе проводились на научно-экспериментальной базе «Черноголовка», где вели работы с евразийской и красной рысями, европейским и дальневосточным лесными котами, домашней кошкой. Условия содержания животных варьировали с 1988 по 2014 гг, и были детально описаны в различных публикациях (Соколов и др., 1994; Naidenko, Serbenyuk, 1995; Павлова, Найдено, 2008; Алексеева и др., 2014). Кроме того, в неволе проводились исследования в зоопарках г. Москвы, Волоколамска, Санкт-Петербурга и Новосибирска, Сочинском

Национальном парке, Центре разведения пиренейской рыси (El Acebuche, Испания) (Antonevich et al., 2009; Иванов, 2013). Лабораторные исследования наряду с лабораторией ИПЭЭ РАН проводились в Институте исследований в дикой природе и зоопарках (Берлин, Германия), в первую очередь валидационные эксперименты для неинвазивного мониторинга гормонов, связанные с использованием иммунохроматографии и оценки радиоактивности экскретов, и определение отцовства в выводках рыси (Jewgenow et al., 2006; Naidenko et al., 2007), а также Университете Осло (генетическое разнообразие евразийской рыси) (Rueness et al., 2014).

Исследования в природе проводили в Центрально-Лесном государственном природном заповеднике, Тверская обл., Россия (евразийская рысь) (Соколов и др., 1995). Исследования тигра и леопарда проводили в государственном природном заповеднике Уссурийский и Национальном парке «Земля леопарда» и их окрестностях, а также еще 4 точках в Приморском и Хабаровском краях (Рожнов и др., 2009, 2011; Найденко и др., 2011). Исследования манула проводили в Даурском заповеднике, Забайкальский край (Naidenko et al., 2014).

Методы исследований

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

Этологические методы применяли в основном при проведении наблюдений за животными на НЭБ «Черноголовка». Использовали методы визуального наблюдения из специальных укрытий (Соколов и др., 1995), видеорегистрации поведения и последующего анализа данных (Чагаева, Найденко, 2012; Glukhova, Naidenko, 2014), в том числе с помощью специализированных программ (Алексеева и др., 2014). Эксперименты с парным предъявлением запахов проводили по ранее описанным методикам (Соколов и др., 1996). Регистрацию поведения животных в природе осуществляли с использованием спутниковых ошейников (Рожнов и др., 2011) или фотоловушек (Эрнандес-Бланко и др., 2013).

Иммунохимические методы применяли при анализе гормонального статуса животных как в условиях неволи (Jewgenow et al., 2006; Павлова, Найденко, 2008; Dehnhard et al., 2010, 2014), так и в природе (Найденко и др., 2011). Измерения гормонов в плазме крови проводили напрямую, используя коммерческие наборы для измерения тестостерона, прогестерона, эстрадиола, кортизола и андростендиона (Найденко, 2005; Найденко, Ерофеева, 2005). Неинвазивно уровень стероидных гормонов определяли в экскрементах животных, используя метод экстракции 90% метанолом (Jewgenow et al., 2006; Павлова, Найденко, 2008). Экстракцию в неволе проводили из образцов

не более чем суточной давности, в природе использовали образцы различного срока давности в зависимости от температуры окружающего воздуха (Найденко, Рожнов, 2009; Найденко и др., 2011). Валидацию антител проводили с использованием методов иммунохроматографии (Jewgenow et al., 2006), введения радиомеченного гормона (Dehnhard et al., 2009, 2010, 2014), для глюкокортикоидов – введение АКТГ и при транспортировке животных (Найденко и др., 2011; Иванов и др., 2014).

Иммунологические методы применяли при оценке активности иммунной системы (иммунного ответа) при введении нереплицирующегося/реплицирующегося антигена (Loschagina, Naidenko, 2013). Кроме того, их использовали при оценки встречаемости различных патогенов кошачьих в природных популяциях (Найденко и др., 2012; Гончарук и др., 2012; Naidenko et al., 2014).

Физиологические методы исследований использовали в основном при оценке параметров активности репродуктивной системы у самцов и самок кошачьих. Для оценки активности половой системы самцов применяли измерения семенников при иммобилизации животных, метод электроэякуляции и оценки качества эякулята при помощи метода микроскопирования (Wildt et al., 1983; Pukazhenthii et al., 2006; Erofeeva et al., 2014). Для получения образцов спермы самцов обездвигивали по стандартной методике (Goritz et al., 2006). После иммобилизации животного проводили электроэякуляцию с применением ректальных электродов,

используя серийный прибор (электроэякулятор) фирмы “P-T ELECTRONICS” (США). Диаметр и длина зонда менялись в зависимости от вида животного. Стимуляцию проводили периодами с перерывами и с постепенным повышением напряжения. После введения зонда в прямую кишку подавали напряжение сериями (до 2 В – 10 раз, до 3 В – 10 раз, до 4 В – 10 раз) до получения эякулята. Процедуру прекращали сразу после получения эякулята. Сразу после получения спермы эякулят оценивали по следующим параметрам: объем, подвижность сперматозоидов, количество сперматозоидов в 1 мл эякулята (в камере Горяева), согласно описанной ранее методике (Сагалов, 2002). Для исследования морфологии сперматозоидов, чистый или разведенный в физиологическом растворе эякулят наносили на предметное стекло и распределяли каплю по поверхности при помощи второго стекла. На изготовленном мазке оценивали процентное соотношение в эякуляте морфологически нормальных и измененных сперматозоидов. Выделяли наиболее частые морфологические изменения сперматозоидов (размеры головки (микроцефалия и макроцефалия) или ее отсутствие, состояние шейки, состояние хвоста), подробно описанные и для других видов млекопитающих (Сагалов, 2002; Brown et al., 1989; Pukazhenthii et al., 2006; Erofeeva et al., 2014).

Для оценки активности половой системы самок использовали ультразвуковые исследования яичников, проводя их сначала трансректально, а впоследствии и трансабдоминально (Goritz et al., 2009). Животных

иммобилизировали внутримышечной инъекцией (с помощью духовой трубки) (Goritz et al., 2009). После осмотра животных и сбора образцов (кровь и экскременты) анестезию останавливали 0.2 мг/кг гидрохлорида атипамезола (Antisedan; Pfizer, Karlsruhe, Germany). Генитальный тракт самки исследовали на всем протяжении с использованием трансректального или трансабдоминального ультразвукового обследования (Goeritz et al. 1997; Hildebrandt et al. 2000). Использовали различные типы сканеров (CS 9100 Oculus, Picker International GmbH, Espelkamp, Germany, снабженный 7.5-МГц линейным датчиком (EUP-F 334) и LogiqBook (General Electric, USA), снабженный линейным и конвексными датчиками 8 МГц). Размеры яичников были измерены и их объем рассчитан, как для обычной сферы (Goeritz et al., 2009). Желтые тела были подсчитаны и измерены в каждом из яичников, был рассчитан средний объем лютеальной ткани для каждого животного ($V = \pi \cdot 4/3 \cdot R^3 \cdot n$, где n – число желтых тел, а R – средний радиус желтых тел).

При проведении каждого ультразвукового обследования у евразийских рысей были собраны образцы крови из вены, а у пиренейской рыси образцы крови были собраны с использованием кровесосущих жуков (*Dipetalogaster maxima*) как было описано и валидировано ранее (Voigt et al. 2004; Braun et al. 2009). Концентрацию прогестерона и эстрадиола измеряли с использованием метода иммуноферментного анализа (Meyer et al., 1997; Goritz et al., 2006; Dehnhard et al., 2010), в том числе с использованием наборов к эстрогенам,

произведенных в IZW (Берлин, Германия) и предварительно валидированных для рыси (Dehnhard et al., 2008; Jewgenow et al., 2009).

Кроме того, проводили ряд экспериментов по оценке активности репродуктивной системы кошачьих, связанных в частности с искусственной стимуляцией овуляции или введением аналогов простагландинов для оценки снижения активности желтых тел (Painer et al., 2014). В ходе экспериментов регулярно проводили взвешивания животных для оценки возрастной и сезонной динамики массы тела у различных кошачьих (Naidenko, 2006).

Молекулярно-генетические методы исследований использовались в работе в трех направлениях. Было оценено отцовство при спаривании самок рысей с двумя самцами для описания репродуктивного успеха самцов (Naidenko et al., 2007). Их также использовали для оценки генетического разнообразия рысей по музейным экземплярам на территории России и сопредельных стран (Rueness et al., 2014). Поскольку доступность образцов от одиночного и высоко мобильного хищника крайне ограничена, в работе были использованы около 150 музейных образцов, собранных в 1844-2002 гг. Точки происхождения образцов покрывали всю территорию России от Карелии до Камчатки с прилегающими территориями, как Закавказье, Казахстан, Китай и Монголию. Анализировали митохондриальную ДНК (*cytb* и D-петля) и микросателлитные генотипы (11 локусов). Путем сравнительного филогенетического анализа с последовательностями нуклеотидов у канадских рысей (Rueness *et al.* 2003b) сравнили паттерны

генетического структурирования у двух близкородственных видов. Третьим направлением использования молекулярно-генетических методов была неинвазивная идентификация образцов экскрементов амурского тигра и дальневосточного леопарда из дикой природы, предназначенных для гормонального анализа (Рожнов и др., 2009; 2013).

Глава 2. Поиск и выбор брачного партнера у кошачьих

2.1. Особенности пространственной организации популяций кошачьих

Пространственная организация группировок большинства видов кошачьих в природе достаточно сходна. Основными группами, существующими продолжительное время, у большинства кошачьих являются самки с выводками до расселения молодых животных. Исключение составляют три вида кошачьих. Львы (*Panthera leo*) живут прайдами, которые возглавляют от 1 до 9 самцов (Grinell et al., 1995), как правило, родственники. В среднем самцы во главе прайда меняются через 2-3 года (Grinell et al., 1995). Молодые самцы гепардов (*Acinonyx jubatus*) также могут образовывать относительно устойчивые группы (Eaton, 1970). Крупные группировки иногда образуют домашние кошки, приуроченные к местам концентрации пищевых ресурсов (Panaman, 1981). Все остальные виды кошачьих ведут одиночный образ жизни. Это характерно как для крупных представителей семейства (тигр (Юдаков, Николаев, 1987), леопард (Bailey, 1993), пума (*Puma concolor*) (Hornocker, 1969)), так и для более мелких кошек (бенгальская кошка (*Prionailurus bengalensis*) (Grassman et al., 2005), черноногая кошка (Sliwa, 2004), красная (Fuller et al., 1985) и канадская рыси (Poole, 1994)).

Наиболее изучена пространственная организация в природе крупных и средних представителей семейства: тигра, леопарда, пумы, четырех видов

рысей. Большинство исследователей рассматривает в первую очередь взаимное расположение индивидуальных участков обитания отдельных особей, не пытаясь анализировать характер взаимодействий животных в популяции (Fuller et al., 1985; Breitenmoser et al., 1993; Lovallo, Anderson, 1996; Jedrzejewski et al., 1996). Участки обитания самцов, как правило, больше таковых у самок (Желтухин, 1984; Fuller et al., 1985; Breitenmoser et al., 1993; Lovallo, Anderson, 1996; Jedrzejewski et al., 1996). Обычно участок обитания самца покрывает 1-3 участка самок (Пикунов, Коркишко, 1992; Лукаревский, 1995; Hornocker, 1969; Bailey, 1974; Carbyn, Patriquin, 1983; Litvaitis et al., 1986; Sliwa, 2004).

Степень перекрывания участков обитания особей одного и того же пола варьирует географически (Давыдов 1983; Брагин, 1986; Mech, 1980; Anderson, 1988; Breitenmoser et al., 1993; Jedrzejewski et al., 1996). Участки обитания самцов кошачьих могут перекрываться на 39-42% (красная и канадская рыси) (Anderson, 1988; Poole, 1995; Lovallo, Anderson, 1996). Вместе с тем, у самцов пумы, тигра и леопарда участки обитания не перекрывались вовсе (Юдаков, Николаев, 1987; Пикунов, Коркишко, 1992; Лукаревский, 1995; Hornocker, 1969; однако, см. Брагин, 1986). У самок кошачьих степень перекрывания участков обитания варьирует от 0-10 (красная рысь) до 78% (канадская рысь, пума) (Юдаков, Николаев, 1982; Пикунов, Коркишко, 1992; Лукаревский, 1995; Hornocker, 1969; Seidensticker et al., 1973; Anderson, 1988; Poole, 1995; Lovallo, Anderson, 1996).

Особь, занимающие соседние территории, используют участки обитания, как правило, независимо друг от друга (Poole 1995). Контакты с сородичами своего пола редки и непродолжительны, встречи половозрелых самцов и самок регистрировали у пум один раз каждые 8-20 дней (Seidensticker et al., 1973). У самок канадской рыси отмечено несколько большее число контактов с соседними половозрелыми самками, чем теоретически ожидалось на основании «случайного» характера использования ими пространства (Poole, 1995). У канадских же и евразийских рысей описаны встречи животных вне периода гона, совместные охоты взрослых особей и использование добычи (Гептнер, Слудский, 1972; Poole, 1995). У отдельных видов кошачьих, ведущих одиночный образ жизни, отмечали формирование групп разного состава (2 половозрелых самки и 2 половозрелых самца – при неблагоприятных погодных условиях у рыжих рысей (Bailey, 1974), объединение семей и их совместное питание у леопардов (Пикунов, Коркишко, 1992)).

Участки обитания индивидуумы используют неравномерно. Большинство кошачьих используют достаточно постоянные пути перемещений внутри участка обитания, обусловленные распределением жертв (Коркишко, 1983; Лукаревский, 1995), особенностями ландшафта (Матюшкин, 1977) и антропогенной деятельностью (Матюшкин, 1977; Юдаков, Николаев, 1987; Пикунов, Коркишко, 1992; Лукаревский, 1995; Желтухин, 2003). Затруднения кошачьих умеренной зоны при перемещениях

по глубокому снегу (Гептнер, Слудский, 1972) объясняют активное использование ими автодорог, просек и следов снегоходов в зимний период, а также следов других животных. Эта «структурированность» перемещений животных в значительной степени повышает вероятность непосредственного контакта различных особей и обмена информацией при помощи запаховых меток (Соколов и др., 1995).

Кошачьим, самки которых приходят в эструс лишь один раз в году, необходимо своевременно найти брачного партнера, иначе возможность размножения будет отложена на значительный период времени. Это находит отражение в изменении к гону активности животных и характера использования участка обитания. Половозрелые евразийские рыси в неволе в течение суток активны в среднем 9,6 часа (40%) (Филатов, Найдено, 2013), в природе эти показатели лишь немногим ниже – 8,9 ч (37%) (Podolski et al., 2013). Наиболее активны евразийские рыси были в сумерках и ночью, минимальной активность была в полдень. В марте, в период гона, звери на НЭБ «Черноголовка» были в целом несколько активнее, чем в другие сезоны (10,3 часа (43%)). В период гона в вольерах среди уже размножавшихся в прошлые годы зверей более активными были самцы (в течение - 47 % времени, самки – 41 %). Доля локомоторной активности в общем времени бодрствования зверей в период гона была достоверно выше среднегодовой (Филатов, Найдено, 2013). Возрастание активности самок в период гона, активный поиск ими самца, описаны в природе для переднеазиатского

леопарда (Лукаревский, 1995). У рысей же, напротив, в природе самцы обычно значительно больше чем самки перемещаются во время гона, часто покидая пределы обычных участков обитания (Breitenmoser et al., 1993). В Беловежской Пуще участки обитания самцов рысей в период гона увеличивались на 40-90% (Schmidt et al., 1997).

Таким образом, в период гона (в марте) рыси бодрствовали несколько дольше, чем в остальные месяцы. Во время гона зафиксировано также увеличение доли локомоторной активности, хотя это увеличение не было таким значительным, как описано в Новосибирском зоопарке. Там суточная активность рысей в период гона увеличивалась в 1,7-3,6 раза и составляла от 17 до 43 км в сутки (Шило, Леонова, 1986). Увеличение активности самцов рысей в природе во время гона описано в Швейцарских Альпах (Breitenmoser et al., 1993). Оставление своих участков обитания в период гона, широкие перемещения и посещение участков самок описано и у самцов переднеазиатских леопардов (Лукаревский, 1993), домашних кошек (Leyhausen, 1973) и пум (Seidensticker et al., 1973). У красных рысей, напротив, к гону фиксировали увеличение участков обитания у самок (Lovallo, Anderson, 1996).

Домашние кошки, живущие на свободе в Золлинге (Германия), были активны в среднем 44,5 % времени ($SD=3,3\%$; $n=4$) (Найденко, Хупе, 2002). Наименьшей активностью животных была в дневные часы с 10 до 16 часов. В течение года исследований суточная активность животных в значительной

степени варьировала. В среднем, она была максимальной в марте-апреле (58,2%), то есть в период гона, и минимальна в ноябре-декабре (36,7%) (Рис. 1).

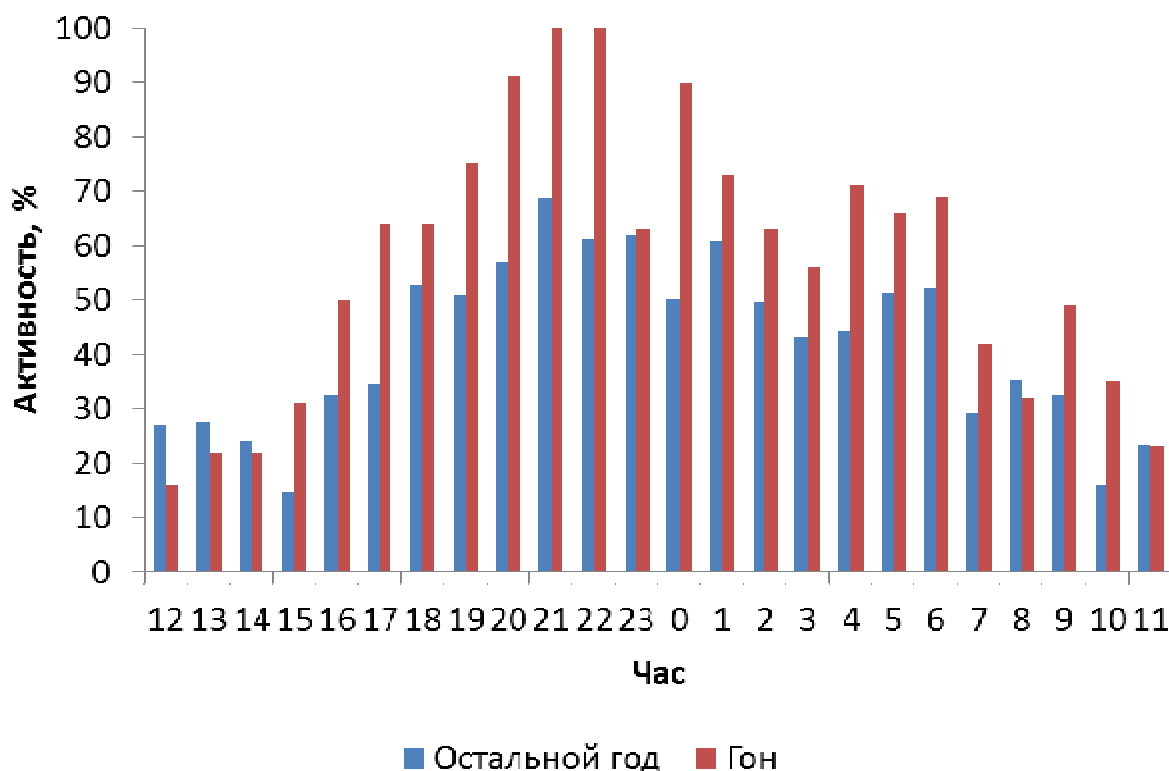


Рис. 1. Активность самцов домашней кошки в разные сезоны года.

Активны домашние кошки были в основном в сумерках на закате и восходе. Поэтому в период короткого светового дня у них четко выделялись два пика активности, тогда как во время длинного светового дня пик активности был один, приуроченный к интервалу от 22 до 1 часа ночи (Найденко, Хупе, 2002). В ночной период звери использовали значительно большее пространство, чем в дневной (примерно в 3,6 раза: критерий Вилкоксона для сопряженных пар $T=22$, $n=32$, $p<0,001$).

Размер участка обитания животных, определенный по результатам локаций в течение месяца показал, что он в течение года варьировал у одних

и тех же особей в 4 и более раз (у одного зверя – в 472 раза). Естественно, эти изменения могли быть постепенными, однако, нам, используя метод Гаршеллиса-Пелтона (Garshelis, Pelton, 1981), удалось выявить только резкие изменения в использовании пространства. Перекрывания площадей, последовательно используемых животными, рассчитанные для 88 случаев в 28 (31%) составили менее 50% от одного или двух месячных «участков обитания» животных. Таким образом, значительные изменения были найдены в среднем один раз в полтора месяца для каждого из самцов домашней кошки.

Такие резкие изменения в использовании пространства котами были наиболее частыми в январе-марте (в 63% проанализированных случаев, $n=19$) и очень редкими в октябре-декабре (17%, $n=18$). Таким образом, использование котами пространства было наиболее лабильным в период гона (первое спаривание отмечено 01.02.1998) и непосредственно перед ним. Высокая лабильность использования участков обитания одичавшими котами в феврале-марте, по-видимому, была связана с интенсификацией перемещений животных в период поиска брачных партнеров. Участки обитания самцов покрывали 2-3 ближайших деревни, где самцы пытались спариваться с самками в состоянии эструса. Таким образом, интенсивные перемещения в этот период были связаны с попытками спариться с максимальным числом самок и, соответственно, увеличить свой репродуктивный успех (Macdonald, 1983).

Мы не отмечали увеличения активности животных в дневные часы в период гона ни для рысей, ни для домашних кошек, хотя это явление описано в ряде исследований (Гептнер, Слудский, 1972; Руковский, 1977; Желтухин, 1987). Смещение ритма активности было связано скорее с температурными условиями в зимний период (Stehlik, 1980; Найдено, Хупе, 2002). У леопарда зимой также регистрировали в природе два пика активности - сразу после восхода и после захода солнца (Пикунов, Коркишко, 1992).

В природе суточная активность животных может существенно отличаться от таковой в неволе. Это связано с воздействием на природную популяцию ряда дополнительных факторов, влияющих и на ритмы активности зверей: обеспеченность кормовыми ресурсами (Желтухин, 1987; Арипджанов, 1990; Reinhardt, Halle, 1999), суточная активность жертвы (Туманов, 1976; Lode, 1995), в зимний период - плотность снежного покрова (Дидорчук, Приклонский, 1990). Таким образом, при общем креpusкулярном типе суточной активности у большинства кошачьих, ряд факторов (возраст животных, репродуктивный статус, обеспеченность кормом) оказывает существенное влияние на ее динамику. Вместе с тем, для моноэстральных и олигоэстральных видов, размножение которых приурочено к достаточно короткому периоду года, отмечено некоторое увеличение общей активности и интенсивности перемещений в период гона. Наряду с интенсификацией химической и акустической коммуникации животных изменение активности

индивидуума необходимо для поиска и, возможно, выбора брачного партнера.

2.2. Ольфакторная коммуникация кошачьих

2.2.1. Способы оставления запаховых меток

Для всех видов кошачьих характерными формами маркировочного поведения считаются уринация, дефекация, оставление поскребов, потирания об объекты, а также оставление комбинированных меток – поскребов грунта с запаховыми метками (мочой или экскрементами) (Соколов и др., 1995).

Уринация. Поза животных при уринации может существенно отличаться, что дает возможность некоторым авторам предположить существование двух типов мочи у кошек (Natoli, 1985). Предполагалось, что роль экскреторной мочи – лишь выведение продуктов метаболизма из организма, и она не играет никакой роли в коммуникации животных (Natoli, 1985), однако, впоследствии это предположение было опровергнуто (Naidenko, Serbenyuk, 1995; Соколов и др., 1996). Половых различий в морфологии поз уринаций у крупных кошачьих отмечено не было (Желтухин, 1986; Соколов и др., 1995; Naidenko, Serbenyuk, 1995).

Дефекация. У большинства видов крупных кошек: представителей рода *Panthera* (тигра (Матюшкин, 1977), леопарда (Лукаревский, 1993)), пумы

(Allen et al., 2014), снежного барса (Ahlborn, Jackson, 1988), гепарда (Grittinger, Penesky, 1984) и рыси (Желтухин, 1982), экскременты достаточно часто могут быть оставлены в поскребках. У отдельных видов (у кошки Жоффруа) описано существование постоянных мест дефекации (уборных), используемых животными неоднократно (Soler et al., 2009).

Поскребы. Поскребы грунта или стволов деревьев передними лапами широко распространены среди различных видов кошачьих (Соколов и др., 1995; Bothma, le Riche, 1995). Характерные поскребы задними лапами типичны для ряда крупных кошачьих, и, по-видимому, служат своеобразными визуальными метками, облегчающими обнаружение запаховых меток сородичами (Allen et al., 2014).

Потирания мордой о вертикальные и лежащие на земле объекты отмечено практически у всех кошачьих, хотя детально рассматривалось лишь для домашней кошки (Verberne, Boer, 1976; Verberne, Leyhausen, 1976). Сигнальное значение такой формы поведения остается до конца не ясным.

В целом, маркировочное поведение кошачьих достаточно консервативно. Четыре основных формы маркировочного поведения встречаются практически у всех видов (Bailey, 1993; Sunquist, Sunquist, 2002). Две основные позы оставления мочи встречаются у большинства кошачьих (тигр (Whittle, 1981; Матюшкин, 1977; Юдаков, Николаев, 1987), гепард (Grittinger, Penesky, 1984), домашняя кошка (Verberne, Boer, 1976; Boer, 1977; Panaman, 1981; Natoli, 1985), евразийская рысь (Соколов и др., 1995),

дальневосточный лесной кот (Павлова, Найдено, 2012), красная рысь (Володина и др., 2005)). Отсутствие описания оставления мочи на вертикальные объекты (пума (Seidensticker et al., 1973)), по-видимому, носит исключительный характер.

Оставление поскребов задними лапами отдельными авторами рассматривалось как таксономический признак подсемейства *Pantherinae* (Stehlik, 1983), однако, оно описано также у снежного барса (Ahlborn, Jackson, 1988), гепарда (Grittinger, Penesky, 1984), евразийской рыси (наши данные) и ряда видов более мелких кошек: сервала, кошки Жоффруа, пумы, красной рыси (Seidensticker et al., 1973; Bailey, 1974; Verberne, Leyhausen, 1976; Allen et al., 2014). В целом, для разных видов кошачьих количество форм маркировочного поведения у самцов и самок одинаково, половые различия отмечаются только в частоте проявления этих форм поведения (Соколов и др., 1995; Naidenko, Serbenyuk, 1995).

Частота проявления различных форм маркировочного поведения различалась у особей разных видов. Так, взрослые евразийские рыси наиболее часто на различных объектах оставляли мочу (76-86% меток в зависимости от сезона года) (Соколов и др., 1995). Частота оставления мочи у рысей была в 25 раз больше частоты дефекаций в неволе, в 12.7 раза - в природе (Дарман, Игнатенко, 1990; Naidenko, Serbenyuk, 1995). Преобладание количества уринаций над дефекациями в маркировочном

поведении описано и для ряда других видов кошачьих (Юдаков, Николаев, 1987; Panaman, 1981).

Доля уринаций в маркировочном поведении самок дальневосточного лесного кота составляла в течение года около 33% от общего числа маркировочных актов (Рис. 2). Примерно такой же была доля поскребов, а доля остальных форм маркировочного поведения была значительно ниже (в 1,5-2,5 раза). У самцов дальневосточного лесного кота доля уринаций была несколько больше чем у самок и составила 44% (почти в 5 раз выше частоты дефекаций) (Рис. 3). В целом, структура маркировочного поведения самцов и самок дальневосточного лесного кота значительно отличалась ($\chi^2=56,74$, $df=3$; $p<0,001$), причем у самцов значительно большими были доли уринаций и потираний, а у самок – поскребов и дефекаций.

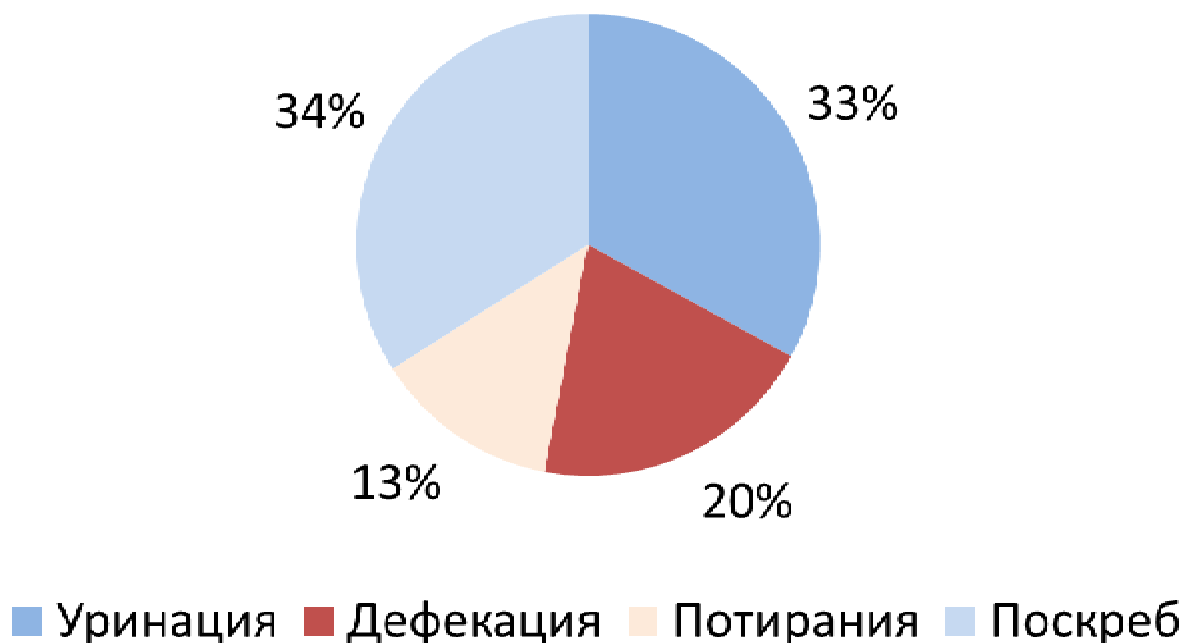


Рис. 2. Доля различных форм маркировочного поведения у самок дальневосточного лесного кота в течение года (n=86).

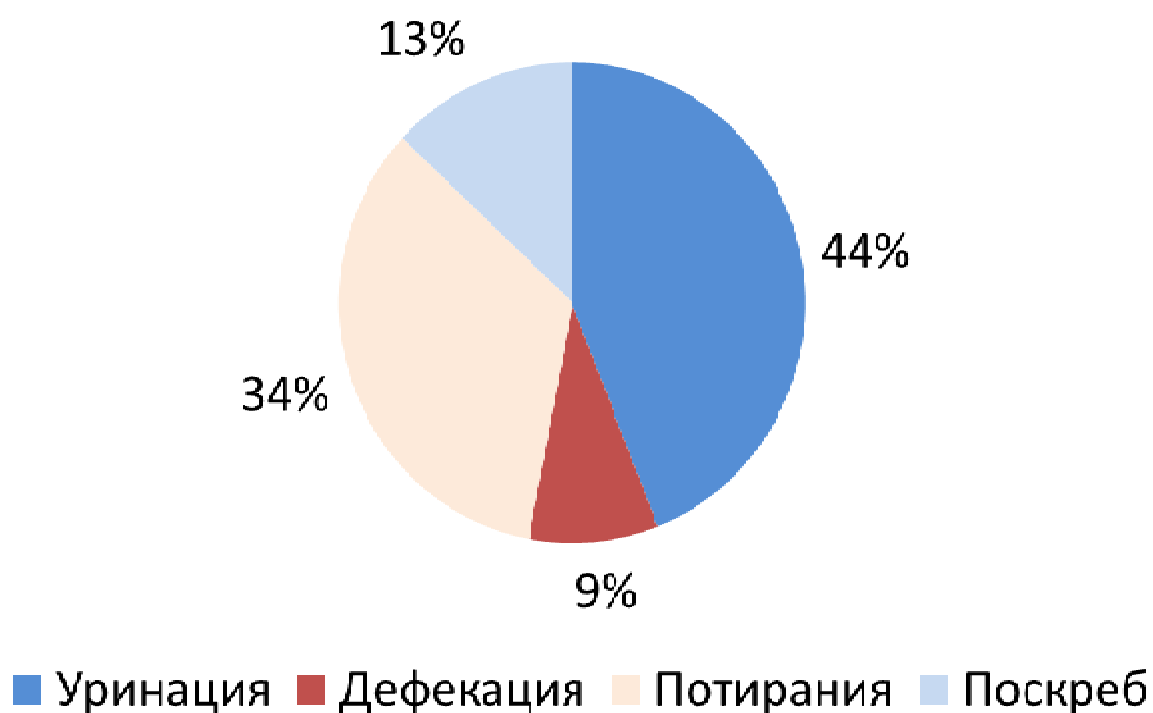


Рис. 3. Доля различных форм маркировочного поведения у самцов дальневосточного лесного кота в течение года (n=408).

У самцов красной рыси доля уринаций составляла 50% от общей частоты маркировочного поведения (уринации звери использовали в 8.3 раза чаще дефекаций (Рис. 4)). Причем это относилось к частоте проявления маркировочного поведения у самцов, не имеющих репродуктивного опыта. В целом, у самцов красной рыси структура маркировочного поведения была примерно сходной с таковой у евразийских рысей (Рис. 5).

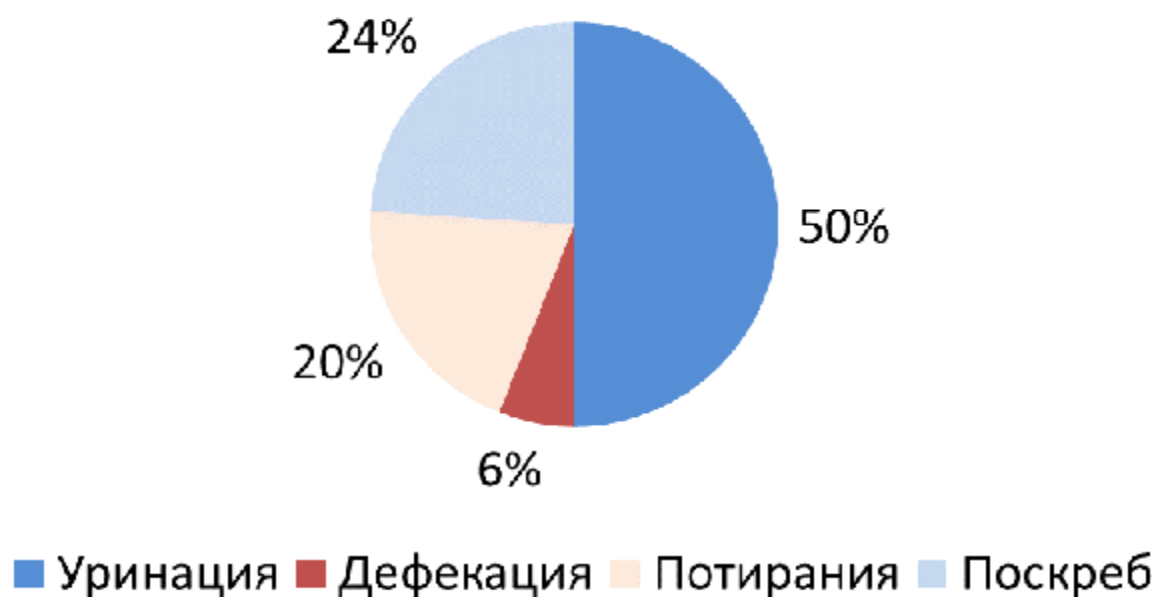


Рис. 4. Доля различных форм маркировочного поведения у самцов красной рыси (n=238).

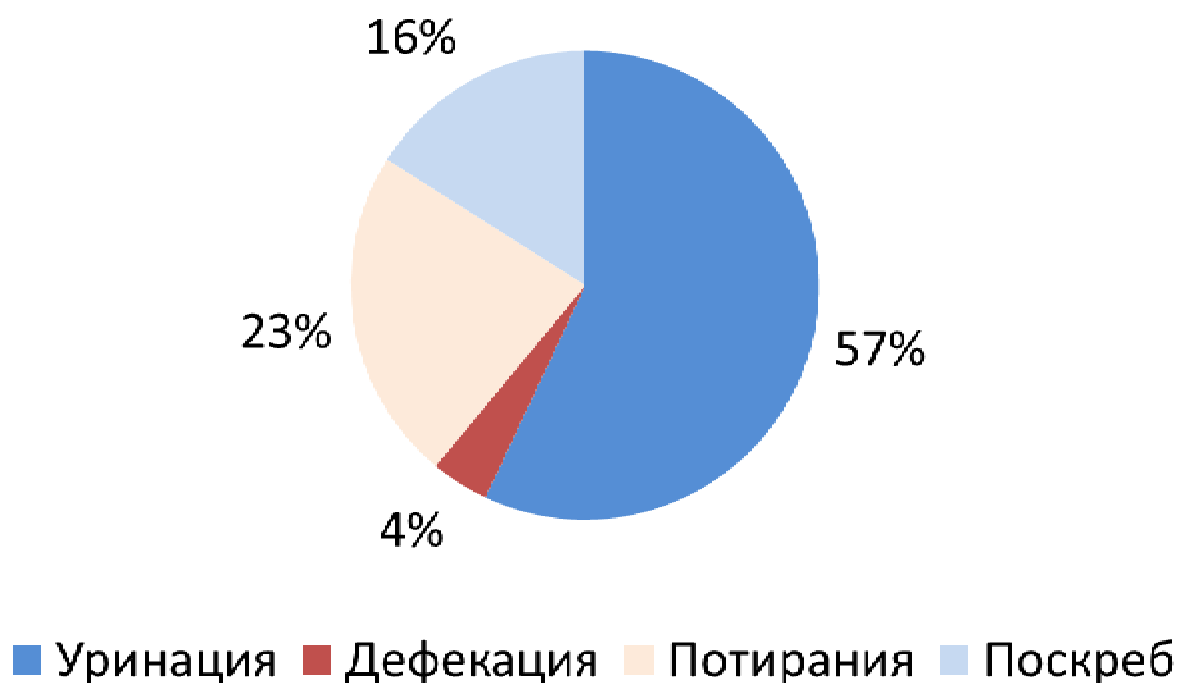


Рис. 5. Доля различных форм маркировочного поведения у самцов евразийской рыси (n=525).

Специального анализа по соотношению различных форм маркировочного поведения кошачьих не проводилось. В работе Дж Меллен (Mellen, 1989) наблюдения за самцами девяти видов кошачьих в неволе показали, что доля уринаций в маркировочном поведении у них составляла от 34 (барханная кошка, *Felis margarita*) до 96% (канадская рысь, *Lynx canadensis*). Лишь у двух из девяти проанализированных видов доля уринаций составила менее 50% (второй - кот-рыболов *Prionailurus viverrinus*), тогда как у остальных она составляла не менее 67% (необходимо отметить, что автор не рассматривала дефекации как форму маркировочного поведения (Mellen, 1989; 1993)). Для самцов домашней кошки также характерно преобладание маркировки мочой над другими типами маркировочного поведения (Feldman, 1994), это же отмечено в природе и для черноногой кошки (Molteno et al., 1998). У амурского тигра по результатам тропления животных по снегу доля уринаций в маркировочном поведении составляла 89% и более (Smith et al., 1989; Protas et al., 2010). У африканского льва доля актов мечения мочой в маркировочном поведении составила почти 78,3% (Lehmann, 2007). Показанная важнейшая роль поскребов в маркировочном поведении снежного барса в природе (Ahlborn, Jackson, 1988), вероятно, переоценена из-за особенностей сбора материала, что отчасти подтверждено последующими исследованиями (Jackson, 1996).

Таким образом, у различных видов кошачьих уринации являются основным типом маркировочного поведения. Наряду с остальными формами

маркировочного поведения они обеспечивают обмен информацией конспецификов в природных популяциях, однако, сравнительный анализ передаваемой информации посредством различных экскретов для кошачьих не проводился.

Большинство кошачьих оставляет мочу, разбрызгивая ее на вертикальные объекты. Предположения о двух типах мочи («маркировочной» и «экскреторной») (Natoli, 1985) по-видимому, не соответствуют действительности (Соколов и др., 1996; Найденко, 1997). По крайней мере, так называемая «экскреторная моча» также содержит информацию о поле, возрасте и индивидуальности конспецификов (Соколов и др., 1996). Вместе с тем, моча, используемая животными для маркировки объектов, содержит значительное количество липидов (Burger et al., 2008), которые, вероятно, увеличивают сроки сохранности меток и собственно запаховых сигналов.

2.2.2. Сезонные изменения в проявлении маркировочной активности

Изменения частоты маркировочного поведения у кошачьих, связанные с размножением животных, практически не изучены. Даже принимая во внимание, что одно из основных предназначений запаховых меток - это передача информации о состоянии половых партнеров, а также обеспечение их встречи в брачный период, практически никем не анализировались

изменения маркировочной активности, связанные с размножением кошачьих. Возможно, это объясняется тем, что в тропических регионах, где обитает основное число видов кошачьих, проведение в природе подобных исследований практически невозможно, и опираться приходится на результаты исследований в зоопарках и питомниках. Работы проводились на единичных особях (Mellen, 1989, 1993), к тому же характер представления материалов автором вызывает ряд вопросов, однако для самцов и самок хауса (*Felis chaus*), барханной кошки, ржаво-пятнистой кошки (*Prionailurus rubiginosa*), азиатской золотистой кошки (*Catopuma temminckii*), каракала (*Felis caracal*) изменений в маркировочном поведении, связанных с эструсом самок не выявлено. Значительное увеличение частоты маркировочного поведения отмечено только у сервала и кошки Жоффруа (*Leopardus geoffroyi*). Однако необходимо отметить, что оценка изменения частоты поведения по месячной шкале (Mellen, 1993) представляется достаточно грубой для видов с несезонным размножением (полиэстральных видов). Частота маркировочного поведения у самок в этот период может увеличиваться только на период эструса, который составляет от 4 до 6 суток у разных видов (Mellen, 1989, 1993). В целом же, частота потираний о различные объекты была выше в размножающихся парах (кроме манула, у которого не выявлена эта форма поведения) по сравнению с одиночно содержащимися животными. При более детальном анализе у барханной кошки показано увеличение частоты маркировки объектов мочой у самцов и

самок в неделю, когда отмечали спаривания, у самок увеличивалась и частота потираний (Mellen, 1989). Увеличение маркировочной активности в этот период (предэструса-эструса) отмечено также и у азиатской золотистой кошки, оцелота, леопарда (Eaton, 1977; Mellen, 1989; Bothma, Coertza, 2004; Khorozyan, Malkhasyan, 2005). Таким образом, у тропических видов увеличение маркировочной активности в неволе отмечается только в достаточно короткий период эструса у самок. У африканской черноногой кошки (олигоэстральный вид) частота уринаций на вертикальные объекты резко возрастала примерно за 1-1,5 месяца до периода размножения, приходящегося на весну и лето (Molteno et al., 1998), когда самки приносят до двух выводков.

Подобная стратегия в реализации маркировочного поведения связана с регулярной периодичностью проявления эструса у самок тропических видов кошачьих (интервал между двумя последовательными эструсами у мелких видов кошачьих – 14 суток) (Eaton, 1977; Bernard, Stuart, 1987; Mellen, 1989). Циклы повторяются достаточно равномерно в течение всего года (de Haas van Dorsser et al., 2007), самки приносят выводки в любое время года. В дальнейшем такие виды мы называем в работе полиэстральными. Вторая группа видов – моноэстральные (виды, самки которых демонстрируют обычно один эструс в году (крайне редко - два-три, но в течение очень короткого времени – один месяц или чуть более)). Типичным представителем этой группы является евразийская рысь, сюда же можно отнести манула,

канадскую рысь. Третья группа, выделяемых нами видов – олигоэстральные виды (виды, самки которых регулярно приходят в эструс, но на протяжении определенного периода года, обычно в течение весны - начала лета). Наиболее типичными представителями этой группы в умеренной зоне являются домашняя кошка и европейский лесной кот, красная рысь.

Наличие узкоограниченного периода размножения у моноэстральных видов ведет к увеличению важности успешного размножения именно в этот период – его пропуск приводит к прохолостованию самок в течение всего года. Это позволяет предположить у них наличие более четких изменений в частоте маркировочного поведения по сравнению с двумя другими группами кошачьих. Действительно, у евразийской рыси в зимне-весенний период, то есть в период предгона-гона, частота маркировки у самцов значительно превышала таковую у самок, особенно в таких формах как уринация (примерно в 10 раз) и потирания. Достоверной разницы в частоте дефекации и оставлении поскребов особями разных полов зарегистрировано не было (Соколов и др., 1995). Из отдельных форм маркировочного поведения у самцов достоверно чаще, чем у самок отмечали уринацию. В зимний период средняя частота оставления мочи самцами была в 9,8 раза выше, чем у самок, а летом - только в 2,6 раза (Соколов и др., 1995). По другим данным маркировочная активность самцов лишь вдвое выше таковой у самок (Saebø, 2007).

При сравнении маркировочной активности взрослых рысей летом и в период предгона-гона отмечено существенное возрастание у самцов зимой частоты уринации и маркировочного поведения в целом (Соколов и др., 1995). В природе описано возрастание частоты оставления мочевых меток у особей обоих полов к периоду гона в феврале-марте (Желтухин, 1982). Для большинства хищных умеренных широт описано увеличение в той или иной степени частоты отдельных видов маркировочного поведения к гону у особей обоих полов (Eisenberg, Kleiman, 1972; Mertl-Millhollen et al., 1986; Poglayen-Neuwall, 1993; Пучковский, 1990; Лукаревский, 1993, 1995).

У олигоэстрального вида - дальневосточного лесного кота - частота маркировочного поведения была достоверно выше у самцов, чем у самок (Mann-Whitney U test: $n_{\text{самцы}}=8$, $n_{\text{самки}}=5$; $Z=2.6$; $p<0.01$) в течение всего года (Рис. 6). Характер динамики разных форм поведения был сходен у животных одного пола, но различался между самцами и самками. Динамика маркировочной активности в течение года у дальневосточных котов обоих полов характеризуется пиком маркировочной активности в период гона (Рис. 7). Среднегодовая частота проявления маркировочного поведения составила 12.9 ± 2.6 актов за 4 часа наблюдений у самцов (min-max: 0.0-68.0 актов) и 4.6 ± 0.9 акта - у самок (min-max: 0.0-15.0 актов). Таким образом, у дальневосточного лесного кота в среднем маркировочная активность была почти в три раза выше таковой у самок.

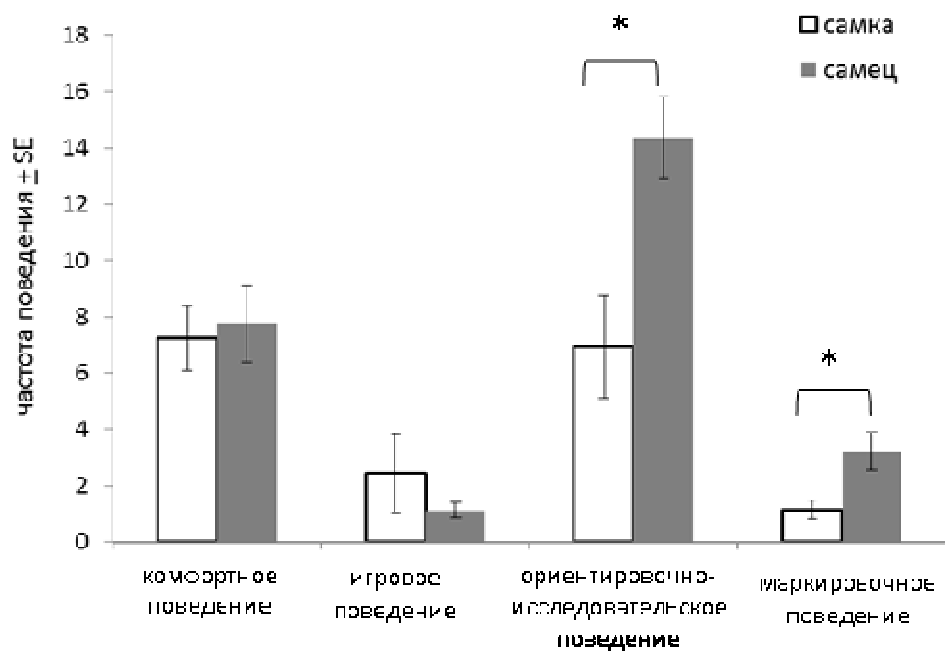


Рис. 6. Частота различных форм поведения у самцов и самок дальневосточного лесного кота (n=4718 - число актов поведения).

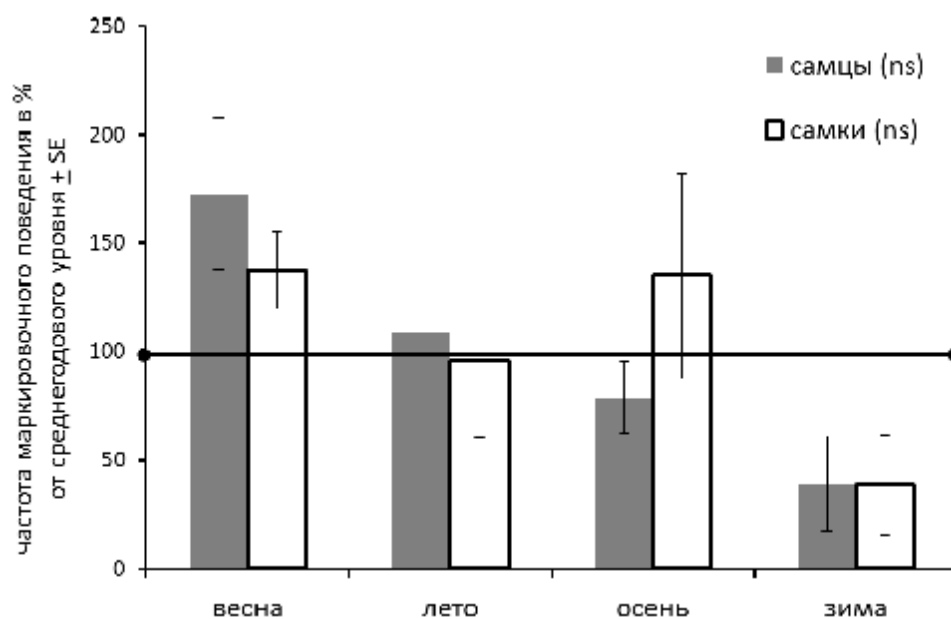


Рис. 7. Средняя частота маркировочной активности самцов и самок дальневосточного лесного кота в течение года (n=499 - число актов поведения).

У самцов дальневосточного лесного кота частота маркировочного поведения была максимальной весной, в период размножения, а затем плавно снижалась и зимой была в 3.5 раза ниже, чем в гон, однако, достоверных сезонных различий не отмечали ($n=8$; $df=3$; $T=6.1$; ns). У самок маркировочная активность была максимальной весной, незначительно падала летом; затем, в отличие от самцов, возрастала осенью (по сравнению с летним периодом в 1,5 раза); и затем снова падала к зиме (по сравнению с весной в среднем в 5 раз) ($n=4$; $df=3$; $T=7.1$; ns) (Рис. 7).

При этом у самок дальневосточного лесного кота структура маркировочного поведения не менялась существенно после периода гона (когда самки были покрыты) по сравнению с остальными сезонами ($\chi^2=3,68$, $df=3$; $p=0,30$). Однако собственно в период гона структура маркировочного поведения самок в присутствии самцов менялась значительно ($\chi^2=1153,8$, $df=3$; $p<0,001$). Изменения происходили за счет резкого увеличения доли потираний у самок, и соответственно снижения долей уринаций и в большей степени дефекаций и поскребов (Рис. 8). У самцов же соотношение основных форм маркировочного поведения менялось достоверно ($\chi^2=68,84$, $df=3$; $p<0,001$) в период после гона при одиночном содержании. При этом резко возрастала доля потираний о различные объекты и резко снижалась доля дефекаций (в 6,5 раз) и оставления поскребов (в два раза). Доля уринаций в маркировочном поведении животных оставалась неизменной. У 7 из 8 самцов дальневосточного лесного кота отмечено значительное увеличение

частоты уринаций в весенний период (уже после гона). Лишь у одного наиболее опытного самца отмечено резкое снижение частоты уринаций (первая декада мая), и именно у этого самца крайне высокая частота маркировочной активности отмечена непосредственно перед началом гона (последняя декада декабря). В период гона, при ссаживаниях с самцами маркировочное поведение самцов также резко отличалось от среднегодового ($\chi^2=492,4$, $df=3$; $p<0,001$). Почти в два раза возрастала доля уринаций и резко снижались доли остальных форм маркировочного поведения.

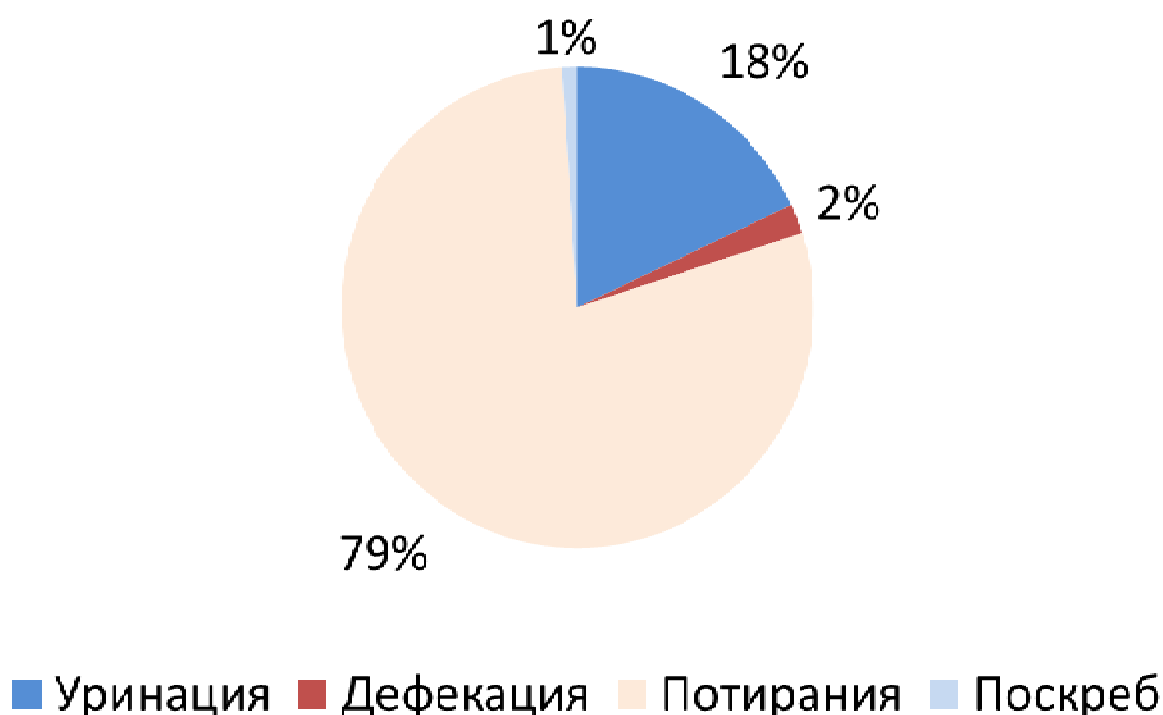


Рис. 8. Доля различных форм маркировочного поведения у самок дальневосточного лесного кота в период гона (n=716).

Сезонные изменения в маркировочной активности крупных кошачьих также могут быть связаны с репродуктивными стратегиями животных: тигры

показывают более высокую частоту маркировки в неволе по сравнению со львами, что может быть связано с обитанием в лесных, а не открытых биотопах, что, в свою очередь, обуславливает особую важность дистантной химической коммуникации у этого вида. При этом маркировочная активность тигров была в зимний период более чем втрое выше, чем летом (Barja, de Miguel, 2010). Самки тигров в эструсе маркируют территорию чаще, чем вне этого периода (Schaller, 1972; Smith et al., 1989), что описано и для других видов кошачьих (гепард, Wielebnowski, Brown, 1998).

Общая частота проявления маркировочного поведения у самок рыси в течение всего периода гона достоверно не менялась (Friedman ANOVA, $T=5,93$, $df=4$, ns). Основным элементом маркировочного поведения у самок было потирание (как и у дальневосточного кота) – $66,0 \pm 2,9\%$ от всех наблюдаемых элементов маркировочного поведения. При этом у всех самок частота потираний увеличивалась к периоду спаривания. Однако это увеличение происходило по-разному. У самок, которые впоследствии были успешно покрыты в первый день эструса, частота потираний увеличивалась постепенно. За 6 дней до эструса частота потираний была $5,1 \pm 2,4$ актов на час активности, за 2 дня до эструса она постепенно начинала увеличиваться – $8,7 \pm 2,4$ актов на час активности, и в период эструса достигала максимума – $11,1 \pm 2,8$ актов на час активности. Затем, на шестой день после спариваний происходило ее снижение до $5,3 \pm 1,6$ актов на час активности (Friedman ANOVA, $T=11,7$, $df=4$, $p<0,05$) (рис. 9).

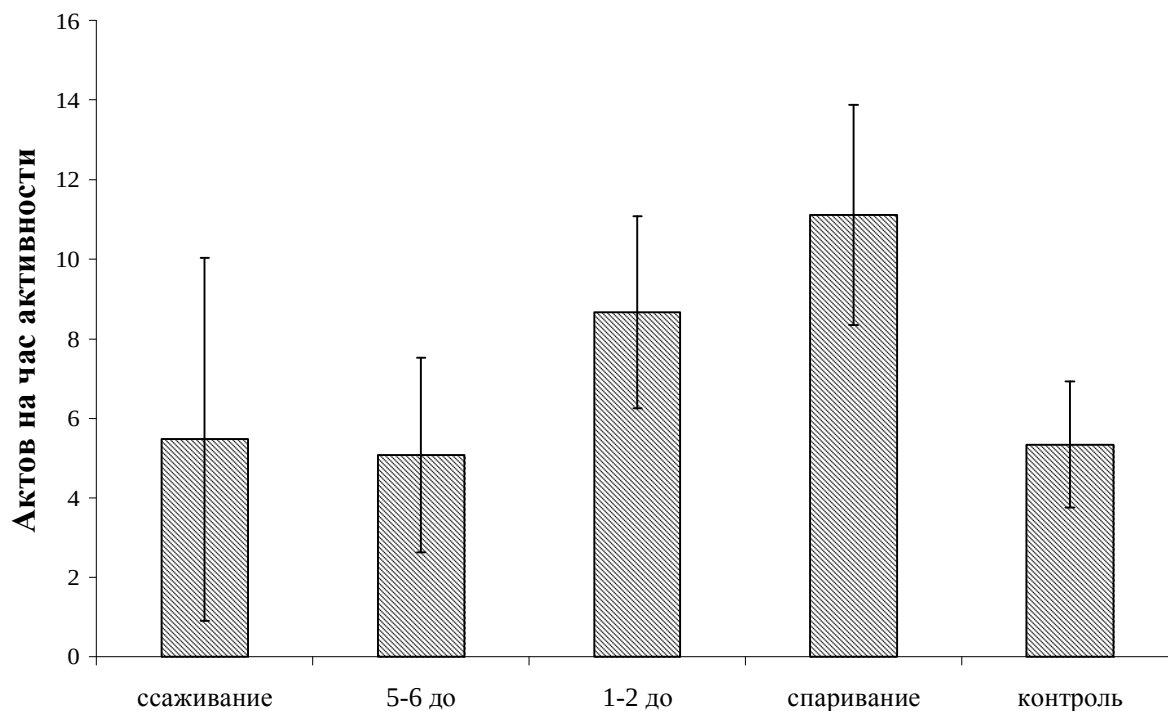


Рис. 9. Частота потираний в период гона у самок, покрытых в первые дни эструса. «5-6 до» и «1-2 до» - сутки до первого спаривания (n=11).

У самок, покрытие которых в первый день эструса было неудачным, изменения в частоте потираний были более резкими. Так и за 6 и за 2 дня до эструса частота потираний была очень низкой ($0,7 \pm 0,7$ и $0,4 \pm 0,3$ актов на час активности соответственно), а в период эструса частота потираний составила $7,1 \pm 2,6$ актов на час активности (Friedman ANOVA, $T=9,9$, $df=3$, $p<0,05$). Затем, на шестые сутки после первого спаривания происходило снижение частоты потираний до $2,2 \pm 0,8$ актов на час активности (рис. 10). Несмотря на то, что в целом поведенческий индикатор эструса у евразийской рыси выражен слабо, изменения в частоте потирания об объекты у самок рысей

служило достаточно хорошим показателем для его определения, а также позволять прогнозировать успешность покрытия самок в гон.

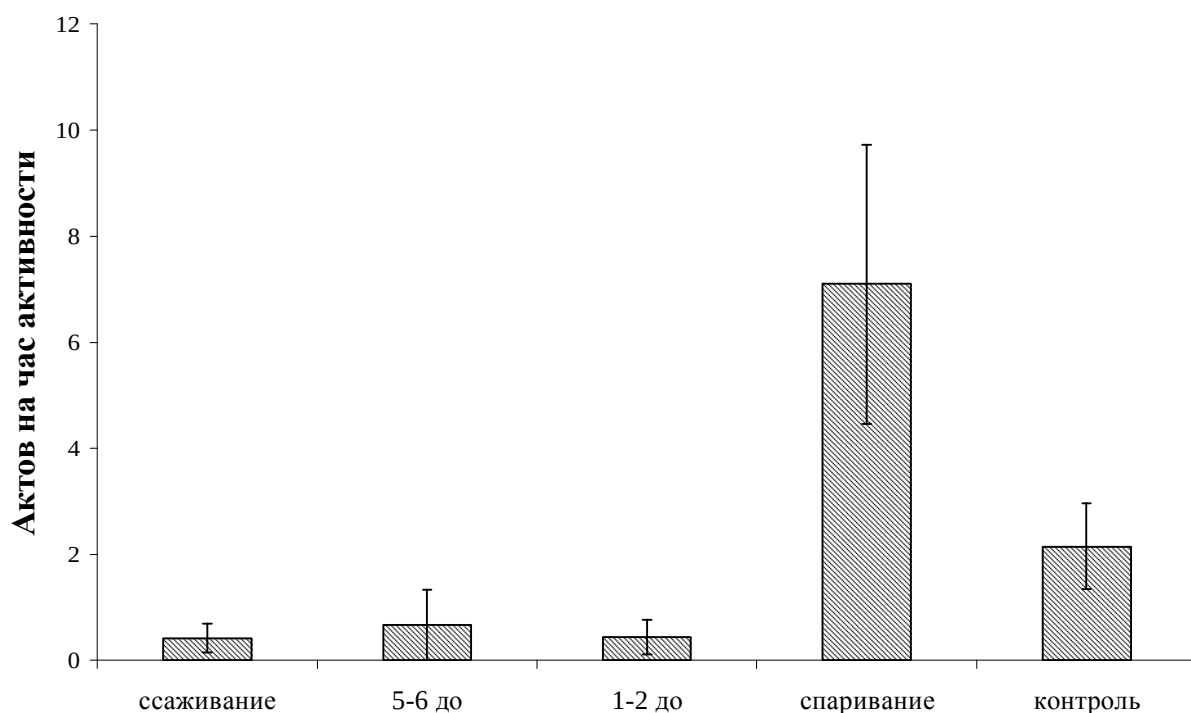


Рис. 10. Частота потираний в период гона у самок, спарившихся и незабеременевших в первые дни эструса (n=6).

Таким образом, частота уринаций и маркировочной активности в целом в течение всего года у самцов кошачьих выше, чем у самок (пума (Seidensticker et al., 1973), тигр (Матюшкин, 1977; Юдаков, Николаев, 1987), домашняя кошка (Leyhausen, 1973; Panaman, 1981), евразийская рысь (Соколов и др., 1995; Naidenko, Serbenyuk, 1995), дальневосточный лесной кот (Павлова, Найдено, 2012)). К гону этот показатель у евразийских рысей значительно возрастал только у самцов. У самок интенсивность маркировочного поведения возрастала непосредственно перед эструсом в

течение 1-2 суток до него. Увеличение маркировочной активности у тропических (полиэстральных видов кошачьих), отмечалось в основном в период спариваний с самкой.

На частоту маркировочного поведения у кошачьих в природе влияют многие факторы (степень насыщения зверя (Желтухин, 1982), частота проявления охотничьего поведения (Panaman, 1981), биотопическая приуроченность (Желтухин, 1982), положение животного относительно границ участка обитания животных (Lindemann, 1955; Желтухин, 1982; Breitenmoser et al., 1993; Saebo, 2007)). Оставленные мочевые метки у домашней кошки могут быть идентифицированы другими особями и, по-видимому, использованы соседями для отслеживания состояния партнеров (Hart, 1980).

Таким образом, для абсолютного большинства видов кошачьих наиболее часто используемой формой маркировочного поведения является уринация, которую самцы используют чаще, чем самки. Частота маркировочного поведения у кошачьих увеличивается задолго (1-1.5 мес) до периода размножения (моноэстральные виды) или непосредственно перед наступлением эструса у самок. По-видимому, маркировочное поведение играет ключевую роль в обмене информацией с конспецификами у этих хищников, ведущих в основном одиночный образ жизни.

2.2.3. Выбор объектов для оставления запаховых меток

Кошачьи значительно чаще оставляют мочу на вертикальных объектах, чем на горизонтальной поверхности. Евразийские рыси в неволе наносили не менее 75% от их общего числа на вертикальные объекты (Соколов и др., 1995; Naidenko, Serbenyuk, 1995), наиболее часто животные метили стенки вольер и домиков и пни. В природе основное количество меток рыси также оставляют в основном на вертикальных объектах, в первую очередь на подросте ели высотой до 1,5 метров и выворотнях поваленных деревьев (Желтухин, 1982; Matjuschkin, 1978; Zachariae et al., 1987; Naidenko, Serbenyuk, 1995). Преимущественное оставление мочи на вертикальных объектах по сравнению с поверхностью грунта описано и у красной рыси (Bailey, 1974), черноногой кошки (Molteno et al., 1998). Маркируемые объекты несколько выделяются из окружающего пейзажа, как бы "бросаются в глаза". Вероятно, многие крупные кошки (Матюшкин, 1977; Protas et al., 2010) маркируют объекты, выполняющие роль визуальных ориентиров, что увеличивает вероятность обнаружения мочевых меток сородичами, особенно в зимний период, когда летучесть химических компонентов мочи низка. В отдельных случаях описано "создание" подобных объектов: рысь наскребала кучку снега и оставляла на ней мочевую метку (Жиряков, 1986). Поскребы, оставляемые тиграми и леопардами, могут выполнять ту же функцию. Для пумы это впервые среди всех кошачьих было успешно показано в природных

экспериментах (Allen et al., 2014). Таким образом, многие крупные кошки наиболее часто маркируют мочой визуально выделяющиеся вертикальные объекты. Сходные закономерности прослежены в маркировочном поведении европейской лесной кошки при оставлении экскрементов. Для их оставления кошки выбирали наиболее толстые и визуально выделяющиеся растения определенных видов, что, вероятно, способствовало обнаружению меток конспецификами (Pinejro, Barja, 2012).

Высказывалось предположение о существовании двух типов мочи у кошачьих: "разбрызгиваемой" (sprayed urine) на объекты и "экскреторной" (excretory urine), которая служит исключительно для выделения из организма продуктов метаболизма и не несет социально значимых запаховых сигналов (Natoli, 1985). Как было показано нами (Соколов и др., 1996; Найдено, 1997), последнее утверждение неверно, однако более интенсивная (в 3-4 раза) частота оставления мочи на вертикальные объекты (Соколов и др., 1995), четкая приуроченность этой формы уринации к визуально выделяющимся вертикальным объектам среды (Матюшкин, 1977), сезонные и половые различия в частоте ее проявления (Соколов и др., 1995), а также особенности ее химического состава (высокая доля липидов (Smith et al. 1989; Poddar-Sarkar, 1996)) заставляют предполагать специфическую роль последней в поддержании пространственной системы дистантной хемокоммуникации. Системность ее оставления значительно увеличивает вероятность ее обнаружения партнерами.

Зимой запаховые сигналы, нанесенные на объекты, сохраняются значительно дольше, чем летом. Химические соединения, входящие в состав мочи, при отрицательных температурах разлагаются значительно медленнее (Hesterman, Mykytowycz, 1968; Epple, 1971; Mech, Peters, 1977; Butler, Butler, 1979; Hart, Leedy, 1987). Увеличение продолжительности действия меток может приводить к увеличению их концентрации при условии, что они расположены достаточно высоко, поскольку мочевые точки на поверхности снега и низких объектах будут быстро заметаться снегом. Собственно, для тигра показано, что нанесенные на деревья мочевые метки обнаруживаются сородичами чаще, чем метки, оставленные на поверхности грунта (Smith et al., 1989). Возрастание частоты уринаций у самцов к гону или у самок к эструсу ведет к повышению концентрации мочевых точек на маршрутах перемещений животных, что увеличивает вероятность их обнаружения сородичами. Основным компонентом, задействованным в хемокоммуникации кошачьих, принято считать фелинин, выделенный из мочи домашней кошки и ряда других представителей семейства (Datta, Harris, 1951, 1953; Westall, 1953; Hendriks et al., 1995a). Фелинин присутствует в том числе и в моче кошек в мочевом пузыре (Hendriks et al., 2001), выявляется у кошек старше 6 месяцев (Tarttelin et al. 1998), в значительно большей концентрации присутствует у самцов, чем у самок (Hendriks et al., 1995b), его синтез, по-видимому, тестостерон-зависим (Hendriks et al., 2008). Фелинин также обнаружен в моче бенгальской кошки,

оцелота и красной рыси (Datta, Harris, 1951, 1953). Увеличение уровня тестостерона у животных ведет к повышению уровня фелинина (Hendriks et al., 2008), который также связан с активностью кауксина у кошачьих (Miyazaki et al., 2003; 2006; McLean et al., 2007). Вместе с тем, у крупных кошек рода *Panthera* фелинин в моче самцов не обнаруживается, предполагается, что сигнальное значение здесь имеют иные химические соединения (Datta, Harris 1953; Roberts 1963; Hendriks et al. 1995a).

Определенную роль в химической коммуникации с сородичами у кошачьих может играть оставление экскрементов. Оставление экскрементов открытыми у выделяющихся объектов, а также создание дополнительных визуальных меток (поскребов) или уборных, оставление вдоль основных путей перемещений позволяет предположить их важность в хемокоммуникации (Bailey, 1974; Желтухин, 1982; Вейнберг, 1988; Лукаревский, 1995; Soler et al., 2009; Puneiro, Barja, 2012). Оставление экскрементов кошачьими на участке обитания не случайным/равномерным образом, также предполагает их сигнальную функцию (Robinson, Delibes, 1988; Sunquist, Sunquist, 2002). При этом детеныши рысей, как правило, закапавают экскременты (Saunders, 1963), также как и самки с выводками, тогда как взрослые особи оставляют их на путях перемещений открытыми, закапывая их только около лежек. Е.Н. Матюшкин (Matjuschkin, 1978) предполагал, что рыси распознают пол и возраст сородичей, оставивших

экскременты, однако, реальных исследований информативности запаховых сигналов экскрементов не проводилось.

2.2.4. Информативность запаховых меток

Все работы, описывающее маркировочное поведение кошачьих, предполагают (см. например Pineiro, Barja, 2012), что запаховые метки переносят некие сигналы, а особи-реципиенты по запаховым сигналам получают определенную информацию. Информативность различных запаховых меток – вопрос, который неоднократно исследовался на различных группах млекопитающих: грызунах (Котенкова, Найдено, 1998; Ferkin, Johnston, 1995; Zala et al., 2004; Gerlinskaya et al., 2012), хищных (Соколов, Рожнов, 1983, 1989; Корытин, Азбукина, 1988; Muller, Manser, 2007). Работы проводились с различными типами экскретов (моча, экскременты, секреты желез). Информативность одних и тех же экскретов может варьировать у различных видов. Поэтому данные, полученные в основном на грызунах, достаточно сложно экстраполировать на другие группы млекопитающих. У хищных исследования информативности запаховых меток проводились в основном на собачьих и куньих. Было показано, что домашние собаки распознают пол сородичей (Doty, Dunbar, 1974), фазы эстрального цикла самок (Dunbar, 1977, 1978). Среди куньих черный хорь и американская норка распознавали особей своего и чужого

вида (Соколов, Рожнов, 1983, 1989), состояние эструса и анэструса у самок (Корытин, Азбукина, 1988), пол и возраст сородичей (Соколов и др., 1986). Для кошачьих подобные исследования, как правило, отсутствуют, и характер передаваемой информации обсуждался в дискуссионном ключе.

Подобные исследования на кошачьих проводились лишь для мочи евразийской рыси, как наиболее часто выделяемого экскрета (Соколов и др., 1995; 1996). Рыси показывали достоверные половые различия в реакции на образцы конспецификов (самцы достоверно чаще, чем самки демонстрировали реакцию флемена, самки – потираний об образцы мочи (Найденко, 1997)). Было показано, что евразийские рыси различали свежие и замороженные пробы мочи конспецификов от таковых человека и домашней кошки (распознавание вида), самцов и самок евразийской рыси (распознавание пола), половозрелых особей и неполовозрелых рысей возрастом более года (распознавание возраста), мочу знакомых и незнакомых особей (распознавание индивидуумов) (Соколов и др., 1996). Распознавание состояния эструса по запаховым сигналам мочи для рысей не было показано. Средняя продолжительность обнюхивания проб эстральной самки и самки в диэструсе составила соответственно $10,8 \pm 1,8$ с и $8,6 \pm 0,9$ с ($T=48$; $n=16$; $Z=1,03$; $p=0,30$), флемена - $5,7 \pm 0,8$ с и $8,0 \pm 2,1$ с ($T=8$; $n=8$; $Z=1,01$; $p=0,31$), общего исследования проб - $14,3 \pm 2,2$ с и $13,2 \pm 1,9$ с ($T=57$; $n=16$; $Z=0,57$; $p=0,57$). Домашние кошки распознавали образцы мочи самцов из своей и чужой колоний (Natoli, 1985), пробы собственной и чужой мочи (Boer, 1977).

Определенную информативную нагрузку, по-видимому, могут нести запаховые сигналы экскрементов. По крайней мере, рыси достоверно различали экскременты сородичей и дальневосточного лесного кота, причем достоверно дольше обнюхивали экскременты дальневосточного лесного кота ($9,5 \pm 5,2$ с и $18,5 \pm 13,6$ с ($T=35$; $n=67$; $Z=4,06$; $p<0,001$)). Таким образом, можно говорить о том, что специальная система распределения меток по участку обитания кошачьих, их высокая информативность (по крайней мере, запаховых сигналов мочи) обеспечивает возможность дистантного «контактирования» конспецификов и обмена информацией между животными. Это необходимо для своевременного нахождения брачных партнеров в период размножения животными, ведущими одиночный образ жизни.

2.3. Особенности акустической коммуникации кошачьих

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

природе (Желтухин, 1980; Wilke, 1983). Эти крики человек слышит на расстоянии более 1,5-2 км. Очевидно, что евразийская рысь, способная по звукам обнаружить кормящегося зайца с дистанции до 200 м (Желтухин, 1987), слышит дистантные сигналы со значительно большего расстояния. Этот тип вокализации отмечен только у взрослых животных и особей в возрасте более полугода. На наш взгляд, функция этих акустических сигналов - обеспечение встреч рысей в период гона, реже в другие сезоны (Рутовская, Найденко, 2006).

У половозрелых самцов рысей были выявлены значительные сезонные изменения в акустической активности, причем частота издавания дистантных криков и вокальная активность в целом были максимальны в марте в период гона (Рутовская, Найденко, 2006), достоверно выше, чем в январе-феврале и апреле-июне. Такой же пик вокальной активности в период гона отмечен и у самок евразийских рысей, еще более существенный пик описан в августе. Таким образом, к гону акустическая активность возрастала не только у самцов рысей (Stehlik, 1980), но и у самок. Увеличение частоты вокализаций к гону описано также у самок домашних кошек (Лукаревский, 1995).

Нами были показаны существенные возрастные отличия в вокальной активности половозрелых и неполовозрелых самцов (в возрасте 1.5-2 лет) евразийских рысей. Акустическая активность последних была ниже, чем у взрослых животных (Рутовская, Найденко, 2006).

Таким образом, пик общей акустической активности самцов и самок рысей зарегистрирован в период гона в марте. Особенно высокой в этот период была частота издавания дистантных криков. Высокая акустическая активность рысей в период гона была описана ранее и другими исследованиями (Рымарева, 1933; Гептнер, Слудский, 1972; Stehlik, 1983). По-видимому, для одиночно живущих хищных млекопитающих высокая вокальная активность, наряду с опосредованной химической коммуникацией, являются надежными средствами обеспечения встречи половых партнеров в брачный период. Увеличение вокальной активности к периоду гона или в период рецептивности самок описано для значительного числа видов млекопитающих, ведущих как одиночный, так и социальный образ жизни (Никольский и др., 1999; Lincoln, 1971). Столь высокая вокальная активность животных предполагает возможность идентификации индивидуумов по акустическим сигналам или получение определенной информации о партнере.

Характеристики дистантных сигналов евразийской рыси были детально описаны нами (Рутовская, Найдено, 2006; Рутовская и др., 2009). Дистантные сигналы имеют большую интенсивность и длительность 0.34 ± 0.06 с ($n(\text{число сигналов})=326$, 4 особи), 98,5% звуков имеет гармоническую структуру. Основная частота 1.0 ± 0.2 кГц ($n=321$). Дистантные сигналы часто организованы в серии. Число криков в серии может быть от 2 до 41, в среднем 14 ± 8 ($n=73$). Длительность интервала

между импульсами составляет 1.24 ± 0.52 с ($n=1035$), а средняя скважность 0.30 ± 0.08 ($n=864$). Надо отметить, что скважность с большой вероятностью ($p < 0,005$) коррелирует с числом импульсов в серии (коэффициент корреляции по Спирмену: $r=0.677$, $n=73$): чем длиннее серия, тем меньше доля интервала в промежутке от начала одного сигнала до начала следующего. Сигналы животного, организованные в серию ($n=101$) и одиночные сигналы ($n=130$) по основным характеристикам (длительность сигналов и доминантная частота) достоверно не отличались (тест Манн-Уитни, $U=6529.5$, $p > 0.05$ и $U=5643.5$, $p > 0.05$ соответственно) (Рутовская, Найденко, 2006).

Для большинства дистантных звуковых сигналов взрослых рысей характерны явления образования субгармоник с соотношением частот 1:2 и бифонации, то есть наличие двух независимых основных частот, каждая из которых имеет несколько гармоник, а их взаимодействие приводит к появлению комбинаторных частот, что, возможно, облегчает индивидуальное распознавание животных (Fitch et al., 2002; Volodin, Volodina, 2002). Было показано, что 86% дистантных криков евразийской рыси имеют такие компоненты, как субгармоники, шумовая составляющая или бифонации. В целом, анализ дистантных звуковых сигналов евразийской рыси позволял в высокой степени правильно определять их индивидуальную принадлежность (Рутовская и др., 2009).

Мы провели сравнение концентрации основного андрогена (тестостерона) в сыворотке крови самцов евразийской рыси и характеристиками их акустических сигналов для шести животных. Средний уровень тестостерона в этом эксперименте у самцов рысей составил 2.69 ± 0.69 нг/мл, при этом в разные годы у одних и тех же особей он различался в 2.5–4.5 раза. Для корреляционного сравнения по непараметрическому критерию Спирмена параметров дистантного сигнала рысей с уровнем тестостерона в плазме крови мы брали средние значения измеренных характеристик дистантных сигналов для каждой особи. Мы получили ряд достоверных положительных корреляций уровня тестостерона в плазме крови с некоторыми спектральными параметрами акустических сигналов, а именно со значениями “энтропии” в разных мгновенных срезах и ее максимальным значением ($R_s = 0.70\text{--}0.75$, $N = 9$, $t = 2.59\text{--}3.00$, $p < 0.05$), со средним значением “энтропии” за весь сигнал ($R_s = 0.82$, $N = 9$, $t = 3.74$, $p < 0.001$), максимальной шириной частотного пика ($R_s = 0.68$, $N = 9$, $t = 2.48$, $p < 0.05$) – и отрицательную корреляцию уровня тестостерона в плазме крови со второй основной частотой в криках с бифонацией ($R_s = -0.73$, $N = 9$, $t = 2.85$, $p < 0.05$). Регрессионный анализ показал высокую степень предсказуемости некоторых частотных параметров дистантных сигналов в зависимости от концентрации тестостерона в плазме крови рысей. Разность между значениями первой и второй основных частот также отрицательно коррелирует с уровнем тестостерона в крови особей и может быть

предсказана ($r = -0.68$, $R^2 = 0.46$, $p < 0.05$, $N = 9$, $y = 286.9 - 10.5x$) (Рутовская и др., 2009).

Несмотря на то, что рыси большую часть года ведут одиночный образ жизни, акустическая коммуникация развита у них достаточно хорошо и, видимо, играет значительную роль в координации взаимодействий зверей. Пик вокальной активности в феврале – марте совпадал у рысей с периодом предшествующим гону и периоду гона (Гептнер, Слудский, 1972; Stehlik, 1980; Wilke, 1983; Найденко, 2005; Рутовская, Найденко, 2006). Для рысей, по-видимому, важна информация об индивидуальной принадлежности звукового сигнала. Вилден с соавторами (Wilden et al., 1998) предположили, что такие явления, как бифонация повышают возможность четкого индивидуального распознавания, несмотря на то, что характеристики сигнала одной и той же особи могут сильно меняться в зависимости от ситуации. Явление бифонации, вероятно, увеличивает помехозащищенность и создает возможность индивидуального распознавания особей (Volodina et al., 2006). Дискриминантный анализ показал, что звуковые сигналы разных особей достоверно различаются по комплексу признаков, хотя параметры дистантного сигнала, которые могли бы отражать индивидуальные особенности особи, не остаются стабильными от года к году. В частности у самцов евразийской рыси они напрямую связаны с уровнем андрогенов в плазме крови (Рутовская, Найденко, 2009). Кодирование физиологического состояния в физических параметрах звука, по нашему мнению, имеет

биологический смысл (самка, ориентируясь на дистантный сигнал самца, может оценить качество партнера или сделать выбор между разными самцами, если они окажутся в пределах слышимости самки) (Dougherty et al., 2016). В этой чисто гипотетической ситуации, самка может оценивать качество самца, например, его гормональный статус.

По-видимому, гормональный статус животных оказывает существенное влияние на акустическую активность индивидуумов и у других видов кошачьих. Нами показана, корреляция уровня эстрадиола у самки ирбиса и частотой издаваний акустических сигналов. Наибольшей акустическая активность самки была в момент резких увеличений уровня эстрадиола в экскрементах, что, по-видимому, соответствовало пику эструса у самки (Мартынова и др., 2009). Частота проявления акустического поведения, по-видимому, во многом определяется гормональным статусом животных, что позволяет предполагать ее максимум в периоды активности половой системы (в первую очередь – гона).

Таким образом, наряду с обменом информацией между особями посредством химической коммуникации, кошачьи, по-видимому, активно используют акустическую коммуникацию для обеспечения встреч потенциальных брачных партнеров. Частота издавания акустических сигналов, по-видимому, тесно связана с гормональным статусом животных, а часть информации о состоянии особи может быть закодирована в акустических сигналах. В этой связи возникает необходимость оценки

изменений активности системы гипоталамус-гипофиз-гонады у разных видов кошачьих в течение года.

Глава 3. Особенности репродуктивной физиологии кошачьих

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

Оценка сезонной динамики половых гормонов была проведена в плазме крови у четырех видов кошачьих (евразийской и красной рысей, дальневосточного лесного кота и домашней кошки). Для каждого индивидуума оценивали среднегодовой уровень гормонов, рассчитывая его как средний показатель от ежемесячных показателей. Если в какой-то из месяцев кровь у животного брали несколько раз, то сначала рассчитывали среднемесячный уровень гормона для этого индивидуума.

Средний уровень тестостерона в течение года был максимальным у двух мелких видов кошачьих, у которых он составлял 5,3-5,5 нг/мл сыворотки крови, у обоих видов рысей средние значения уровня тестостерона были почти вдвое ниже таковых у мелких кошек (Рис. 11).

Среднегодовые уровни тестостерона достоверно не отличались у домашних и дальневосточных лесных котов (по критерию Манна-Уитни $Z=1,63$; $n_1=9$; $n_2=10$; $p=0,102$). Индивидуальные среднегодовые уровни тестостерона варьировали между конспецификами значительно меньше у домашних котов (в 2,4 раза: 3,44-8,27 нг/мл), чем у дальневосточных лесных котов (в 24 раза: 0,93-22,55 нг/мл). Достоверных отличий в уровне тестостерона в сыворотке крови мелких кошачьих от такового у красных

рысей выявлено не было. Вместе с тем, среднегодовой уровень тестостерона был достоверно выше у домашних кошек по сравнению с евразийскими рысьями ($Z=2,47$; $n_1=9$; $n_2=6$; $p=0,013$). У дальневосточных лесных котов и евразийских рысей он достоверно не различался ($Z=0,33$; $n_1=10$; $n_2=6$; $p=0,74$). Таким образом, из описанных видов минимальным среднегодовой уровень тестостерона был у евразийских рысей.

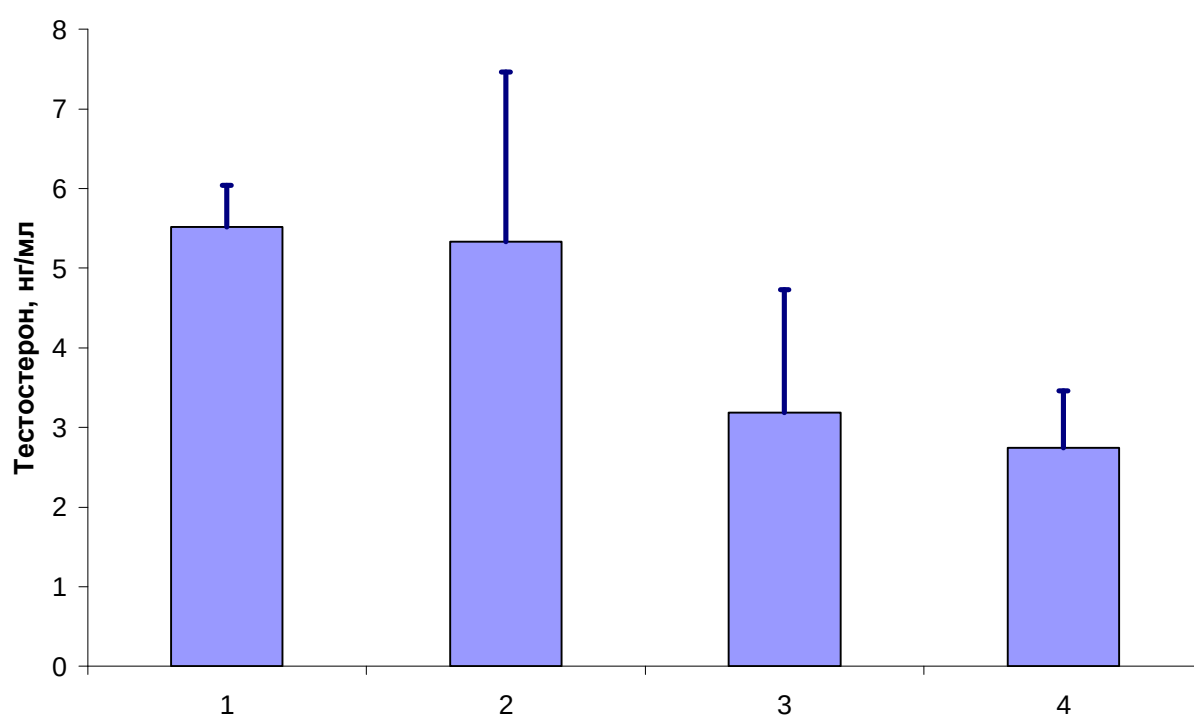


Рис. 11. Среднегодовой уровень тестостерона в сыворотке крови у самцов четырех видов кошачьих: 1 – домашняя кошка, 2 – дальневосточный лесной кот, 3 – красная рысь, 4 – евразийская рысь.

Однако утверждать, что в целом мелкие виды кошачьих имеют более высокий уровень тестостерона, по-видимому, некорректно. По крайней мере, проведенные нами оценки уровня тестостерона у взрослых самцов тигров в

течение года выявили средний уровень тестостерона в $5,80 \pm 0,83$ нг/мл ($n=12$ (число животных)), у манулов - $3,02 \pm 1,02$ нг/мл ($n=11$, 13 измерений), у леопардов - $7,01 \pm 1,22$ нг/мл ($n=3$, 4 измерения), европейского лесного кота - $0,77 \pm 0,32$ нг/мл ($n=2$, 32 измерения). Подобные различия в базальном гормональном фоне животных, по-видимому, не связаны с их размером, как предполагалось ранее (Graham, Brown, 1996). Работа по сравнительному анализу репродуктивных характеристик 8 видов южноамериканских кошачьих показала отсутствие взаимосвязи между средним уровнем тестостерона и размером тела: минимальные концентрации описаны для пампасной кошки, максимальные для ягуара (Swanson et al., 2003). Сезонные паттерны изменения гормонального статуса самцов в неволе также были неодинаковыми для четырех описанных нами видов. Ни для одного из них уровень тестостерона не оставался постоянным в течение года, однако характер его изменения был видоспецифичным. У домашней кошки повышенный уровень тестостерона (выше среднегодового) отмечали в течение зимне-весенних месяцев (с января по май) (Рис. 12).

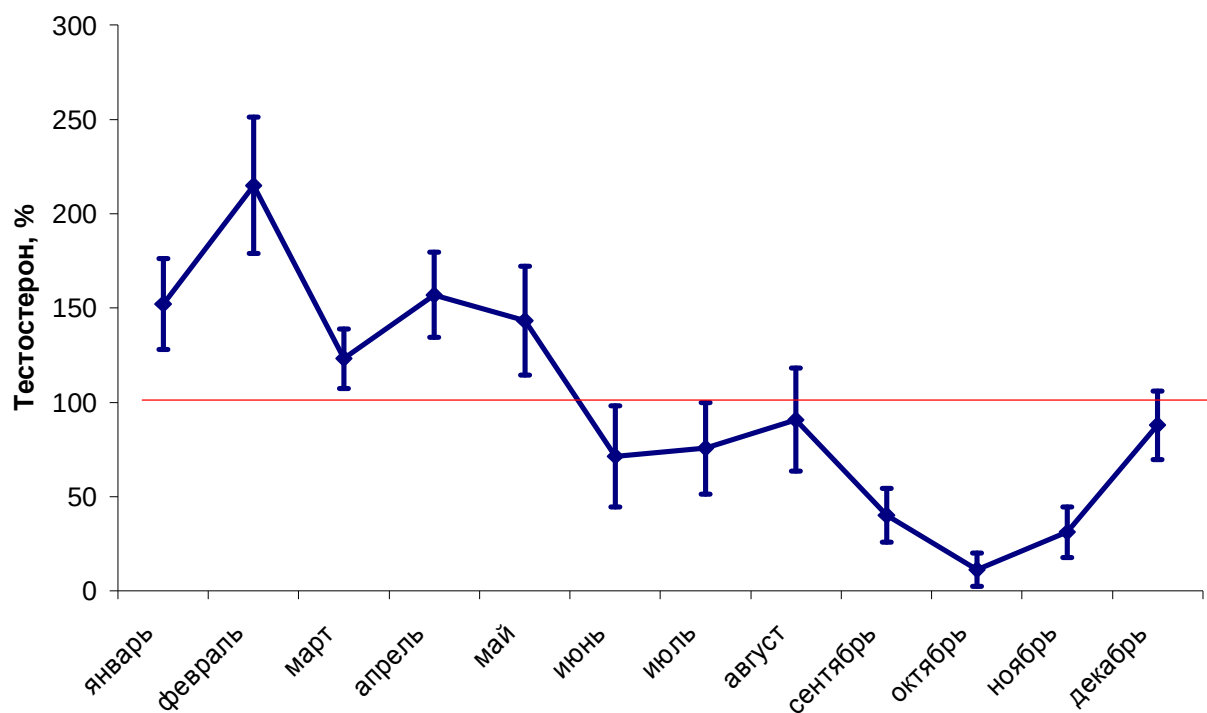


Рис. 12. Сезонные изменения уровня тестостерона у самцов домашней кошки в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

Максимальным уровень тестостерона в сыворотке крови домашних кошек был в феврале (210 % или 11,9 нг/мл), затем постепенно снижался к октябрю, когда он составлял лишь 11% от среднегодового или 0,67 нг/мл. Самцы домашних кошек сохраняли возможность успешного спаривания в средней полосе России в течение всего лета при уровне тестостерона в 80-90% от среднегодового (3,82-4,44 нг/мл). Домашняя кошка в более южных регионах, по-видимому, может рассматриваться как полиэстральный вид.

В экскрементах домашних котов было прослежено изменение уровня тестостерона в течение года для 5 животных. Было показано, что повышенный уровень тестостерона в экскрементах домашних котов

отмечался с января по август, существенно снижаясь в сентябре (Рис. 13).

По-видимому, самцы домашней кошки сохраняют репродуктивную активность на протяжении большей части года (по крайней мере, 8 месяцев в году).

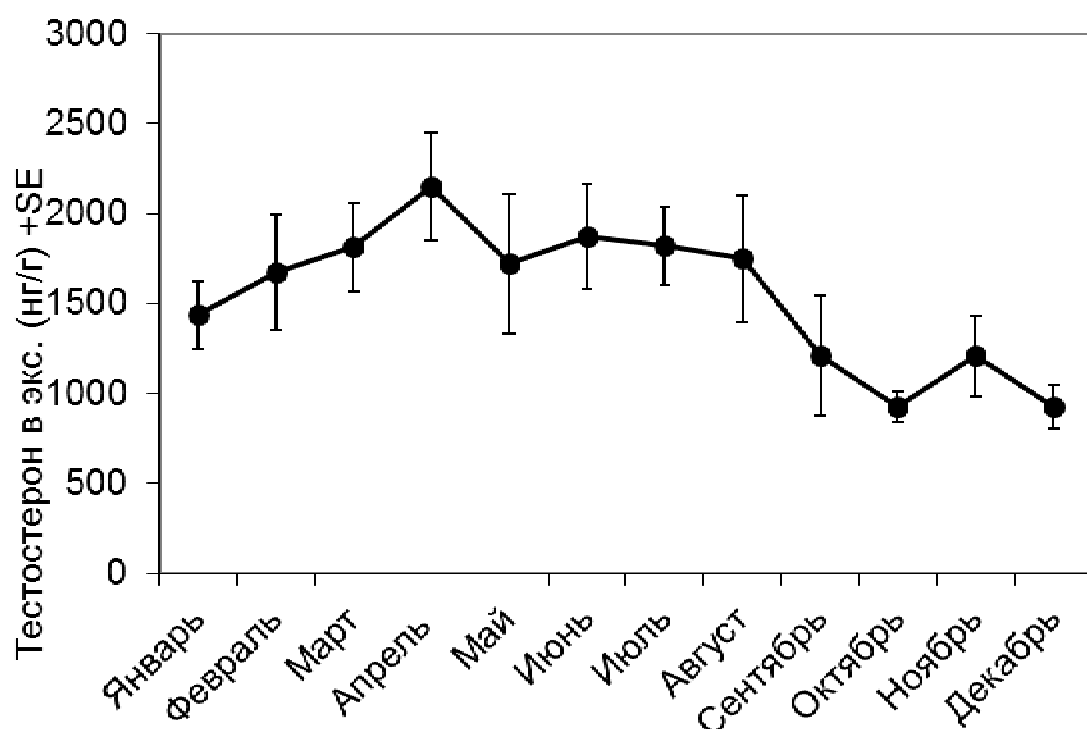


Рис. 13. Средний уровень тестостерона в экскрементах домашних котов в течение года.

У дальневосточного лесного кота, другого вида кошек, отнесенных нами к олигоэстральным, максимальным уровень тестостерона был в период предгона-гона (отмечаемого на НЭБ «Черноголовка» в марте) (Рис. 14). Он составлял в феврале в среднем 291% от среднегодового или 13,0 нг/мл. В целом увеличение концентрации тестостерона к периоду гона у дальневосточного лесного кота было выражено значительно сильнее, чем у

домашних кошек. В отличие от домашних кошек уже в апреле концентрация тестостерона у самцов снижалась и была ниже среднегодовой (в мае-сентябре) около 57-75%. Минимальным уровень тестостерона у самцов дальневосточных котов был в октябре (как и у домашних кошек) и составлял 25% от среднегодового или 2,23 нг/мл. Таким образом, исходя из данных гормонального анализа, сезонность в размножении дальневосточного лесного кота была выражена значительно сильнее, чем таковая у домашней кошки.

Уровень тестостерона в экскрементах был также прослежен в течение года у 6 дальневосточных котов (Рис. 15). Как и в сыворотке крови, повышенный уровень тестостерона у животных отмечался в феврале-марте, резко снижаясь к апрелю. Таким образом, активность репродуктивной системы у дальневосточных лесных котов была отмечена в течение более короткого периода, по сравнению с домашними котами. Второй подъем уровня тестостерона у самцов дальневосточного лесного кота отмечен в августе месяце, когда он был достаточно кратковременным. С чем связано подобное увеличение уровня тестостерона у самцов дальневосточного кота – пока не выяснено.

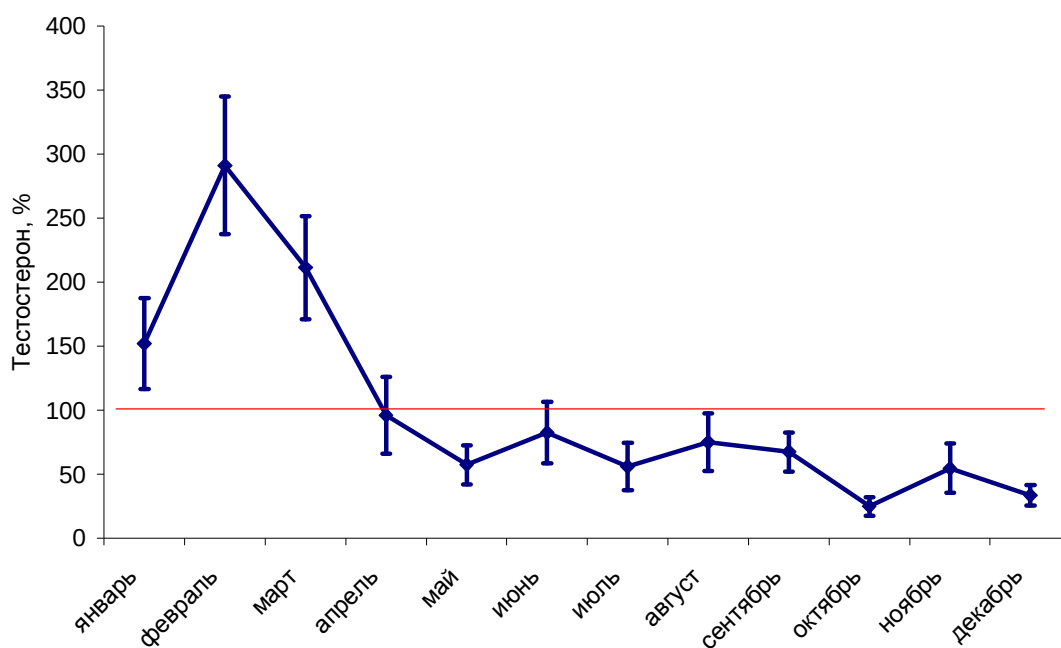


Рис. 14. Сезонные изменения уровня тестостерона в плазме крови у самцов дальневосточного лесного кота в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

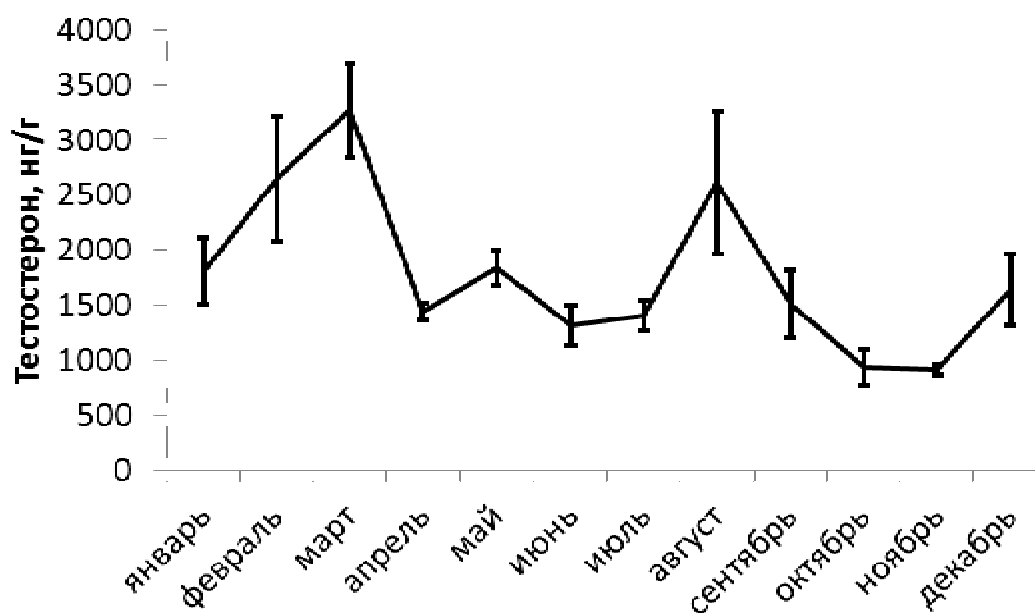


Рис. 15. Средний уровень тестостерона в экскрементах самцов дальневосточного лесного кота в течение года.

У евразийской рыси максимальным уровень тестостерона был также в период предгона-гона и в августе-сентябре (Рис. 16). Он составлял в эти периоды - 163% (или 4,1 нг/мл в феврале) или 167% (4,5 нг/мл в августе-сентябре) от среднегодового уровня тестостерона. Минимальным уровень тестостерона был в ноябре 60% от среднегодового уровня (1,7 нг/мл). Таким образом, для сезонных изменений уровня тестостерона у самцов евразийской рыси была характерна относительно небольшая изменчивость (примерно в 2,6 раза, у домашних и дальневосточных лесных котов соответственно в 17,8 и 5,8 раз), а также наличие двух четко выраженных пиков тестостерона в феврале-марте и августе-сентябре. Вместе с тем, необходимо отметить, что на НЭБ «Черноголовка» никогда в течение 23 лет наблюдений не отмечали спариваний рысей в августе-сентябре, кроме марта один раз спаривание самца с самкой было отмечено в начале июня.

У канадской рыси в природе и неволе сезонные изменения уровня андрогенов в экскрементах животных были сходны с таковыми у евразийской рыси, с четким пиком в период размножения (Fanson et al., 2010a). Необходимо отметить, что в целом уровень андрогенов у животных в неволе был выше такового в природных популяциях. Возможно, на это оказывало влияние содержание рысей в неволе с конспецификами (Fanson et al., 2010a).

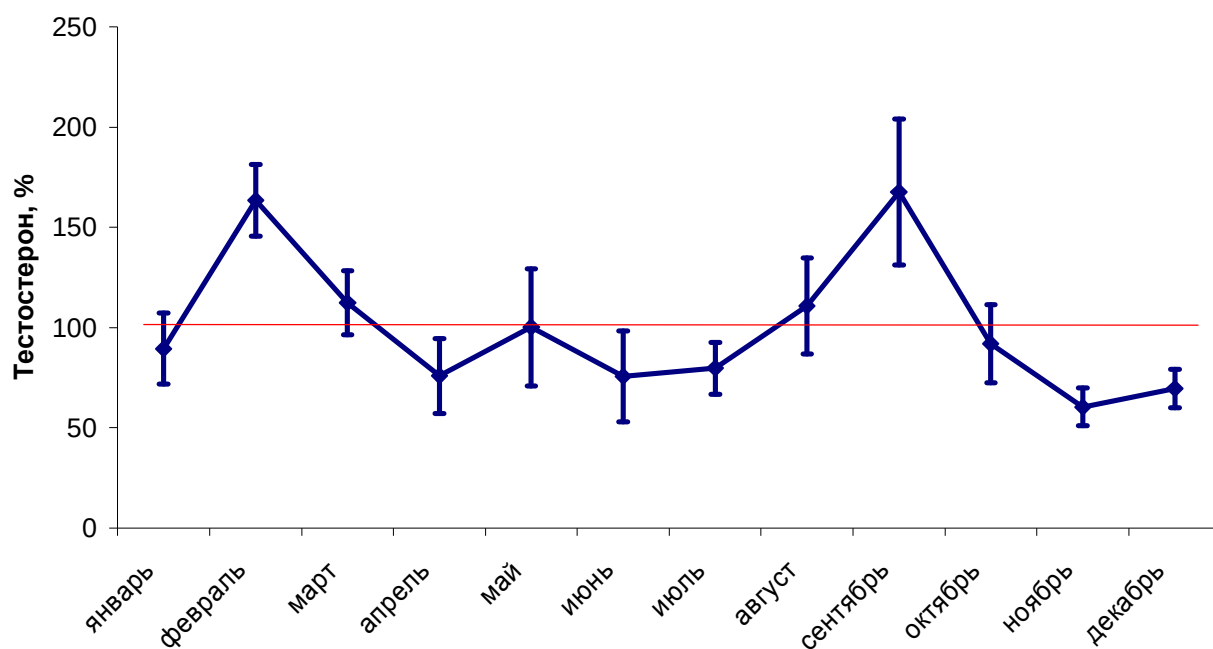


Рис. 16. Сезонные изменения уровня тестостерона у самцов евразийской рыси в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

Средний уровень тестостерона в экскрементах евразийских рысей отличался достаточно существенно от такового, описанного по крови. Однако основной пик тестостерона в экскрементах был также отмечен в феврале-марте, а затем уровень гормона существенно снижался (Рис. 17). Достоверно больше среднегодового он был лишь в феврале. Анализ уровня тестостерона у животных в экскрементах не подтвердил его увеличения в августе. Возможно, эти изменения были связаны с взрослением/старением самцов. По крайней мере, у молодых животных увеличение уровня тестостерона в сыворотке крови было в августе несколько меньшим (Рис. 18).

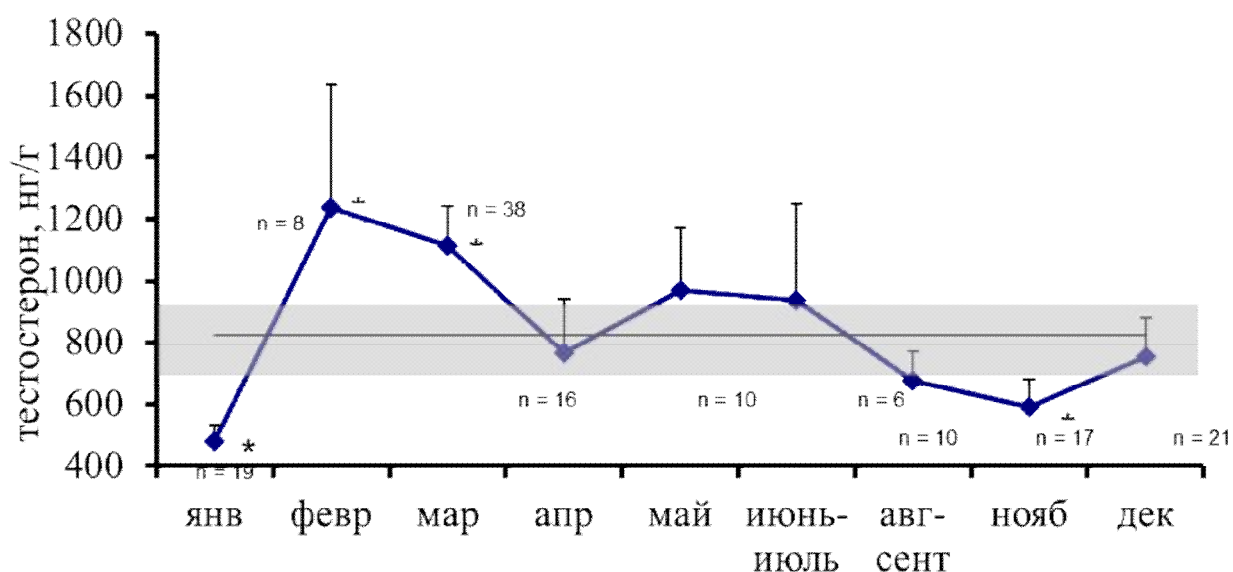


Рис. 17. Сезонные изменения уровня тестостерона в экскрементах самцов евразийской рыси в процентах от среднегодового уровня.

Вместе с тем, и у молодых самцов увеличение уровня тестостерона четко прослеживалось в августе. Подобные изменения не были связаны напрямую с активностью экзокринной функции семенников (см. далее). Ранее нами было показано существенное изменение в поведении и акустической активности самок рысей в августе (Найденко, 1997; Рутовская, Найденко, 2006). Вероятно, это связано с началом перемещений детенышей вне логова и сопровождением ими самок, что приводит к увеличению акустической активности самок (Sieber, 1986). Возможно, что увеличение уровня тестостерона у самцов в этот период связано с повышенной вокальной активностью самок, что может стимулировать изменение гормонального статуса самцов в условиях неволи.

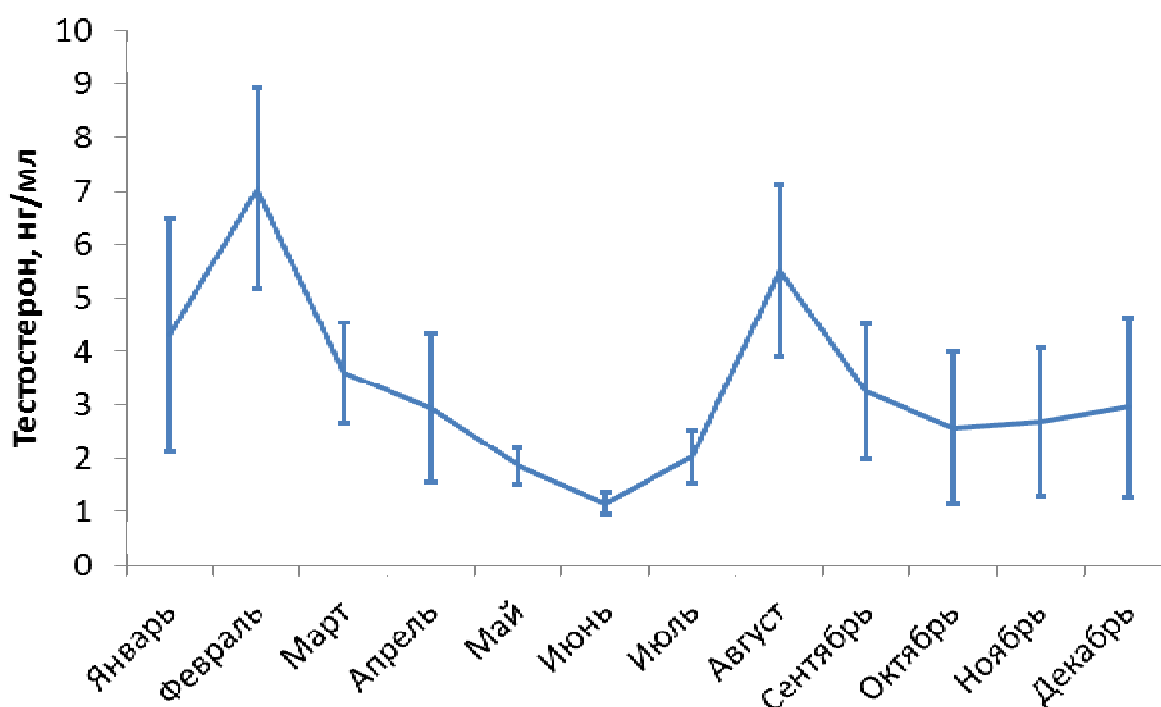


Рис. 18. Средний уровень тестостерона в сыворотке крови молодых самцов евразийской рыси.

У красной рыси изменения базального уровня тестостерона были сходны с таковыми у евразийской рыси, с той лишь разницей, что пики тестостерона отмечались на месяц раньше – в январе (210% от среднегодового (как у домашней кошки) или 6,1 нг/мл) и июле-августе (152% или 5,3 нг/мл) (Рис. 19). Минимальным уровень тестостерона был в сентябре 50% от среднегодового уровня тестостерона (1,5 нг/мл). На НЭБ «Черноголовка» гон у красных рысей начинался обычно несколько раньше, чем у евразийских (на 1-2 недели). Таким образом, для сезонных изменений уровня тестостерона у самцов красной рыси также была характерна относительно небольшая изменчивость в течение года (примерно в 2,6 раза),

а также наличие двух четко выраженных пиков тестостерона в январе и июле-августе.

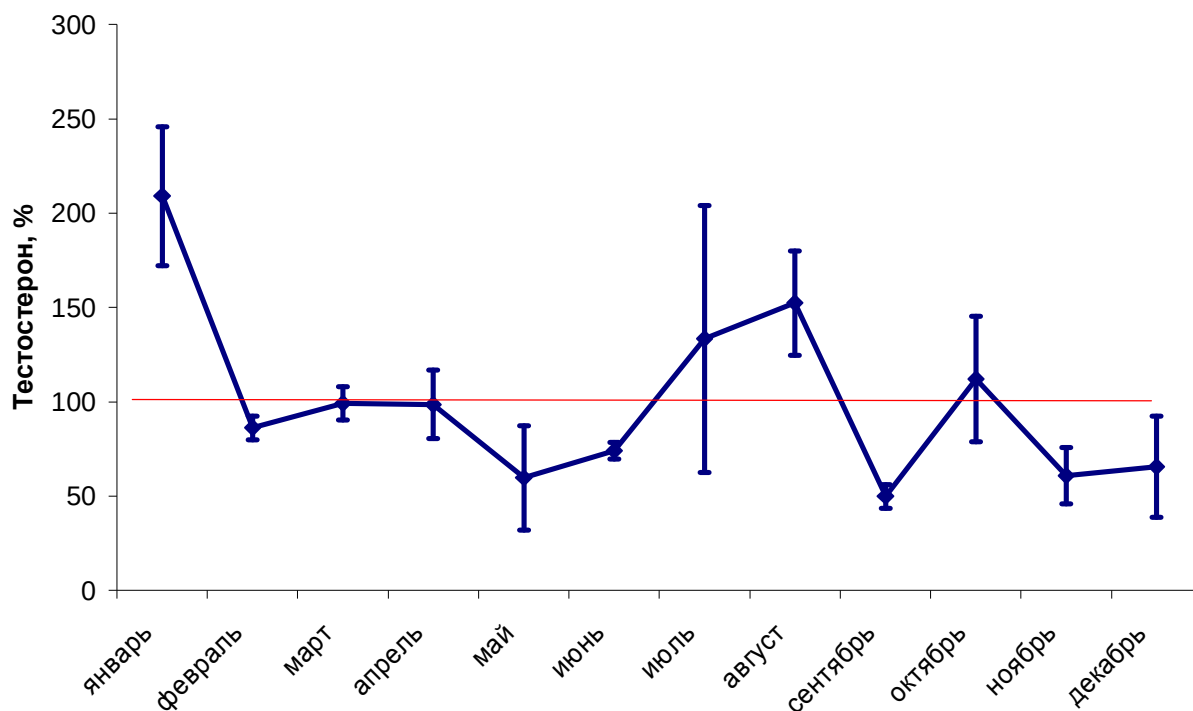


Рис. 19. Сезонные изменения уровня тестостерона у самцов красной рыси в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

Для амурского тигра уровень тестостерона в сыворотке крови взрослых самцов не показывал существенных изменений в течение года (Рис. 20). Средний уровень тестостерона в разные месяцы (у разных животных) составлял от 1 до 7 нг/мл, однако, на относительно небольшой выборке выявить сезонные изменения в уровне тестостерона не было возможности.

Более детальный анализ уровня метаболитов тестостерона в экскрементах животных показал, что у самцов амурских тигров не прослеживается четкой сезонной динамики в эндокринной активности

семенников (Рис. 21). Небольшое увеличение уровня тестостерона от среднегодового отмечено только в июле месяце.

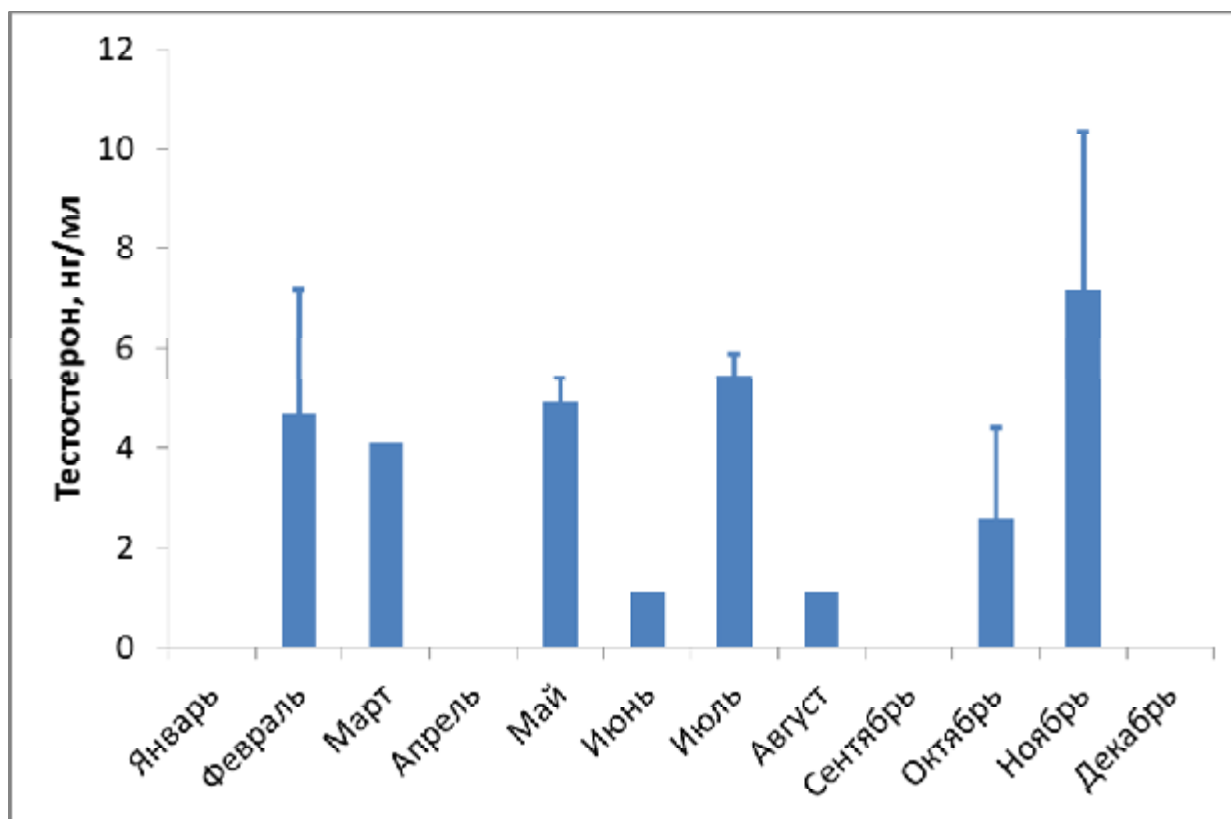


Рис. 20. Уровень тестостерона в сыворотке крови взрослых самцов амурского тигра (n=17).

Для дальневосточных леопардов в неволе также не выявлено существенной сезонной динамики уровня тестостерона в течение года (рис. 22). Некоторое снижение уровня тестостерона у самцов дальневосточных леопардов отмечено в ноябре-январе и июне-июле. В сыворотке крови взрослых самцов леопардов, проанализированных в нашей лаборатории, уровень тестостерона был существенно выше в период с декабря по июль, чем в августе-сентябре (соответственно $6,33 \pm 1,12$ (n=5) и $1,63 \pm 0,41$ (n=3)).

По-видимому, леопарда тоже можно отнести к видам, которые могут размножаться на протяжении большей части года.

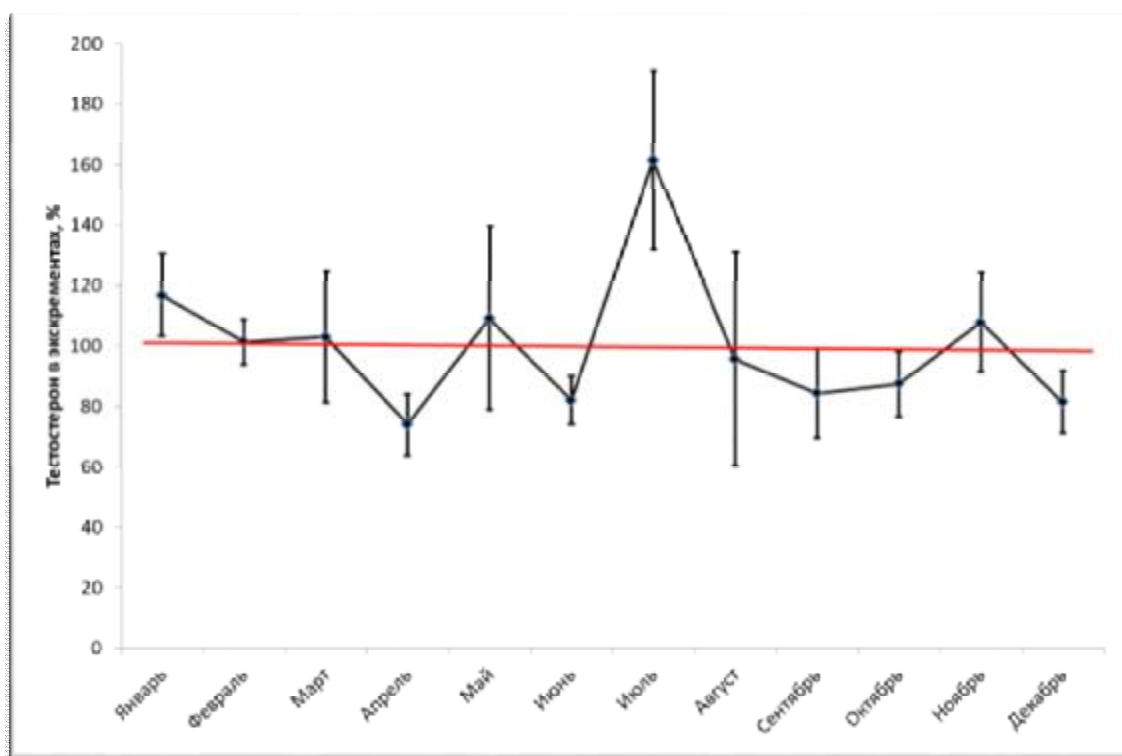


Рис. 21. Уровень тестостерона в экскрементах амурского тигра в течение года (n=5).

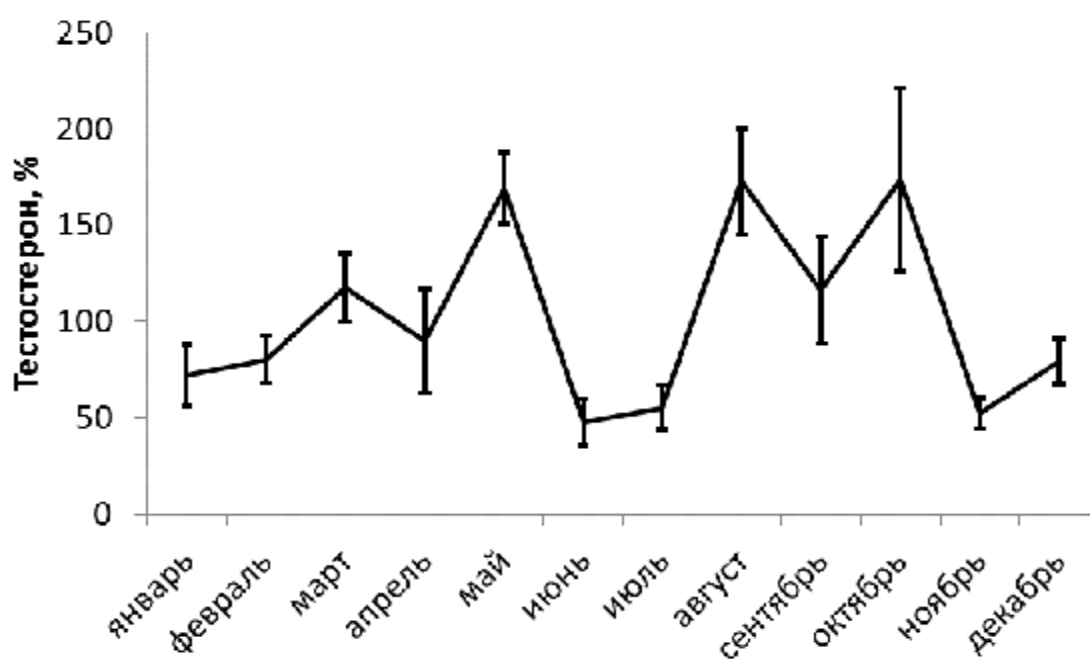


Рис. 22. Уровень тестостерона в экскрементах самцов дальневосточных леопардов (в % от среднегодового уровня).

По-видимому, эндокринная активность семенников у дальневосточного леопарда была примерно одинаковой на протяжении большей части года, что обеспечивало круглогодичную возможность размножения животных.

Необходимо отметить, что мониторинг метаболитов тестостерона и их сезонных изменений в экскрементах кошачьих проводился лишь для единичного числа видов. Кроме уже упомянутой канадской рыси (Fanson et al., 2010a), оценка сезонности изменений уровня тестостерона была проведена для манула, одного из типичных моноэстальных видов кошачьих (Brown et al., 2002). При этом, несмотря почти на четырехкратное увеличение уровня тестостерона у самцов манула в период размножения достоверными сезонные изменения в уровне андрогенов не были (Swanson et al., 1996). Для самцов черноногой и барханной кошек были выявлены сезонные изменения уровня тестостерона с минимумом в летний период, хотя подобные отличия не прослеживались в размере семенников (Herrick et al., 2010). У таких тропических видов, как длиннохвостая кошка и онцилла, сезонных изменений в уровне тестостерона не прослеживается, хотя у оцелота концентрации тестостерона (как и качество спермы) были несколько выше в летний период (Morais et al., 2002). Не было выявлено четких сезонных изменений в уровне андрогенов и у ягуара в юго-восточной Бразилии (Morato et al., 2004).

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

Основываясь на наших данных и данных литературных источников, все виды кошачьих можно разделить на моно-, олиго- и полиэстральные виды (Табл. 2). Первые при этом приходят в эструс, как правило, один раз в году, вторые – несколько раз, но в течение определенного периода года, третьи – приходят в эструс несколько раз в течение всего года. Необходимо отметить, что у ряда видов характер циклирования у самок одного и того же вида может варьировать в различных частях ареала (Say et al., 2002).

Таблица 2. Различные типы сезонных изменений активности половой системы у самок кошачьих.

Тип циклики	Вид	Источники
Моноэстральные	Манул Евразийская рысь Канадская рысь Снежный барс Пиренейская рысь Китайская кошка	Swanson et al., 1996 Найденко, 2005 Fanson et al., 2010b MacCarthy, Chapron, 2003 Goritz et al., 2009 Sanderson et al., 2010
Олигоэстральные	Дальневосточный кот Красная рысь Черноногая кошка Барханная кошка Европейский лесной кот Пампасская кошка Хаус	Павлова. 2010 Stys, Leopold, 1993 Molteno et al., 1998 Гептнер, Слудский, 1972 Гептнер, Слудский, 1972 Silveira, 1995 Гептнер, Слудский, 1972
Полиэстральные	Тигр Леопард	Byers et al., 1990 Cunningham, Gross, 2000

Лев	Brown et al., 1996
Гепард	Graham et al., 1995
Оцелот	Brown, 2006
Онцилла,	Morais et al., 2002
Кот-рыболов	Santymire et al., 2011
Домашняя кошка	Prescott, 1973
Ягуар	Morato et al., 2004
Дымчатый леопард	Yamada, Durant, 1989
Кошка Темминка	Mellen et al., 1989
Сервал	Sunquist, Sunquist, 2002
Каракал	Bernard, Stuart, 1987
Пума	Eaton, Verlander, 1977
Бенгальская кошка	Adachi et al., 2010
Мраморная кошка	Sunquist, Sunquist, 2002
Ягуарунди	De Oliveira, 1998

Для 30 изученных видов (и подвидов) кошачьих с разным типом размножения мы проанализировали их географическое распределение. На рисунке 23 схематично представлены центры ареалов видов/подвидов кошачьих с моно-, олиго- и полиэстральными типами размножения. Хорошо видно, что центры ареалов всех полиэстральных видов кошачьих располагаются в тропических и экваториальных широтах в Южной Америке, центральной Африке и юго-восточной и южной Азии. Таких видов более 50% от проанализированных. Следует отметить, что виды, для которых недостаточно изучен характер размножения, также располагаются в основном в тропиках, как, например, борнеосская кошка или ржаво-пятнистая кошка, а это предполагает, что доля полиэстральных видов среди кошачьих даже выше. Центры ареалов олигоэстральных видов расположены

в более высоких северных и южных широтах. К моноэстральным видам относятся в основном виды, живущие в умеренных широтах или виды, населяющие центральную Азию (ирбис, манул, китайская кошка). Столь четкая географическая дифференцированность видов с разным типом размножения характерна и для других групп млекопитающих: сезонность размножения в умеренных широтах и ее отсутствие в тропиках или на экваторе.

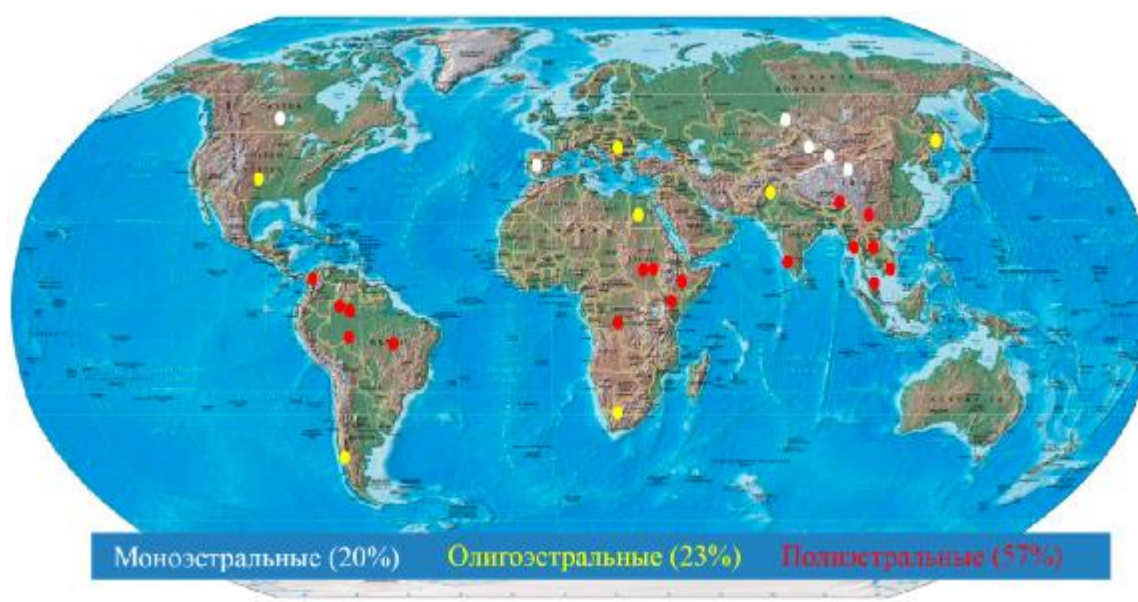


Рис. 23. Центры ареалов видов кошачьих с различным типом размножения.

Оценка сезонной динамики прогестерона была проведена нами в сыворотке крови у четырех видов кошачьих (евразийской и красной рысей, дальневосточного лесного кота и домашней кошки). Для каждого индивидуума оценивали среднегодовой уровень гормонов, рассчитывая его как средний показатель от ежемесячных показателей. Если в какой-то из

месяцев кровь у животного брали несколько раз, то сначала рассчитывали среднемесячный уровень гормона для конкретного индивидуума. Сезонные паттерны изменения гормонального статуса самок в неволе были достаточно сходными для четырех описанных видов. Ни для одного из них уровень прогестерона не оставался постоянным в течение года, однако характер его изменения был видоспецифичным.

У дальневосточного лесного кота максимальным уровень прогестерона в плазме крови был после гона, в период беременности самок (апрель) (Рис. 24). Повышение уровня прогестерона уже в марте было связано с прошедшим гоном, покрытием самок и их беременностью (ложной или истинной). Вместе с тем, увеличение уровня прогестерона у ряда самок уже в феврале не могло быть связано с покрытием животных. Резкое увеличение уровня прогестерона в периферической крови в этот период может быть связано у дальневосточных лесных котов с наступлением спонтанной овуляции, образованием желтых тел и их высокой стероидогенной активностью (Concannon et al., 2009; Jewgenow et al., 2012). Однако не исключено, что подобные изменения могут быть связаны и просто с изменений активности яичников/надпочечников в этот период и не связаны с процессом овуляции.

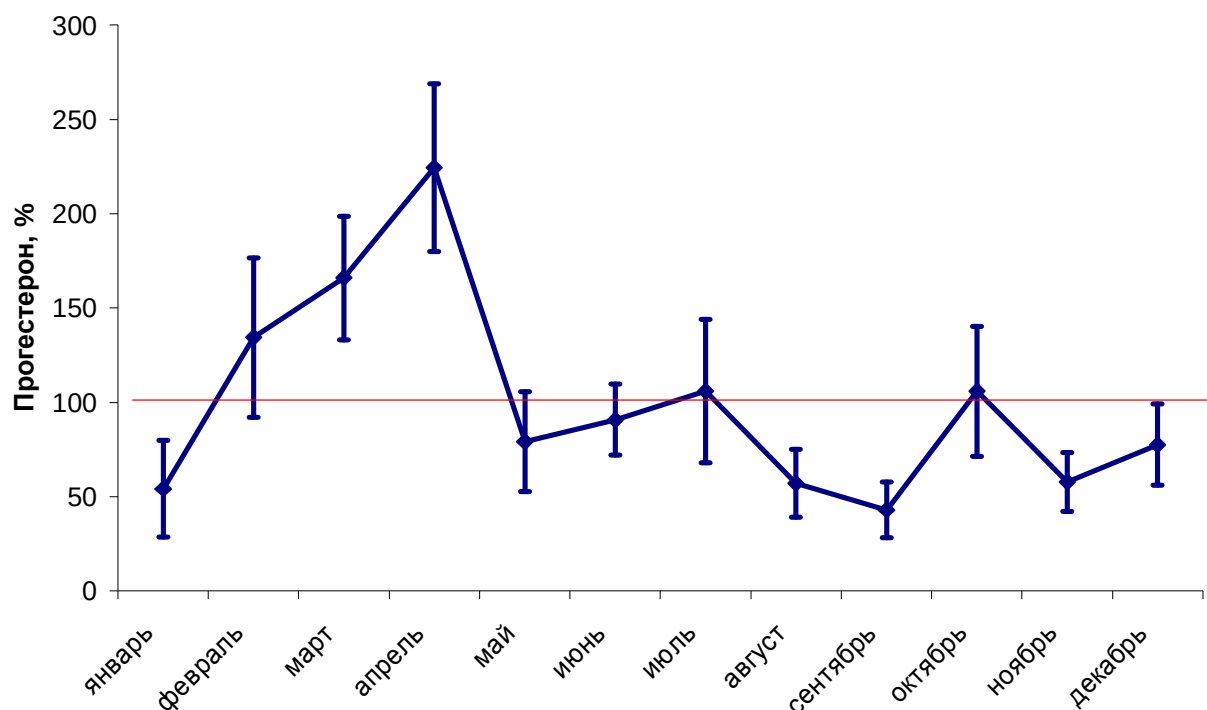


Рис. 24. Сезонные изменения уровня прогестерона у самок дальневосточного лесного кота в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

Необходимо отметить, что в летний период (период лактации) средний уровень прогестерона у самок дальневосточного лесного кота оставался высоким – 79-106% от среднегодового уровня.

У самок евразийской рыси максимальным уровень прогестерона был также в период истинной и ложной беременности (март-апрель) (Рис. 25), достигая 60,4 нг/мл. В мае, после родов он резко снижался, однако оставался достаточно высоким до конца августа (на уровне не ниже 86 % от среднегодового или 10,8 нг/мл). Отсутствие высоких концентраций

прогестерона в феврале, вероятно, свидетельствует о редкости наступления спонтанной овуляции у самок евразийской рыси.

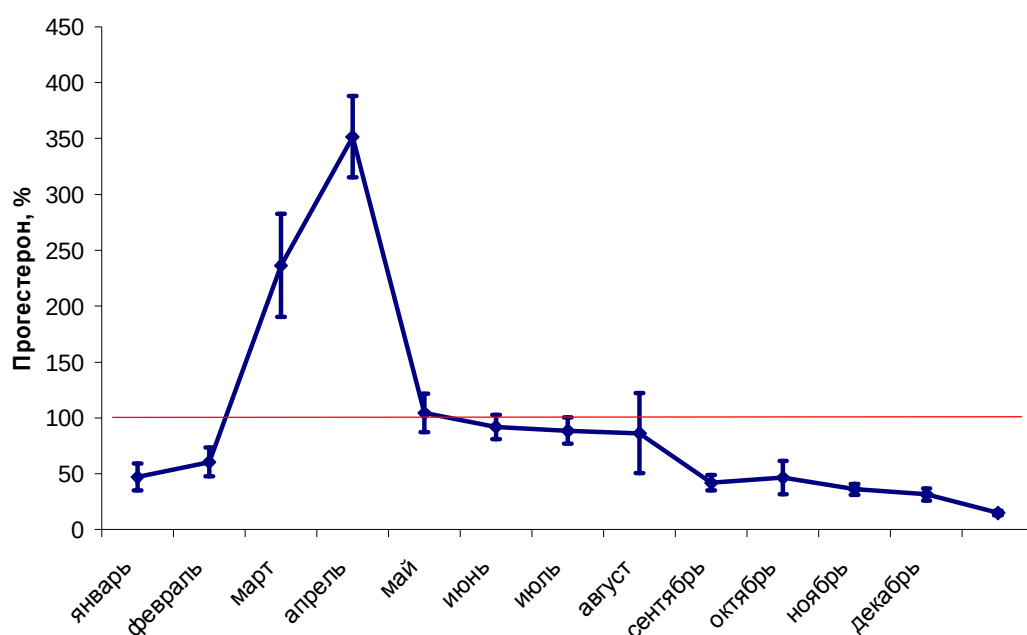


Рис. 25. Сезонные изменения уровня прогестерона у самок евразийской рыси в процентах от среднегодового уровня (красная линия).

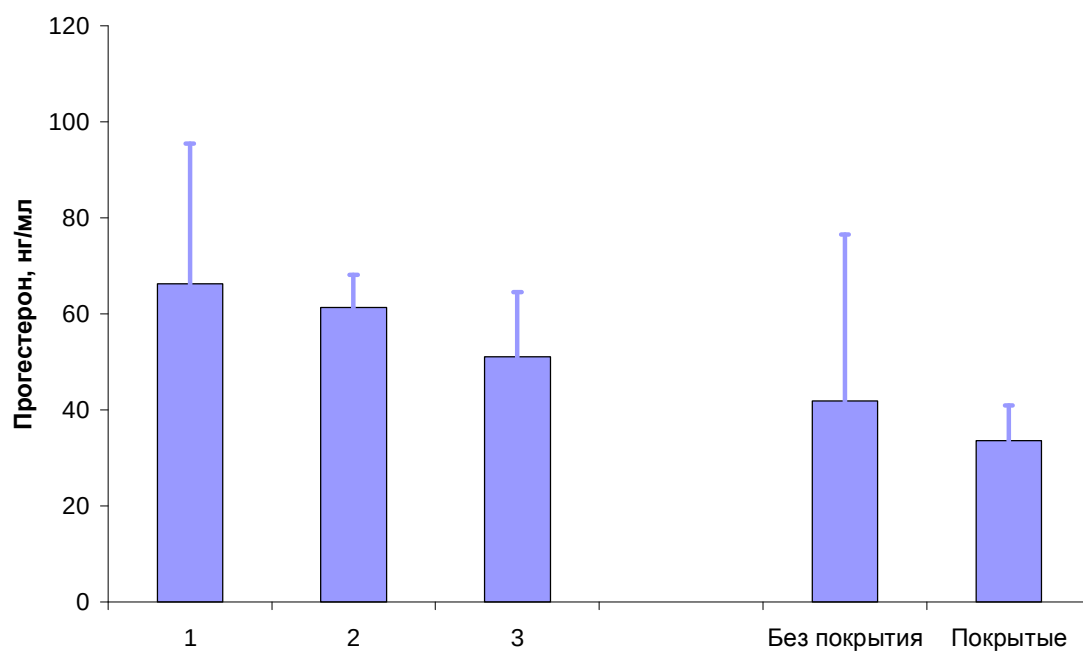


Рис. 26. Средний уровень прогестерона у самок евразийских рысей: беременных и родивших впоследствии 1 (n=2), 2 (n=7) и 3 (n=7) котят (1, 2, 3), покрытых, но впоследствии не родивших (n=8), и самок, не покрытых в период гона (n=2).

Сезонные изменения уровня прогестерона у евразийских рысей и дальневосточных лесных котов носят предсказуемый характер – крайне высокий уровень в марте-апреле за счет покрытия и высоких концентраций в период беременности (или ложной беременности). Мы попытались дифференцировать три группы самок – успешно размножавшихся, покрытых, но впоследствии неродивших котят («ложнобеременных») и непокрытых. В течение первого месяца беременности мы рассчитали средний уровень прогестерона в плазме крови у самок евразийских рысей: беременных (и родивших разное число котят), покрытых в гон, но впоследствии не родивших, и непокрытых самок (Рис. 26). Для последних использовали только данные временного интервала, сходного с первым месяцем беременности у рысей (с 15 марта по 20 апреля каждого календарного года).

Анализ среднего уровня прогестерона у беременных самок с разным размером выводка не выявил достоверных различий (тест Манна-Уитни: $Z=0,29-1,09$, $p=0,28-0,76$), хотя отмечена отрицательная тенденция связи размера выводка и среднего уровня прогестерона. Для целого ряда видов млекопитающих в период беременности показана позитивная корреляция размера выводка с уровнем прогестерона в плазме крови самок (Евсиков и

др., 1991; Michael et al., 1975; Barkley et al., 1979). По-видимому, это характерно в первую очередь для видов, у которых источником прогестерона в беременность является плацента (Bernal, 2001). Средний уровень прогестерона у всех беременных самок рыси составил $57,5 \pm 7,0$ нг/мл, что было больше, чем у покрытых-неродивших и непокрытых самок (беременные-покрытые: $Z=2,14$, $p=0,032$, $n_1=16$, $n_2=8$; беременные-непокрытые $Z=0,70$, $p=0,48$, $n_3=2$). Таким образом, беременные самки имели более высокий уровень прогестерона в плазме крови, чем покрытые, но впоследствии не родившие самки. Он колебался в пределах от 21 до 106 нг/мл. Вместе с тем, результаты однократного анализа не позволяли однозначно дифференцировать таких самок от покрытых, но неродивших, у которых концентрация прогестерона варьировала от 9,5 до 75 нг/мл, хотя обычно не превышала 48 нг/мл. В двух пробах крови, собранных от не спаривавшихся самок, концентрация прогестерона различалась на порядок и составила 7,2 и 76,6 нг/мл.

В период покоя репродуктивной системы рысей после окончания лактации средний уровень прогестерона составлял $7,9 \pm 0,8$ (n=45). Таким образом, концентрация прогестерона в пределах 15-20 нг/мл может служить признаком произошедшей овуляции и, соответственно, стероидогенной активности желтых тел. Точный уровень прогестерона, соответствующий произошедшей овуляции, остается невыясненным, однако, увеличение у не спарившейся самки евразийской рыси концентрации прогестерона до 76,6

нг/мл однозначно говорит о произошедшей овуляции. Поскольку спаривания с самцом в этом случае не было, можно говорить о первом описанном случае спонтанной овуляции у евразийской рыси.

Вместе с тем, спонтанная овуляция у кошачьих, классической группы видов с индуцированной овуляцией (Larivière, Ferguson, 2003), описана у целого ряда видов, в частности у домашней кошки (Gudermuth et al., 1997), льва (Schmidt et al., 1979; 1988), дымчатого леопарда (Brown et al., 1995), леопарда (Schmidt et al., 1988), манула (Brown et al., 2002), кошки-рыболова (Moreland et al., 2002) и длиннохвостой кошки (Morreira et al., 2001). В то же время у ряда других видов кошачьих: тигра (Seal et al., 1985), пумы (Bonney et al., 1981), снежного барса (Schmidt et al., 1993), гепарда (Brown et al., 1996; Verhage et al., 1976), онциллы и оцелота (Morreira et al., 2001), - не было отмечено случаев спонтанной овуляции.

При анализе уровня прогестерона у евразийской рыси в период беременности и после него было показано, что, падая к моменту родов, как и у большинства млекопитающих (Riveros et al., 2009), уровень прогестерона остается стабильно высоким в течение всего периода лактации (Рис. 27).

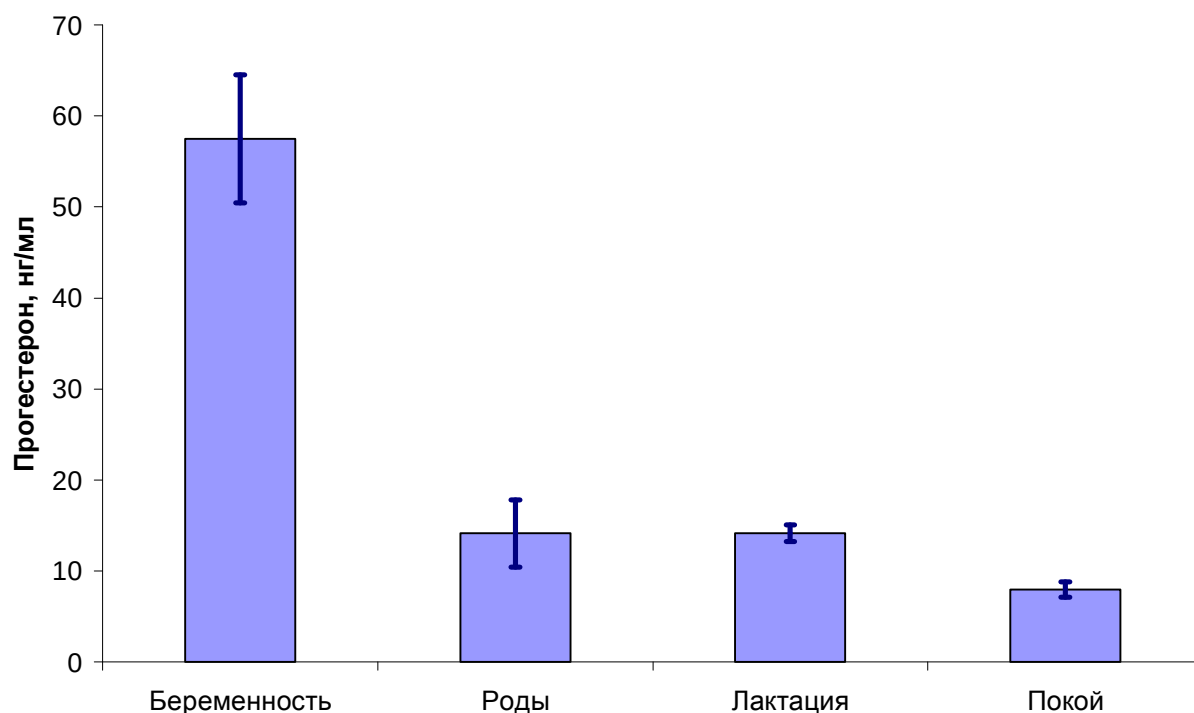


Рис. 27. Средний уровень прогестерона в плазме крови самок евразийских рысей в период беременности, за несколько дней до родов, в период лактации и в период покоя репродуктивной системы (сентябрь-март).

Уровень прогестерона в период лактации у рысей остается стабильно высоким, составляя в среднем $14,2 \pm 0,9$ нг/мл ($n=48$), что подразумевает активный синтез гормона в этот период. После окончания лактации средняя концентрация прогестерона в плазме крови самок рысей снижается примерно вдвое. Так, для девяти самок рысей средний уровень прогестерона в период лактации составил $14,4 \pm 2,1$ нг/мл, тогда как в период покоя репродуктивной системы он был достоверно ниже ($5,9 \pm 1,7$ нг/мл; критерий Вилкоксона для сопряженных пар $Z=2,43$; $n=9$; $p=0,015$).

У самок дальневосточного лесного кота средний уровень прогестерона в период беременности составил $26,9 \pm 8,5$ нг/мл (а при исключении из анализа самки с крайне высоким базальным уровнем прогестерона - $24,0 \pm 5,7$ нг/мл ($n=12$)). Это было лишь ненамного выше уровня прогестерона у покрытых, но впоследствии не родивших самок – $19,3 \pm 5,7$ нг/мл ($n=16$) (Рис. 28). После родов средний уровень прогестерона значительно снижался и сохранялся на уровне $6,6 \pm 1,9$ нг/мл ($n=11$) в течение всего периода лактации. После его окончания средний уровень прогестерона у самок еще снижался, однако недостоверно ($3,5 \pm 1,3$ нг/мл, $n=9$; $Z=1,48$; $p=0,13$).

Концентрация прогестерона в экскрементах самок дальневосточного лесного кота достоверно изменялись в течение года (Friedman ANOVA: $n=5$; $df = 11$; $T=37,4$; $p < 0,001$). Она возрастала в марте ($19,2 \pm 8,2$ мкг/г) и апреле ($24,1 \pm 1,5$ мкг/г), затем ее значения сохранялись на достаточно высоком уровне до сентября с максимальным значением в июне ($25,9 \pm 14,9$ мкг/г). С октября по февраль концентрации прогестерона были минимальными (lim $0,7-4,7$ мкг/г) (Рис. 29).

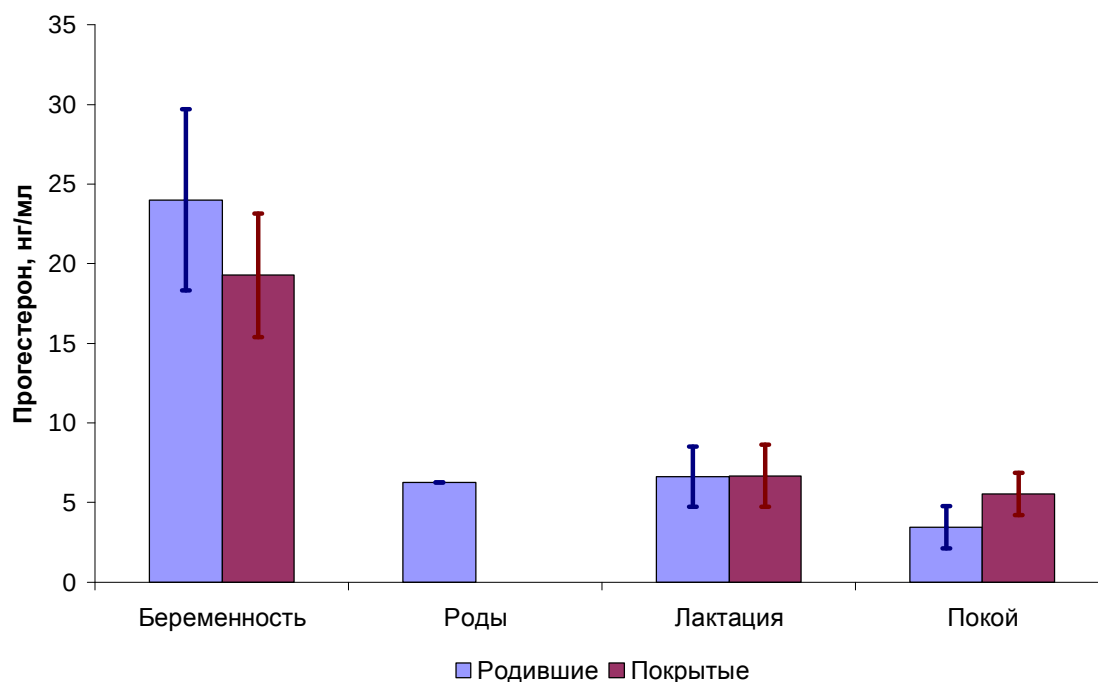


Рис. 28. Средний уровень прогестерона в плазме крови самок дальневосточных лесных котов в период беременности, через несколько дней после родов, в период лактации и в период покоя. Для покрытых самок (но впоследствии не родивших) для периодов беременности и лактации принимались календарные сроки, обычные для размножающихся самок.

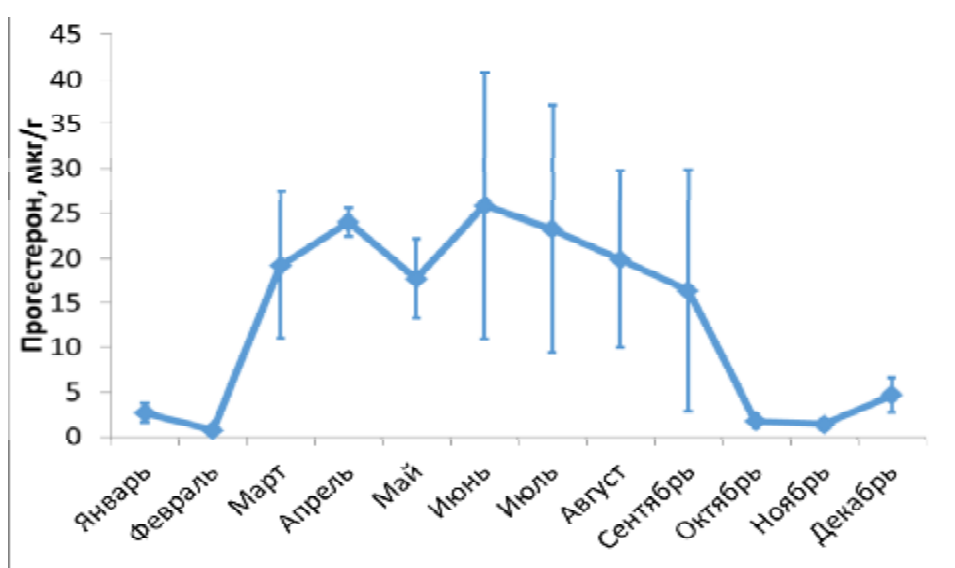


Рис. 29. Изменение концентрации прогестерона в экскрементах самок дальневосточного лесного кота в течение года (n=5). *Friedman ANOVA* - $p < 0,05$; на рисунке приведены средние значения $\pm SE$

Подобный гормональный профиль был обусловлен повторным спариванием и размножением одной из самок (роды в середине июля), что обусловило крайне высокий уровень прогестерона в экскрементах животных в летние месяцы. Мы оценили средний уровень прогестерона у самок дальневосточных лесных котов на разных стадиях репродуктивного цикла (беременность – с момента спаривания до предполагаемой/реальной даты родов (для покрытых/родивших самок), лактация (3,5 месяца после предполагаемой/реальной даты родов), период покоя репродуктивной системы (все остальное время)). Был выявлен постоянный паттерн изменения уровня прогестерона в течение репродуктивного цикла, который был сходным у родивших и покрытых, но неродивших, самок дальневосточного лесного кота. В последнем случае самки, по-видимому, потеряли детенышей в ходе беременности. Концентрации гормона не отличались и по абсолютным значениям. Это позволило объединить всех животных в единую группу (Рис. 30).

Выявлены четкие достоверные различия: в период беременности/ложной беременности уровень прогестерона у самок в экскрементах был достоверно выше, чем в период лактации (критерий Вилкоксона $Z=1,99$; $n=6$; $p=0,046$), и в оба этих периода уровень

прогестерона был выше базального (соответственно $Z=2,20$; $n=6$; $p=0,028$ и $Z=1,99$; $n=6$; $p=0,046$). Таким образом, и у дальневосточных лесных кошек высокий уровень прогестерона сохранялся в период лактации самок, а затем резко снижался. Причем высокий уровень прогестерона поддерживался в этот период и у нерожавших самок, покрытых в период гона.

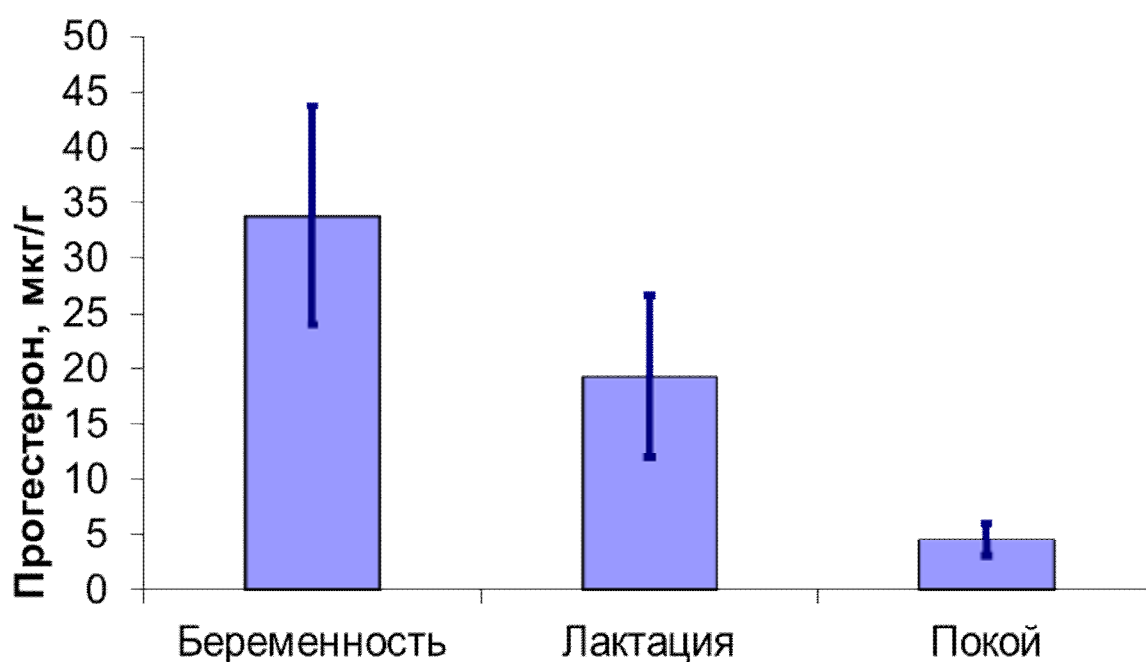


Рис. 30. Средний уровень прогестерона в экскрементах самок дальневосточных лесных котов в период беременности, в период лактации и в период покоя репродуктивной системы.

У домашних кошек средний уровень прогестерона в плазме крови составлял в период беременности $34,0 \pm 2,1$ ($n=18$) нг/мл, резко снижался к родам (Рис. 31) и затем во время лактации не отличался достоверно от такового в период покоя ($Z=0,15-1,33$; $p=0,18-0,88$). Таким образом, паттерн изменения уровня прогестерона после родов у рысей и домашних кошек в

значительной степени отличался. Рыси, в отличие от домашних кошек, на протяжении всего периода лактации поддерживали повышенные концентрации прогестерона.

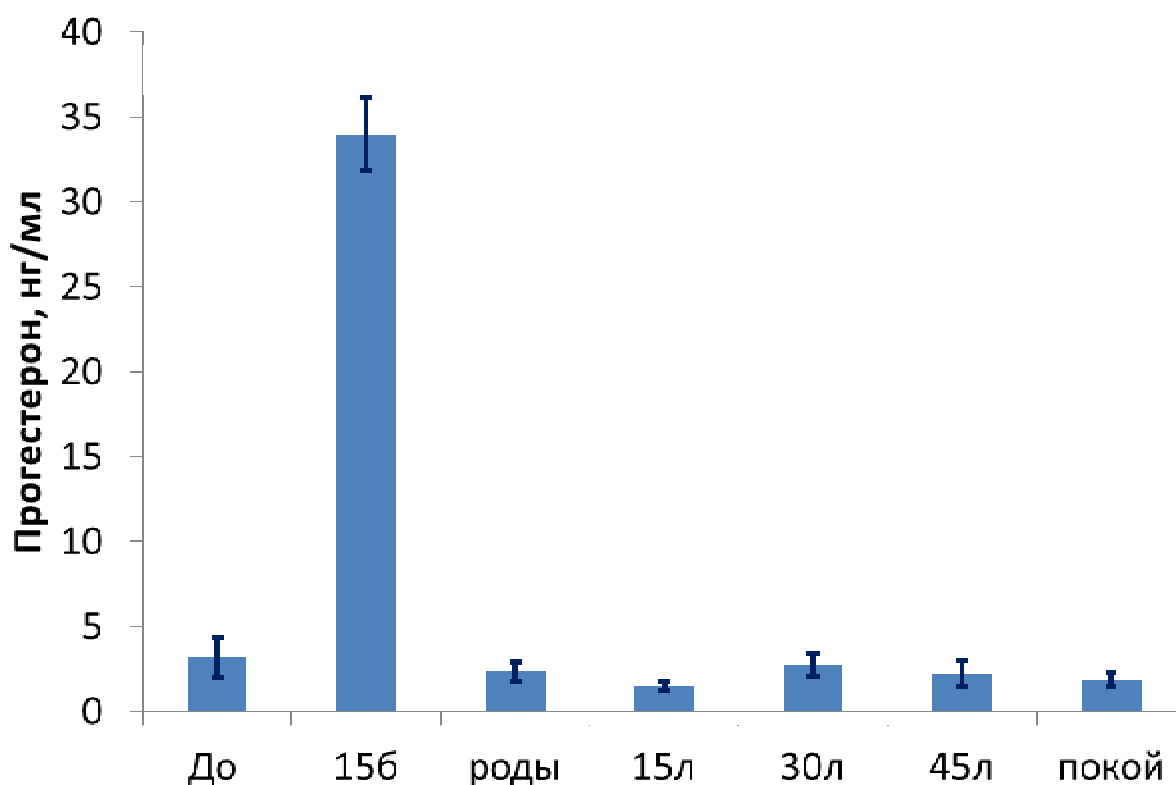


Рис. 31. Средний уровень прогестерона в плазме крови самок домашних кошек до спаривания, в период беременности (15-е сутки), после родов, в период лактации (15-й, 30-й и 45-й дни лактации) и в период покоя половой системы.

При анализе уровня прогестерона в экскрементах домашних кошек повышенный его уровень (выше среднегодового) отмечали в течение весенне-летних месяцев (май-июль) (Рис. 32). Это было связано напрямую с размножением исследуемых самок в этот период (три самки родили в июне,

одна в июле и две в августе). Столь поздние роды определялись поздним покрытием самок, обусловленным экспериментальными условиями.

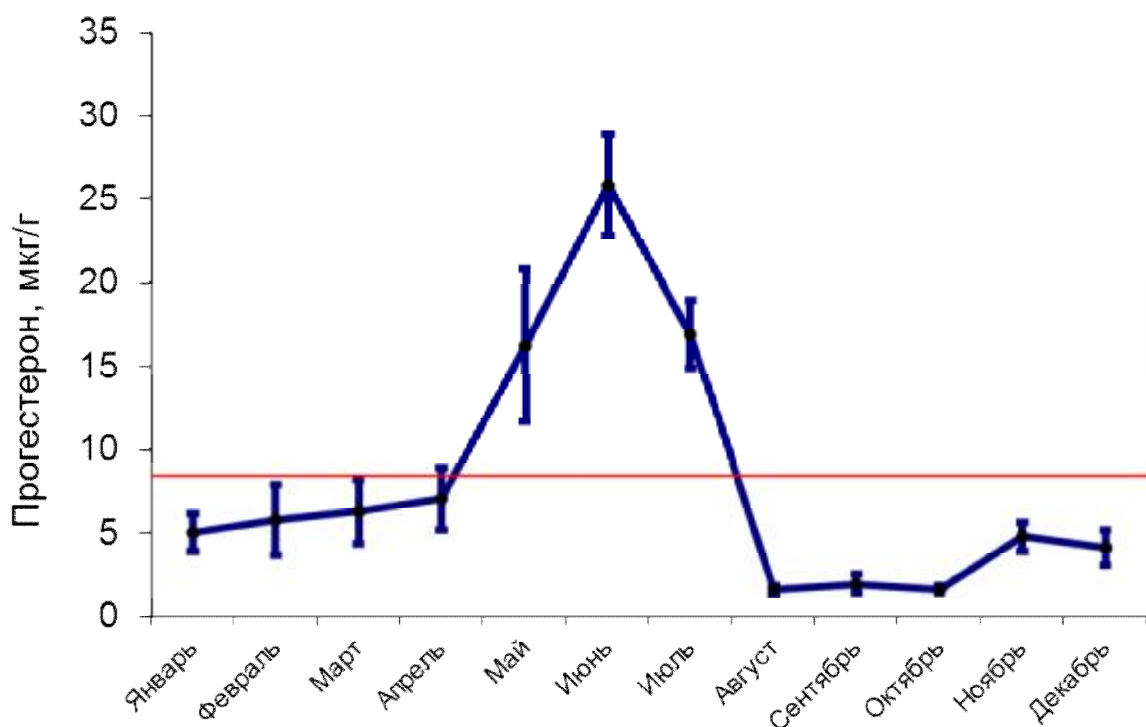


Рис. 32. Сезонные изменения уровня прогестерона в экскрементах самок домашней кошки (красной линией показан среднегодовой уровень) (n=7).

Мы проанализировали гормональные профили (изменение уровня прогестерона в экскрементах самок) самок домашней кошки в зависимости от даты покрытия (Рис. 33).

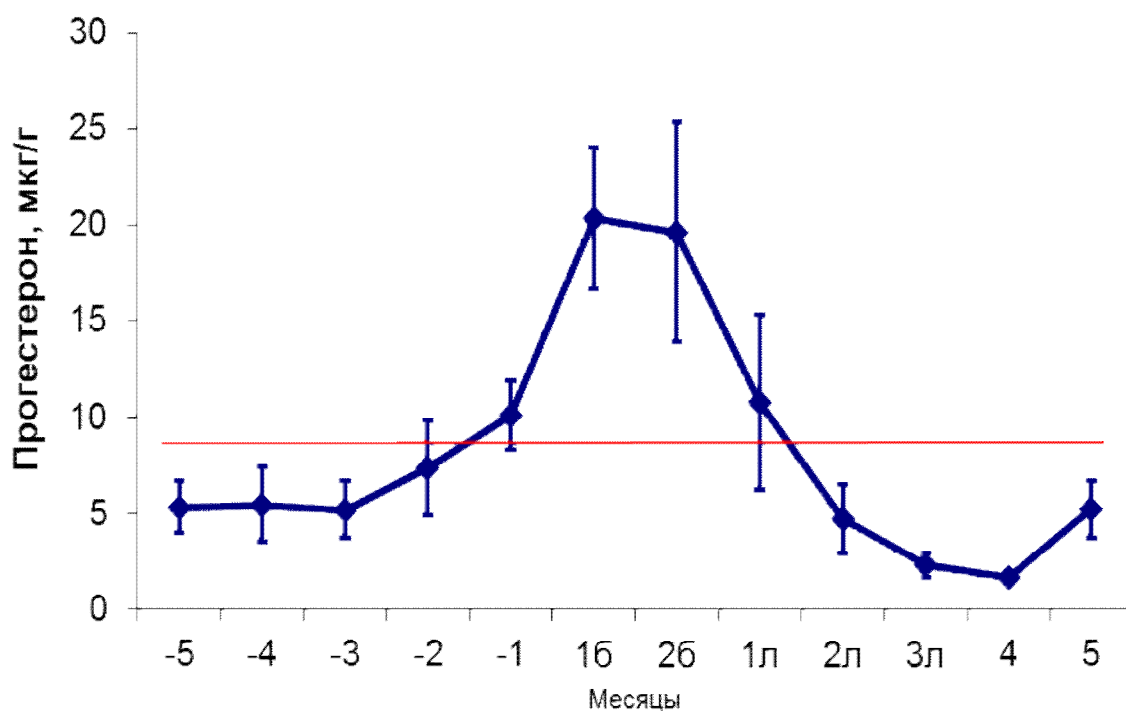


Рис. 33. Сезонные изменения уровня прогестерона в экскрементах самок домашней кошки (красной линией показан среднегодовой уровень) в зависимости от даты размножения самок ($n=5$). По оси абсцисс – месяцы до/после спаривания, в том числе месяцы беременности (б) и лактации (л).

Средний уровень прогестерона в период беременности в экскрементах самок домашних кошек составлял 19,6-20,3 мкг/г экскрементов, что было значительно выше, чем в период первого месяца лактации и выше базального уровня прогестерона (в обоих случаях $Z=2,20$; $n=6$; $p=0,028$). Интересно отметить, что у самок домашних кошек уже за месяц-полтора до спаривания отмечали повышение уровня прогестерона. Можно предположить, что в этот период у ряда особей могла быть отмечена спонтанная овуляция, которая вела к образованию желтых тел и интенсификации выработки прогестерона

организмом. Мы сравнили концентрации прогестерона в экскрементах у пяти родивших самок домашних кошек в период покоя репродуктивной системы (4-5 месяцев после родов или 5-3 месяца до них) с остальными периодами. Ни в один из месяцев лактации уровень прогестерона не отличался достоверно от базального.

Индивидуальные различия наблюдались в изменении гормонального профиля в течение беременности (Рис. 34). В период беременности средний уровень прогестерона достигал $925 \pm 237\%$, то есть возрастал в 9,25 раз, однако, для отдельных самок этот показатель сильно варьировал (3,3-16,3 раза). Необходимо отметить, что паттерны изменения уровня прогестерона отличались у отдельных самок. Резкое увеличение уровня прогестерона через две недели после спаривания (в 3,3-8,9 раз) отмечено у трех самок (Бонни, Плазма, Маска) из пяти. У одной самки значительное увеличение уровня прогестерона произошло только к 26 суткам беременности (Гамета, в 6 раз). Еще у одной самки (Мышь) спаривание проходило на фоне высокого уровня прогестерона, что могло быть связано с уже произошедшей спонтанной овуляцией. Две другие самки, спаривание у которых отмечено при высоком уровне прогестерона впоследствии не размножились.

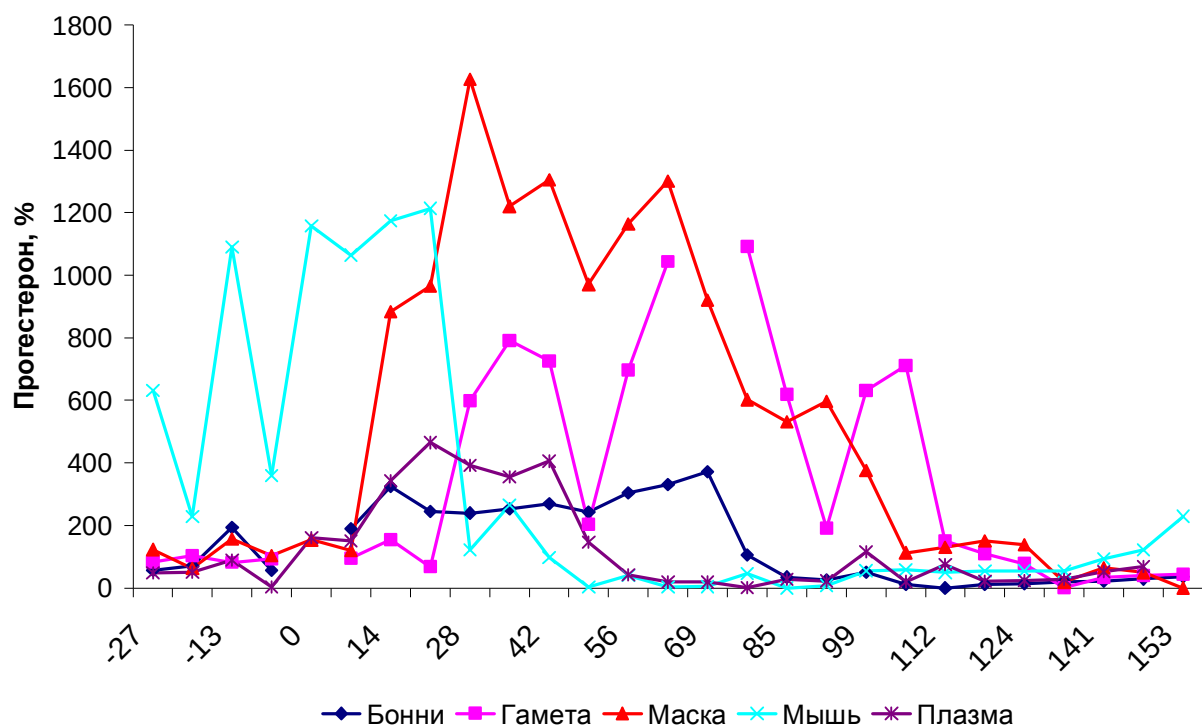


Рис. 34. Сезонные изменения уровня прогестерона в экскрементах отдельных самок домашней кошки (в % от среднебазального уровня). По оси абсцисс – сутки относительно даты спаривания.

У двух самок уровень прогестерона резко снижался уже в последней трети беременности (к 42 дню у Мыши и к 56 дню у Плазмы), после родов уровень прогестерона оставался на уровне не более 75% от базального практически до конца периода лактации. У одной самки уровень прогестерона резко упал после родов (Бонни, 76 день на графике и примерно 10 дней после родов). У двух других самок высокий уровень прогестерона сохранялся относительно долго (у Маски снижался к 106 дню (40 дней после родов), у Гаметы - к 112 дню (46 дней после родов)). Таким образом, у трех из пяти кошек уровень прогестерона снижался до базального практически

сразу после родов (или до них), у двух остальных он поддерживался на относительно высоком уровне еще примерно 40 дней после родов. Это значительно меньше, чем описано для евразийской рыси и дальневосточного лесного кота, у которых высокий уровень прогестерона сохраняется до конца лактации (до 3-3,5-месячного возраста котят).

Необходимо отметить, что у отловленной лактирующей тигрицы на территории Уссурийского заповедника (тигрятам было не менее 2,5 месяцев) уровень прогестерона в сыворотке крови составил 51,3 нг/мл, тогда как у других диких и зоопарковских самок тигра, которые не имели маленьких тигрят, он составлял $14,1 \pm 4,7$ (n=6). Таким образом, можно предположить, что у самок тигра сохраняется высокий уровень прогестерона после родов. У беременной самки тигра (за 2,5 недели до родов) средний уровень прогестерона составлял 147,95 нг/мл.

Гормональные циклы самок диких видов кошачьих изучаются в последние годы весьма интенсивно. В настоящий момент подобные описания составлены более чем для половины представителей семейства. Подробные картины изменений в течение года уровней прогестерона и эстрадиола были получены для тигра, гепарда, дымчатого леопарда, ирбиса, леопарда, манула, кота-рыболова, длиннохвостой кошки, онциллы, оцелота, бенгальской кошки, черноногой кошки, сервала, каракала, красной и канадской рысей, льва, ягуара (Verhage et al., 1976; Shille et al., 1991; Czekala et al., 1994; Brown

et al., 1994-1996, 2002; Moreira et al., 2001; Moreland et al., 2002; Graham et al., 2006; Fanson et al., 2010b; Putranto, 2011; Umapathy et al., 2013).

Мы описали изменчивость концентраций эстрадиола и прогестерона еще для двух видов рысей (евразийской и пиренейской) (Goritz et al., 2009), провели сравнительный анализ метаболизма прогестерона у всех четырех видов рода (Dehnhard et al., 2010), а также детально описали циклику половых гормонов у подвида бенгальской кошки (дальневосточный лесной кот), существенно отличающейся от нее образом жизни. Наряду с тем, что это позволило классифицировать указанные виды как моно- и олигоэстральные, высокий уровень прогестерона в период лактации в первую очередь у евразийской рыси позволил предположить уникальность функционирования желтых тел у этого вида кошачьих.

3.3. Особенности функционирования желтых тел у кошачьих

Желтые тела образуются в яичниках самок млекопитающих на месте созревшего фолликула после того как происходит прорыв его стенки и овуляция яйцеклетки. Образующиеся на их месте желтые тела активно начинают принимать участие в синтезе прогестерона (Cook et al., 1967; Taverne, 2001; Rekawiecki, Kotwica, 2007), гормона необходимого для имплантации оплодотворенной яйцеклетки, поддержания беременности и

нормального развития эмбрионов (Siiteri et al., 1977; Milligan, Finn, 1997; Bazer et al., 2008). За несколько дней до наступления родов уровень прогестерона в плазме крови резко снижается, что собственно и приводит к началу родового процесса (Raggi et al., 1999; Bernal, 2001; Brown, 2006). После родов желтые тела снижают свою функциональную активность, что ведет к поддержанию базального уровня прогестерона в организме, синтезируемого в основном яичниками и надпочечниками.

Функционирование желтых тел наиболее полно изучено у домашней кошки, у которой они, согласно морфологическим оценкам, прекращают свою функциональную активность в течение 4 недель после родов (Dawson, 1946). У псевдобеременных самок лютеолизис начинается примерно с 21 дня после овуляции и длится около 40 суток (Paare et al., 1975), что в принципе сходно с процессом и у беременных самок (Verhage et al., 1976), и ведет к резкому снижению уровня прогестерона в плазме крови животных и его метаболитов в экскрементах. У отдельных индивидуумов поддерживается достаточно высокий уровень прогестерона в течение еще 30-40 дней после родов, что, собственно, и отмечалось нами у домашних кошек. Однако у дальневосточного лесного кота повышенный уровень прогестерона сохраняется в течение всего периода лактации. У евразийской и пиренейской рысей, как показано нами, высокий уровень прогестерона сохраняется как минимум в течение полугода после родов (Goritz et al., 2006; Jewgenow et al.,

2012). Оценить функционирование желтых тел в этот период можно только при помощи лапароскопии или ультразвукового оборудования.

В отличие от большинства других видов кошачьих (Brown et al., 1994), диагностика беременности у рысей не может проводиться на основании подъема уровня метаболитов прогестерона в экскрементах (Pelican et al. 2006) или моче животных (Dehnhard et al. 2008; Jewgenow et al. 2009). У обоих видов рысей (как, впрочем, и у канадской рыси (Fanson et al., 2010b)) лютеальная активность обнаруживалась не только в период беременности, но и у спарившихся небеременных особей, а также лактирующих самок. Нам удалось подтвердить лютеальную активность яичников после размножения ультразвуковым обнаружением желтых тел (Рис. 35) и выявлением повышенного уровня прогестерона у евразийских (см. выше) и пиренейских рысей в июне-июле и ноябре-декабре соответственно. Это хорошо согласуется с результатами наших исследований концентраций стероидных метаболитов в экскрементах и моче рысей (Jewgenow et al. 2006b, 2009; Dehnhard et al. 2008).

Типичный сезонный профиль гормонов яичников у евразийских рысей показывает отсутствие значительных подъемов прогестерона и эстрогенов перед спариванием, позитивную корреляцию концентраций метаболитов прогестерона и эстрогенов в экскрементах, что отмечено и у ряда других кошачьих (Brown, 2006), увеличение этих концентраций в период

беременности, снижение их к периоду родов и поддержание на достаточно высоком уровне в период лактации.

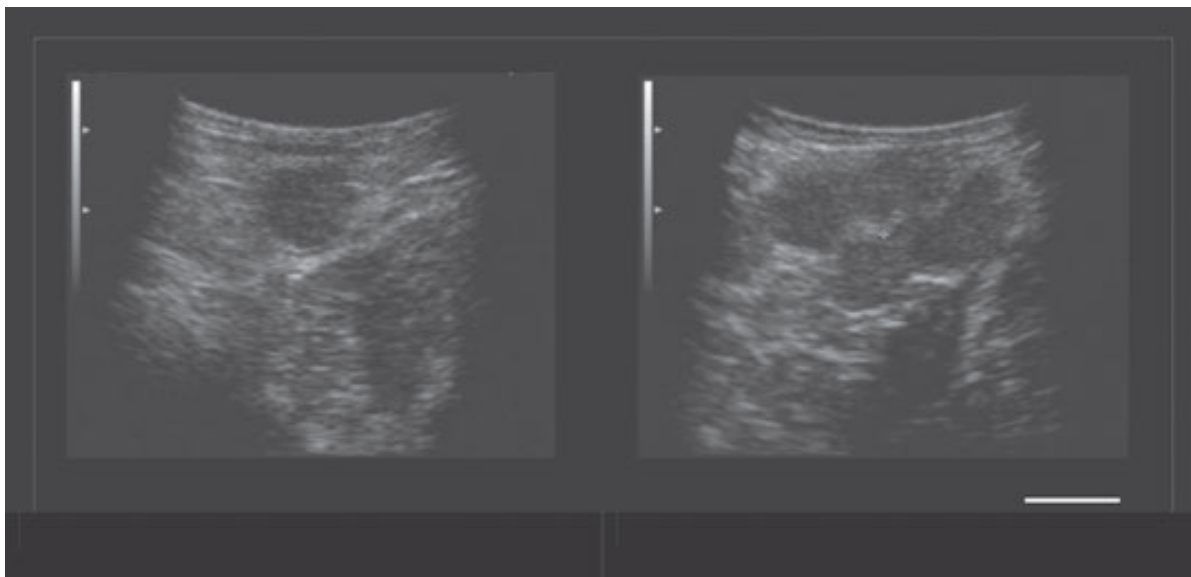


Рис. 35. Желтые тела евразийской рыси на УЗИ (на левом снимке – 1 желтое тело, на правом – пять).

Высокий уровень прогестерона в период лактации и соответственно наличие активных желтых тел в период лактации и после нее – уникальное явление для кошачьих. Вне периода размножения уровень прогестерона у самок трех видов рысей составил около 5 нг/мл (Goritz et al., 2009), однако в течение беременности концентрация была в 4-10 раз выше (у евразийских рысей - 61.1 ± 13.3 нг/мл; у пиренейских - 17.0 ± 10.1 нг/мл; красной рыси - 28.4 нг/мл). Мы предположили, что в период лактации прогестерон имел в основном овариальное происхождение, поскольку в этот период функционировало множество желтых тел, выявленных методом УЗИ, и его концентрации отражали увеличенный объем лютеальной ткани после

спаривания (Goritz et al., 2009). Средний уровень прогестерона коррелировал со средним объемом лютеальной ткани (корреляция Спирмена $r=0.927$, $p<0.01$). Последующие исследования зарубежных коллег подтвердили эти предположения (Jewgenow et al., 2012). Таким образом, объем лютеальной ткани, рассчитанный суммируя сферический объем всех желтых тел, может быть дополнительным параметром, описывающим лютеальную активность индивидуумов. Не очень высокий, но устойчиво повышенный уровень прогестерона может функционировать как механизм обратной связи, инактивируя фолликулогенез. Это может объяснить механизм трансформации нормального полиэстрального цикла, свойственного большинству кошачьих, в моноэстральный, характерный для рысей. Это хорошо согласуется со строгой сезонностью в активности половых желез и у самцов евразийской рыси, описанной нами (Goeritz et al. 2006; Jewgenow et al. 2006a; Erofeeva et al., 2014). Продолжительное использование экзогенного прогестерона (или его производных) часто применяется для контрацепции кошачьих (Concannon, Lein 1983; Concannon, Meyers-Wallen 1991), подавляя функции яичников, хотя они и приводят к патологиям матки (Munson 1993). Достоверная корреляция уровней эстрогенов и прогестерона, показанная в наших работах (Goritz et al., 2006; Dehnhard et al., 2010), возможно может отражать роль эстрогенов, в поддержании прогестероновых рецепторов и чувствительности к прогестерону у рысей, и, предположительно у кошачьих в целом.

Яичники у молодых рысей были маленькими по размеру (средний объем яичника в мм³: 110.4 ± 70.5 у красной рыси; 160.7 ± 91.3 у пиренейской рыси; и 288 у евразийской) и без желтых тел. Концентрации прогестерона как правило были очень низки (<0.5 нг/мл). Обследованные взрослые рыси, у которых не наблюдали спаривания, не имели желтых тел, что предполагает у рысей индуцированный тип овуляции (однако, нами был описан случай спонтанной овуляции). Частые спаривания животных при разведении их в неволе увеличивают число овулировавших яйцеклеток и средний размер выводка у евразийских рысей (Naidenko et al., 2007). Среднее число желтых тел, определенных при помощи УЗИ после родов, составило 4,6±0,4 (n=30) and 5.3±1,2 (n=19) у евразийских рысей и пиренейских рысей соответственно. У обоих видов среднее число желтых тел было значительно большим, чем средний размер выводка (средний размер выводка у евразийской рыси был 2.6 котенка и у пиренейской рыси 2.1). Остается неясным, вызывается ли подобное расхождение отсутствием оплодотворения яйцеклеток после овуляции, пост-имплантационными потерями или новой овуляцией яйцеклеток.

Ультразвуковые исследования, проведенные на рысях, позволяют предположить, что желтые тела развиваются после овуляции в середине зимы (пиренейская рысь) или марте (евразийская рысь) и функционируют в течение всего периода лактации (евразийские рыси) или до ноября (пиренейские рыси). Их функциональная роль в этот период у рысей

окончательно невыяснена, но мы предполагаем, что повышенный уровень прогестерона может предотвращать наступление нового эструса, ограничивая таким образом сезон размножения серединой зимы (у пиренейских рысей) или мартом (евразийская рысь), в отличие от олигоэстральной красной рыси.

Интересно отметить, что выявленная зависимость объема лютеальной ткани и уровня прогестерона в плазме крови рысей не проявляется при расчете корреляции числа желтых тел и уровня прогестерона в плазме крови самок рысей. В период беременности прослеживалась определенная недостоверная положительная корреляция ($k=0,26$; $n=11$; ns) между уровнем прогестерона в плазме крови животных и числом желтых тел. Это вполне объяснимо, так как в период беременности, наряду с желтыми телами, активное участие в выработке прогестерона принимает плацента. При этом последняя, возможно, производит большее количество прогестерона, чем лютеальная ткань, что нивелирует корреляционные зависимости уровня прогестерона от числа функционирующих желтых тел. При этом, число эмбрионов, вероятно, могло значительно отличаться от числа желтых тел (см. следующий раздел).

В период лактации и после нее (с мая по октябрь) взаимосвязь уровня прогестерона в плазме крови и общего числа функционирующих желтых тел не была выражена ($k=0,14$; $n=26$; ns). Однако мы показали, что средний уровень прогестерона был напрямую связан с объемом лютеальной ткани у животного, а размер желтых тел у отдельных рысей различался в 2,5-4 раза,

что соответственно приводило к отсутствию достоверных корреляций количества желтых тел у рысей с общим объемом лютеальной ткани и уровнем прогестерона.

В период лактации выявлены положительные достоверные корреляции в уровне прогестерона и эстрадиола в плазме крови самок рысей ($k=0,73$; $n=19$; $p<0,05$). Это необычный паттерн изменения двух женских половых гормонов совпадает с тем, что отмечено после проведения неинвазивного мониторинга уровня их метаболитов у различных видов рысей (Goritz et al., 2006; Pelican et al., 2009; Fanson et al., 2010b; Dehnhard et al., 2010), и ряда других кошачьих, например, оцелота (Brown, 2006). Это в значительной степени усложняет подходы к неинвазивному мониторингу беременности у этих видов кошачьих. Концентрации обоих гормонов в плазме крови в период лактации были скоррелированы с уровнем тестостерона у самок (соответственно, прогестерон - $k=0,79$; $n=19$; $p<0,05$ и эстрадиол $k=0,84$; $n=19$; $p<0,05$).

В качестве альтернативы для мониторинга беременности кошачьих предлагалось использовать уровень релаксина (гормона, продуцируемого в основном плацентой) в моче кошачьих, однако, этот метод применим, как правило, лишь после 20-го дня беременности (Stewart, Stabenfeldt, 1985; de Haas van Dorsser, 2007; Jewgenow et al., 2009). Однако, сбор образцов (мочи) для диагностики беременности у диких кошачьих достаточно трудоемкая процедура, практически невозможная в природе. Для диагностики

беременности по образцам экскрементов было предложено использовать метаболиты простагландинов, в первую очередь простагландина F2 α , также продуцируемого плацентой, как правило, с тридцатого дня беременности (Briggs et al., 1990) и обладающего большой лютеолитической активностью. Было показано, что уровень метаболитов простагландинов позволяет диагностировать беременность у всех видов кошачьих (Finkenwirth et al., 2010; Dehnhard et al., 2012), а нами показано, что у шести из восьми протестированных видов кошачьих метаболиты простагландинов были идентичны (Dehnhard et al., 2014). Таким образом, разработанный метод позволяет проводить определение беременности у кошачьих и дифференцировать ложную и истинную беременность.

Простагландины играют важную роль в лютеолизисе желтых тел, обеспечивая, таким образом, понижение уровня прогестерона в плазме крови животных. Однако в наших экспериментах у евразийской рыси даже введение экзогенных простагландинов не приводило к существенному снижению уровня прогестерона и рассасыванию желтых тел (Painer et al., 2014).

Глава 4. Роль системы спариваний в регуляции репродуктивного успеха

4.1. Половое поведение кошачьих

Для большинства тропических видов кошачьих характерно отсутствие строгой сезонности в размножении (лев, ягуар, сервал, леопард, тигр), даже в том случае если они обитают в умеренных широтах (амурский тигр, дальневосточный леопард). Однако, для нескольких видов кошачьих, обитающих в умеренных широтах (в первую очередь – евразийской и канадской рысей, манула и, в меньшей степени, рыси красной) характерно строго сезонное размножение.

На успешность размножения млекопитающих оказывает влияние множество факторов, в том числе негативных, реализующих свое воздействие через повышение уровня глюкокортикоидных гормонов. Высокий уровень глюкокортикоидов оказывает негативный эффект на концентрации половых гормонов (Nepomnaschy et al., 2004; Lin et al., 2014; Michel, Bonnet, 2014), сперматогенез (Lin et al., 2014), своевременное наступление овуляции (Liu et al., 2012), протекание беременности (Young et al., 2006; Breuner et al., 2008), в том числе и у кошачьих (Terio et al., 2004). В наших исследованиях была показана отрицательная взаимосвязь уровня кортизола с плодовитостью самок домашних кошек (Рис. 36): у самок с более высоким уровнем кортизола в период гона (и после него) впоследствии появлялись выводки меньшего размера (обычно 1-3 котенка).

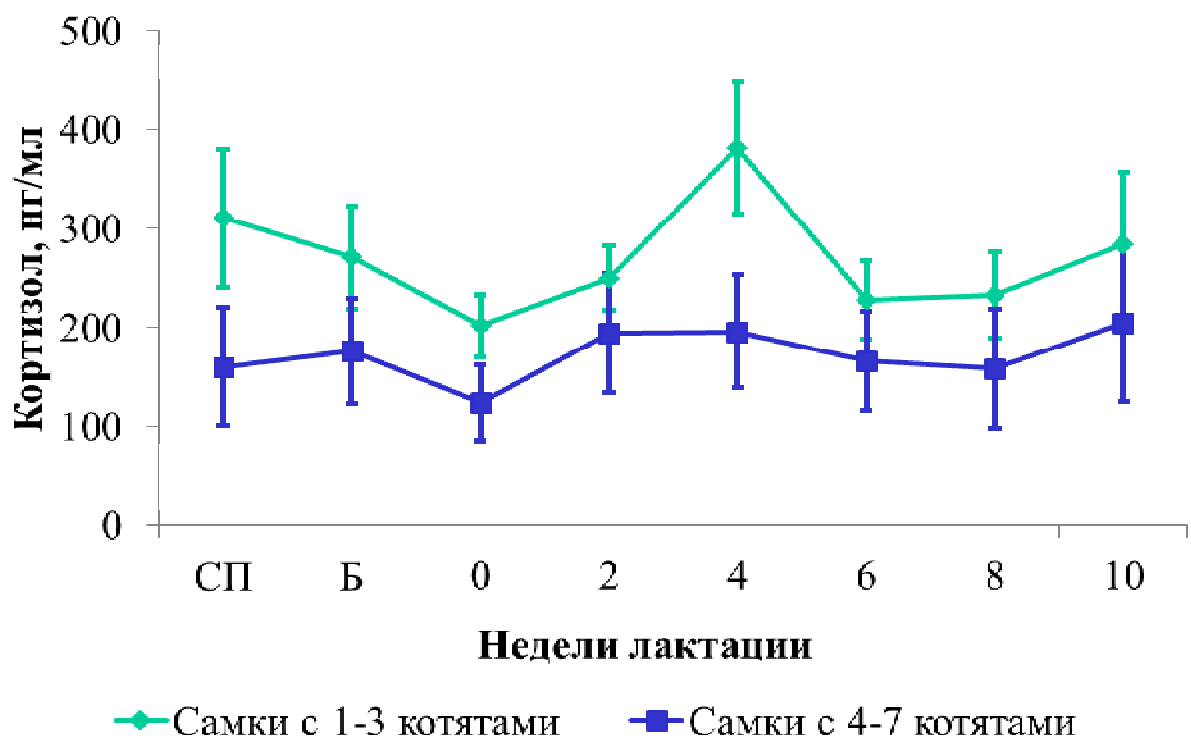


Рис. 36. Средний уровень кортизола в плазме крови у самок домашней кошки, рожавших маленькие (1-3 детеныша) и большие (4-7 котят) выводки. СП – в день спаривания, Б – на 15 день беременности.

Кошачьи – группа видов, ведущих в основном одиночный образ жизни, и считающаяся классическим примером семейства с индуцированным типом овуляции. Выброс в кровь лютеотропного гормона и овуляция у самок происходит после спаривания с самцом и стимуляции во время спаривания влагалища самки. Для более интенсивной стимуляции на пенисе самцов присутствуют разнообразные шипики и крючки (Рис. 37).



Рис. 37. Пенис евразийской рыси.

У одиночных видов хищных млекопитающих, в том числе и кошачьих, самки широко и непредсказуемо распределены в пространстве, а самцы далеко перемещаются в поисках рецептивных самок, защищая их в течение эструса (части или всего периода) (Clutton-Brock, 1989). Для некоторых одиночных видов описана полигинная система спариваний. Например, у черного хоря (*Mustela putorius*), у которого территория самца перекрывается с территориями одной-двух самок, самки спариваются именно с этим самцом (Lodé, 2001), а самец, в свою очередь, с несколькими самками. Однако, у большинства одиночных видов кошачьих индивидуальные участки достаточно большого размера, и сложно представить, что самцы могут

монополизировать доступ к самкам. Так, например, у самки амурского тигра описан участок обитания площадью до 900 км² (Рожнов и др., 2011), у евразийской рыси может составлять 90-800 км² (Schmidt et al., 1997; Linnell et al., 2001; Rozyłowicz et al., 2010).

По-видимому, для большинства одиночных видов млекопитающих преобладающей системой спариваний является *промискуитет*. По крайней мере, это описано для всех кошачьих, которые ведут одиночный образ жизни (Larivière, Ferguson, 2003). Для гепардов, самцы которых образуют коалиции, также описана промискуитетная система спариваний (Gottelli et al., 2007). Для домашней кошки, пространственная организация популяций которой крайне изменчива, описана широкая вариация в системах спаривания от моногамии до промискуитета, в зависимости от плотности популяций (Say et al., 2002).

В связи со скрытым образом жизни наблюдения за ухаживанием и половым поведением кошачьих в природе в значительной степени затруднены. Визуальные наблюдения известны для домашней кошки и льва. Для остальных видов кошачьих данные из природы отрывочны, основаны на результатах радиопрослеживаний, случайных наблюдениях или результатах генетического анализа. Известно, что в природе частота контактов самок пум с самцами возрастает примерно за месяц до гона и остается достаточно высокой еще в течение месяца после него (Hornocker, 1969). У кошачьих несколько самцов могут преследовать самку в период гона. Так, например, у

евразийской рыси несколько самцов в период гона следуют за самкой (Желтухин, 2003), при этом самцы дерутся друг с другом (Яблонский, 1905). Драки самцов из-за самок неоднократно отмечали и у одичавших домашних кошек (Dards, 1983), у которых в период гона также отмечены спаривания с несколькими самцами (до 9) (Ishida et al., 2001).

Драки самцов у млекопитающих в период гона часто связаны со стремлением монополизовать самок на этот период (Voigt et al., 2008; Lupold et al., 2014). Можно предположить, что победитель в подобных драках получает возможность монополизовать возможность спаривания с самкой, однако это не совсем так. Самки у кошачьих во время эструса могут спариваться с несколькими самцами (Birkhead, 2000; Lariviere, Ferguson, 2003). У пиренейской рыси в природе отмечали ситуацию, когда за самкой в эструсе следовало два самца. При этом один из самцов, по-видимому, доминантный, спаривался с самкой на протяжении суток, не подпуская второго самца (агрессивных контактов между самцами не отмечено, но из-за трудности визуальных наблюдений они могли быть пропущены). Однако по истечении суток доминантный самец оставил самку и ушел, а самка начала спариваться со вторым самцом (Lopes-Bao, личное сообщ.).

Наиболее известным примером промискуитетной системы спариваний у кошачьих является домашняя кошка. Следует отметить, что при крайне низкой плотности популяции (примерно 1,5 особи на 1 км²) для кошек характерна моногамная система спариваний (Say et al., 2002). Однако в

крупных городах, где плотность животных доходит до 3000 особей на 1 км², наблюдается совершенно иная картина. Самцы и самки принимают для спариваний до 9 различных партнеров (Yamane, 1998; Ishida et al., 2001). Примерно в 83% выводков домашней кошки, проанализированных в городах Швеции, выявлено множественное отцовство, т.е. в одном выводке присутствовали детеныши от нескольких самцов (Liberg, Sandell, 1988). Множественное отцовство в природе описано и в популяции гепарда, где 47% выводков с двумя и более котятами были рождены от двух самцов (Gotteli et al., 2007). При этом необходимо отметить, что спаривания с несколькими самцами далеко не всегда ведут к множественному отцовству (Naidenko et al., 2007ab). Таким образом, от 83 до 100 % кошек при высокой плотности популяций в городах спариваются с несколькими самцами. Значительное увеличение доли выводков с множественным отцовством описано в связи с увеличением плотности популяции одичавших кошек и во Франции. В городских районах (плотность - 2091 особей/км²) доля таких выводков была значительно выше, чем в сельских районах (234 особей/км²): соответственно 77 и 10%. При этом, если в сельских районах в одном выводке были детеныши максимум от двух самцов, то в городах отмечены выводки с котятами от 4-5 разных самцов (Say et al., 1999). Последствия отцовства для будущего пространственного распределения животных пока не выяснены (Schmidt et al., 2016).

Промискуитетная система спаривания так или иначе проявляется у представителей всех семейств хищных млекопитающих (Isvaran, Clutton-Brock, 2007). Считается, что самка, спариваясь с несколькими партнерами, может увеличить свой репродуктивный успех за счет выбора более подходящего партнера, улучшая таким образом качество своего потомства (Jennions, Petrie, 2000; Gotteli et al., 2007).

Несмотря на то, что кошачьи хорошо размножаются в зоопарках, детальное описание полового поведения у разных видов кошачьих отсутствует. Безусловно, лучше всего оно описано для домашней кошки, у которой эструс продолжается обычно 5 дней, самки в день спариваются до 30 раз, продолжительность одной садки составляет 0,5-5 минут, хотя продолжительность собственно спаривания составляет 5-15с (Hart, Pedersen, 1991). Во время спаривания интенсивная стимуляция влагалища самки обеспечивается, в том числе, и за счет специальных шипиков, расположенных на пенисе самцов, развитие которых напрямую определяется андрогенами (Aronson, Cooper, 1966, 1967). У ряда видов млекопитающих отмечено влияние социального статуса самца на размер *os baculum* (Lemaitre et al., 2012). Как правило, у домашней кошки продолжительность между первым и вторым спариванием составляет около получаса, в течение первых суток отмечается 20-30 спариваний, а затем в течение нескольких дней спаривания идут с увеличивающимся интервалом между ними (Beaver, 1992).

Насколько велики различия в интенсивности проявления полового поведения у разных видов кошачьих неизвестно. Существуют отдельные данные, что частота спариваний у кошачьих варьирует более чем на порядок: число спариваний за сутки у ягуара составляет в среднем 100 копуляций, у пумы – 70 копуляций, тогда как красные рыси и оцелоты спариваются в среднем только 5 и 10 раз соответственно (Larivière, Ferguson, 2002). Однако, по-видимому, эти показатели не могут рассматриваться как базовые для данных видов из-за относительно небольших выборок, использованных в данных работах. Евразийские рыси, по нашим данным спариваются за весь период эструса в среднем $29,8 \pm 5,9$ раз ($n=6$). Это минимальные показатели, связанные с перебоями в работе видеорегистрирующей аппаратуры. Если же рассчитать средние показатели с учетом средней частоты спариваний, то эти показатели составят $33,5 \pm 5,4$ спариваний за время эструса. Таким образом, в среднем в период эструса самки рысей спариваются 30-34 раза, однако этот параметр может значительно варьировать у отдельных самок – от 16 до 54 спариваний за период эструса. Средняя продолжительность эструса (с момента первого спаривания до последнего) составила у самок рысей $68,5 \pm 18,8$ ч (19,7-130,4 ч) при успешном покрытии (1-5,5 суток). Если самка не была покрыта, то эструс мог продолжаться до 6-7 суток.

Частота спариваний существенно менялась у евразийских рысей в течение эструса. В первые часы она была максимальной и составляла в среднем $6,0 \pm 1,5$ ч за первые 6 часов эструса (примерно одно спаривание за ч),

но постепенно снижалась в течение первых двух суток (Рис. 38). Уже через сутки эта частота снижалась до $3,4 \pm 0,9$ ч, а после вторых суток и до конца эструса находилась на уровне 1-1,7 спариваний за 6 ч.

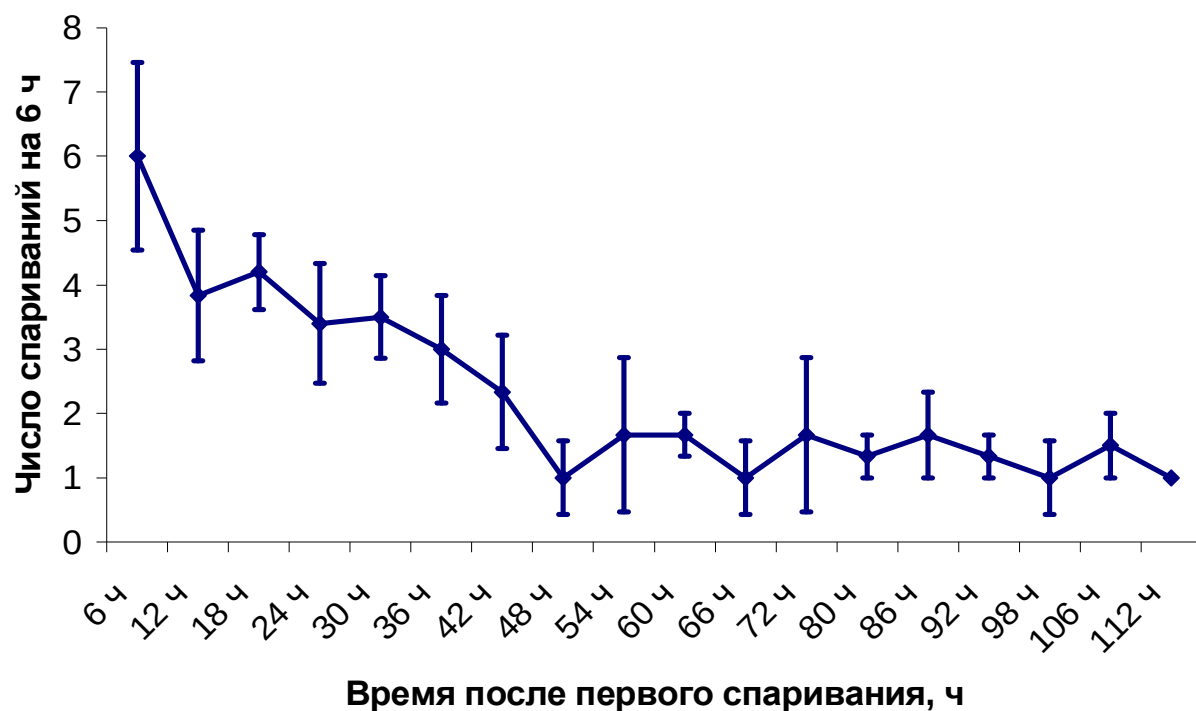


Рис. 38. Среднее число спариваний у самок рысей в течение эструса.

Соответственно, средний интервал между спариваниями также значительно изменялся после первых двух суток эструса. Если в первые 6 часов после начала спариваний он составлял в среднем $1,04 \pm 0,20$ ч, то по истечении первых двух суток средний интервал между спариваниями варьировал в пределах 4,36-7,44 ч. Существовали четкие индивидуальные различия в продолжительности таких интервалов у отдельных самок, поэтому мы рассчитали их изменения в процентах от среднего, характерного для каждой самки (Рис. 39). После двух суток эструса средняя

продолжительность интервалов между спариваниями у самок резко возрастала (тест Манна-Уитни $Z=2,842$, $n_1=7$; $n_2=5$; $p=0,004$). Таким образом, по истечении первых двух суток у рысей снижается частота спариваний, и достоверно увеличиваются интервалы между ними. Все это говорит об ослабевании эструса через определенный период (первые 48 часов) (Найденко, Ерофеева, 2004).

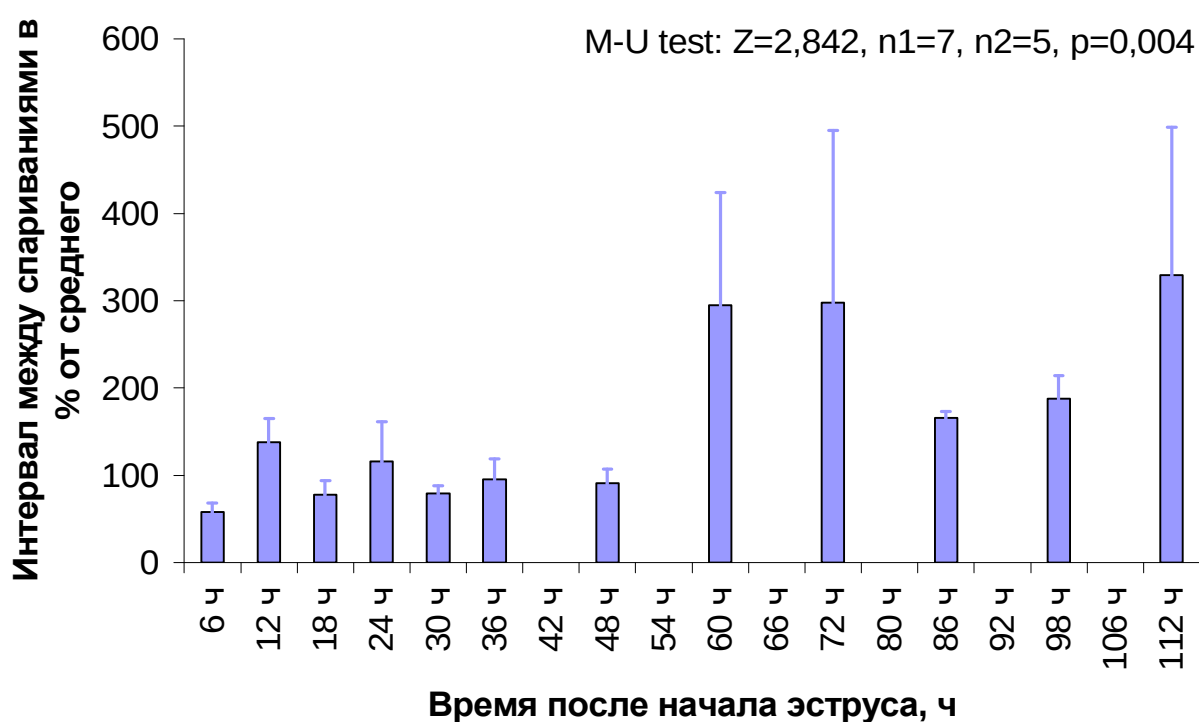


Рис. 39. Средняя продолжительность интервала между спариваниями у рысей в процентах от среднего показателя, рассчитанного для каждой самки.

Средняя продолжительность спариваний у отдельных самок значительно варьировала по годам, изменяясь иногда более чем в три раза (3,2 раза). Отчасти это могло быть связано с особенностями самцов,

ссаживаемых с самками, однако, и при спаривании с одним и тем же самцом средняя продолжительность спариваний могла различаться более чем в 2,5 раза. Это позволило нам рассматривать каждый год как отдельную независимую точку при проведении статистической обработки. Данные по продолжительности спариваний были собраны для 11 самок рысей (30 сезонов). Средняя продолжительность садки составила 137 ± 15 с (пределы 68-450 с). Собственно, продолжительность спариваний была значительно меньше, так как указанное время отсчитывалось с момента начала садки и захвата самцом заগ্রивка самки, включая в себя целый ряд поведенческих элементов, еще до начала коитуса. Вместе с тем, для домашней кошки с индуцированным типом овуляции показано, что собственно захват самки без спаривания как такого может вести к стимуляции овуляции у самок (Windle, 1939; Gudermuth et al., 1997; Concannon et al., 2009).

Индуцированный характер овуляции практически у всех кошачьих, подразумевает выброс большего количества лютеотропного гормона в плазму крови после множественных спариваний (Concannon et al., 1980). Более высокий и продолжительный пик концентрации лютеотропного гормона теоретически может приводить к овуляции большего числа яйцеклеток у самок. Мы попытались протестировать эту гипотезу, сравнив общее число спариваний у каждой самки в период гона с числом желтых тел после него. Была выявлена достоверная положительная корреляция этих двух параметров (корреляция Спирмена $R=0,51$; $n=19$; $p<0,05$) (Рис. 40).

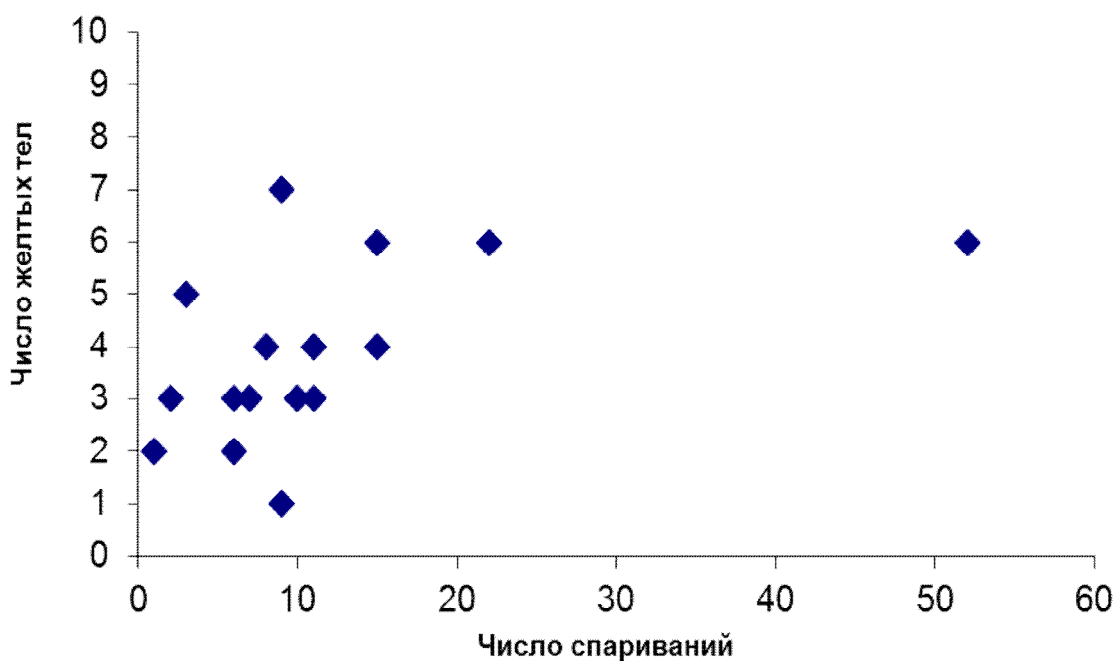


Рис. 40. Число желтых тел у самок рысей в зависимости от числа спариваний с самцами в период эструса.

Таким образом, при более интенсивных спариваниях у самок евразийских рысей происходит интенсификация овуляции, что может вести к увеличению репродуктивного успеха животных. Вместе с тем, плодовитость самок напрямую зависела от используемой системы спариваний. Нам удалось показать, что в неволе плодовитость самок рысей не зависела от возраста животных (Однофакторный ANOVA: $F=1,16$; $p=0,33$) (Рис. 41). В частности, у впервые размножающихся двухлетних самок она составляла $2,5 \pm 0,3$ котенка на самку ($n=6$), в то время как у самок в возрасте 3-11 лет составляла 2,0-2,6 котенка на самку ($n=6-9$). У самок в возрасте 12-15 лет плодовитость самок составляла 1,3-2,3 котенка, однако, в каждом возрасте размер выборки составлял лишь 2-3 выводка.

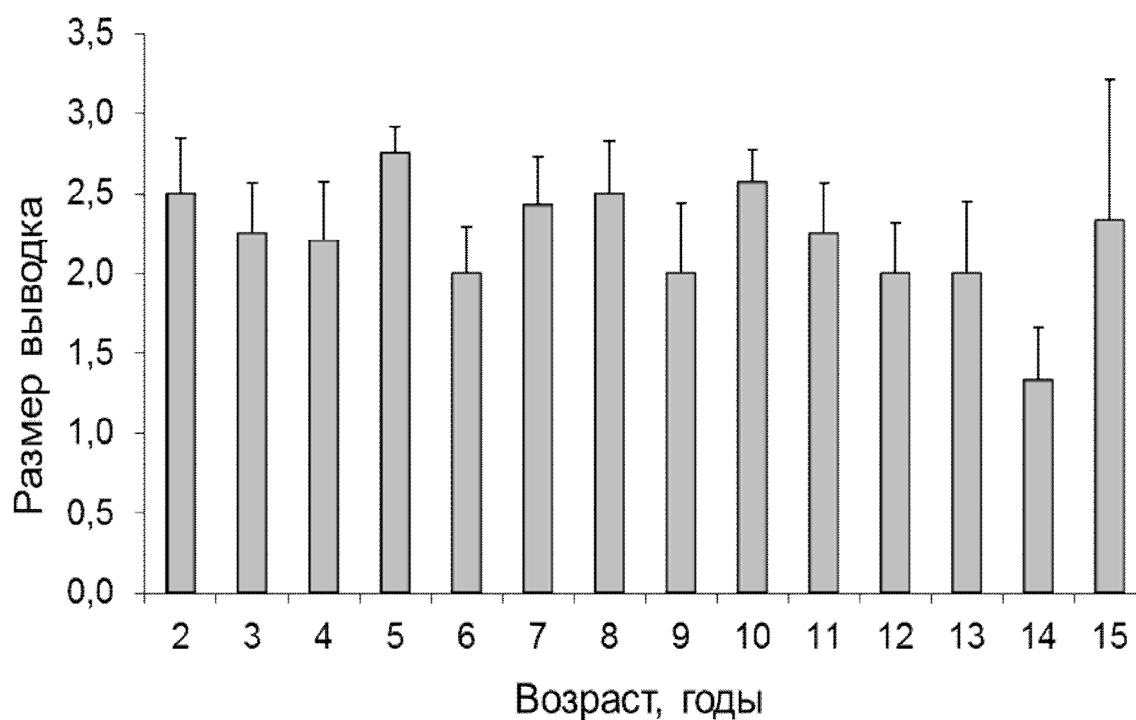


Рис.

41. Средний размер выводка у самок евразийских рысей в зависимости от их возраста (n=87 выводков/198 котят).

Таким образом, средний размер выводка у рысей с возрастом значительно не менялся. Это позволило использовать для дальнейшего анализа самок всех возрастов. Было показано, что в экспериментальных ссаживании с двумя самцами средний размер выводка у самок был достоверно большим, чем у самок, спаривавшихся с одним самцом (Рис. 42). Средний размер выводка у таких самок достоверно увеличивался примерно на 20 % и составлял $2,54 \pm 0,17$ (n=24) (у самок, спарившихся с одним самцом, – $2,09 \pm 0,11$ котят ($t=2,29$; $n=44$; $p=0,025$)). Увеличение размера выводка при спариваниях с двумя самцами составляло примерно 22%.

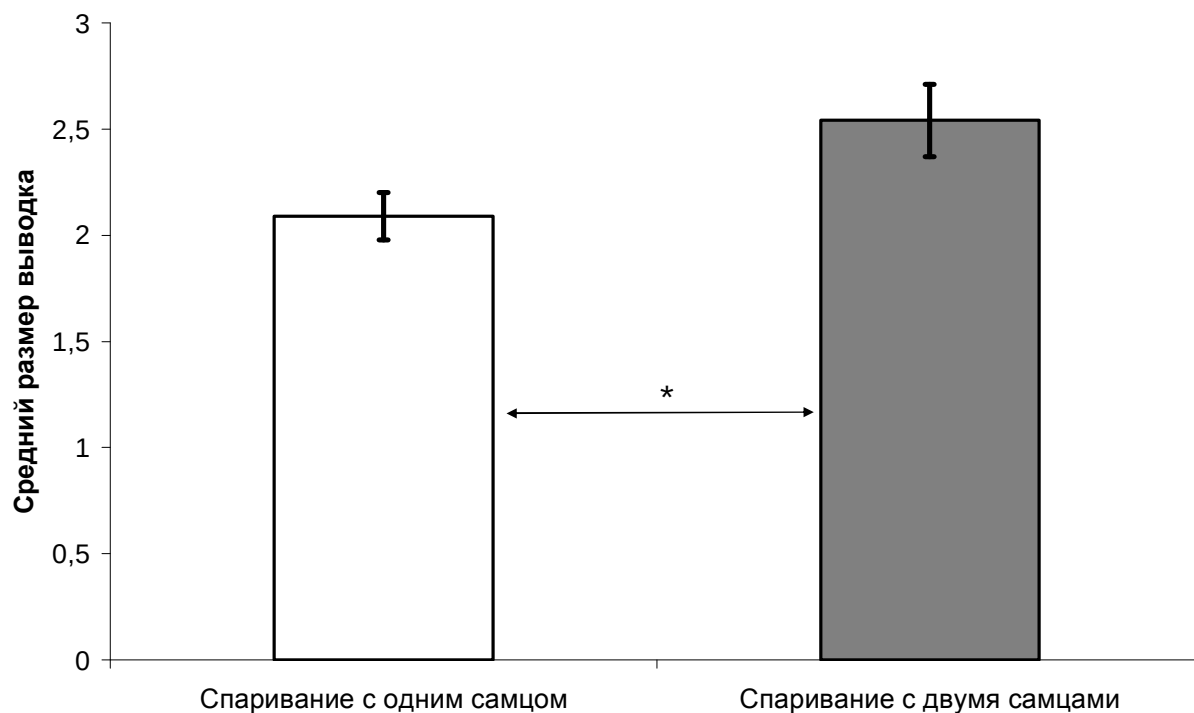


Рис. 42. Средний размер выводка у самок евразийских рысей, спаривавшихся с одним самцом и с двумя самцами.

Абсолютно такая же закономерность была выявлена нами и для домашних кошек, размер выводка у которых в экспериментальных условиях также возрастал (Рис. 43). Среднее увеличение размера выводка при спариваниях с двумя самцами у домашних кошек составило 43%. Показано, что при спаривании с двумя самцами размер выводка у домашних кошек достоверно возрастает: с $3,0 \pm 0,3$ котенка до $4,3 \pm 0,5$ котенка ($n_1=18$; $n_2=10$; $Z=1,96$; $p=0,049$).

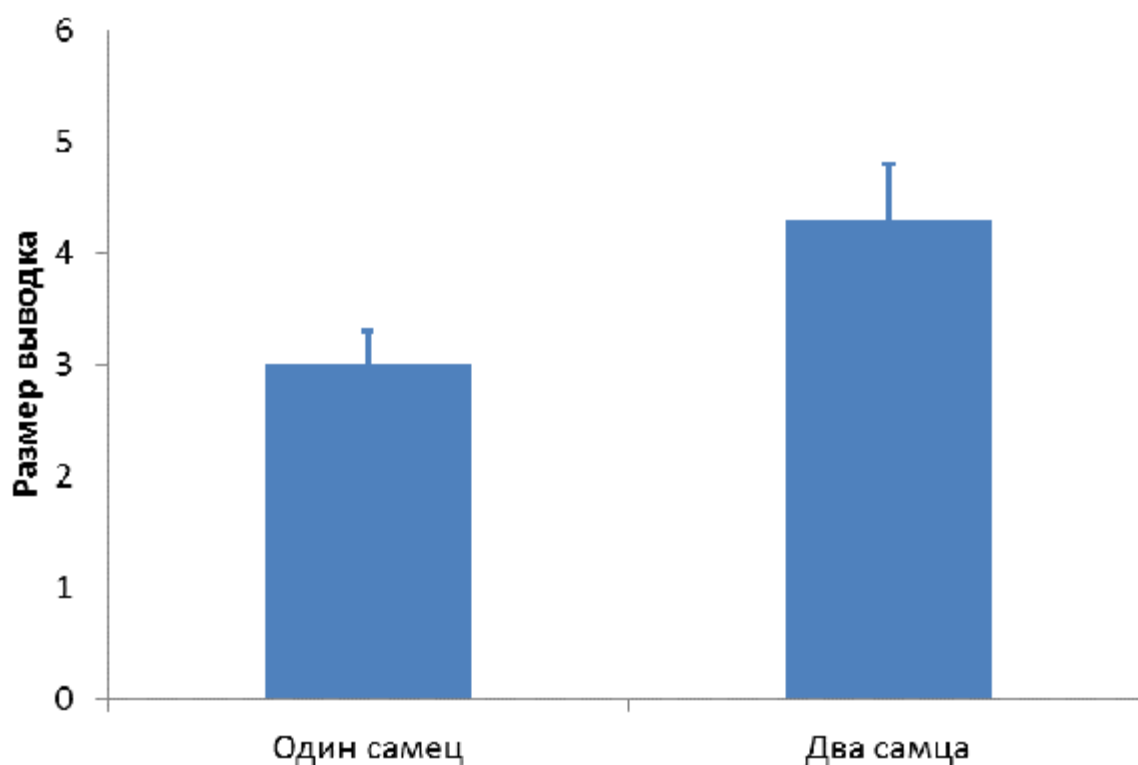


Рис. 43. Средний размер выводка у самок домашних кошек, спаривавшихся с одним самцом и с двумя самцами.

Было показано, что у рысей подобная закономерность прослеживается в размножении перворожавших и неоднократно размножавшихся ранее самок рыси (Ерофеева, Найденко, 2004). Таким образом, возникает вопрос: как спаривание с несколькими самцами может обеспечивать более высокий репродуктивный успех/плодовитость самок? Играет ли в этом роль изменившаяся схема спариваний (интенсивные спаривания в течение 4 часов, затем перерыв на 12-24 ч и вновь спаривания в течение 4 часов) (Ерофеева, Найденко, 2004), что теоретически может приводить к интенсификации овуляции у самок, или собственно спаривание со вторым самцом ведет к снижению эмбриональных потерь (в том числе, за

счет оплодотворения большего числа яйцеклеток)? Для гепарда было показано, что самки, например, могут выбирать генетически удаленного партнера (Gotteli et al., 2007), что может снижать «эмбриональные» потери у разных видов животных (Madsen et al., 1992; Olsson et al., 1996b).

Был проведен дополнительный эксперимент, в котором самки спаривались с одним самцом, но при этом условия спариваний полностью повторяли те, что были использованы для самок при спариваниях с двумя самцами (ссаживание на 4 часа и спаривания *ad libitum* в этот период, интервал около 24 часов и повторное ссаживание с ТЕМ же самцом на 4 часа). В результате использования подобной схемы спариваний средний размер выводка у самок рысей также возрастал по сравнению с использованной стандартной схемой ($2,71 \pm 0,42$, $n=7$, $t=1,92$, $p=0,060$) (Рис. 44).

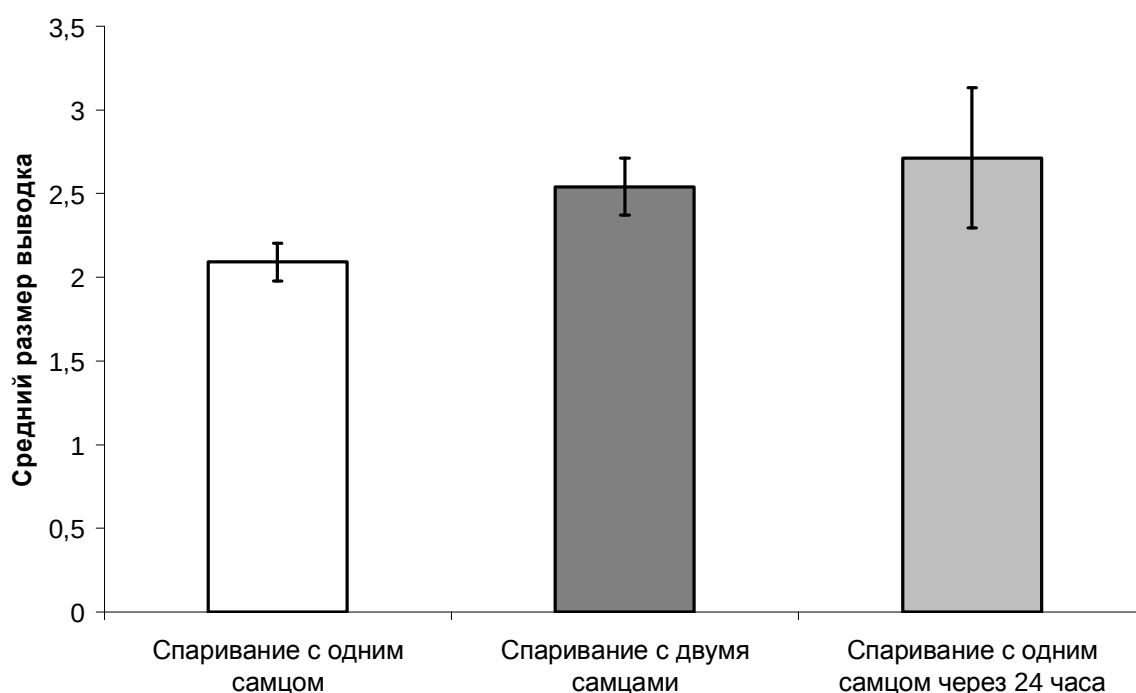


Рис. 44. Средний размер выводка у самок евразийских рысей, спаривавшихся с одним и двумя самцами, а также с одним самцом по методике использованной для второго эксперимента (через интервал в 24 ч).

Таким образом, именно изменение схемы эксперимента приводило к увеличению размера выводка у рысей. Мы попытались оценить с использованием ультразвукового сканера (Goritz et al., 2006) интенсивность овуляции у самок при различных системах спаривания. Для двадцати самок евразийских рысей было оценено число желтых тел в каждом из яичников через 1-4 месяца после родов. Было показано, что спаривания *ad libitum* приводили к максимальной интенсивности овуляции у евразийских рысей (в среднем каждая из самок имела 6,4 желтых тел ($6,4 \pm 0,6$; $n=7$, при среднем размере выводка у этих самок $2,7 \pm 0,2$)). Вместе с тем, самки, спаривавшиеся ограниченное время, имели значительно более низкую интенсивность овуляции: при спариваниях с одним самцом – $4,2 \pm 0,8$ ($n=6$ по критерию Манна-Уитни $Z=1,96$; $p=0,049$) и с двумя самцами $4,1 \pm 0,5$ ($n=14$, $Z=2,42$; $p=0,015$), что полностью соответствовало интенсивности спариваний (их количеству) при различных типах ссаживаний.

Мы также оценили разницу в числе овулировавших яйцеклеток и числе родившихся детенышей (эмбриональные потери) (Рис. 45). Использованный метод не позволял идентифицировать характер этих потерь, а именно было ли их основной причиной неоплодотворение части яйцеклеток, проблемы с имплантацией эмбрионов или резорбция части

зародышей. Вместе с тем, эмбриональные потери были значительно ниже у самок, спаривавшихся с двумя самцами (36% (n=25) против 56% (n=58) и 57% (n=45) при остальных схемах спаривания).

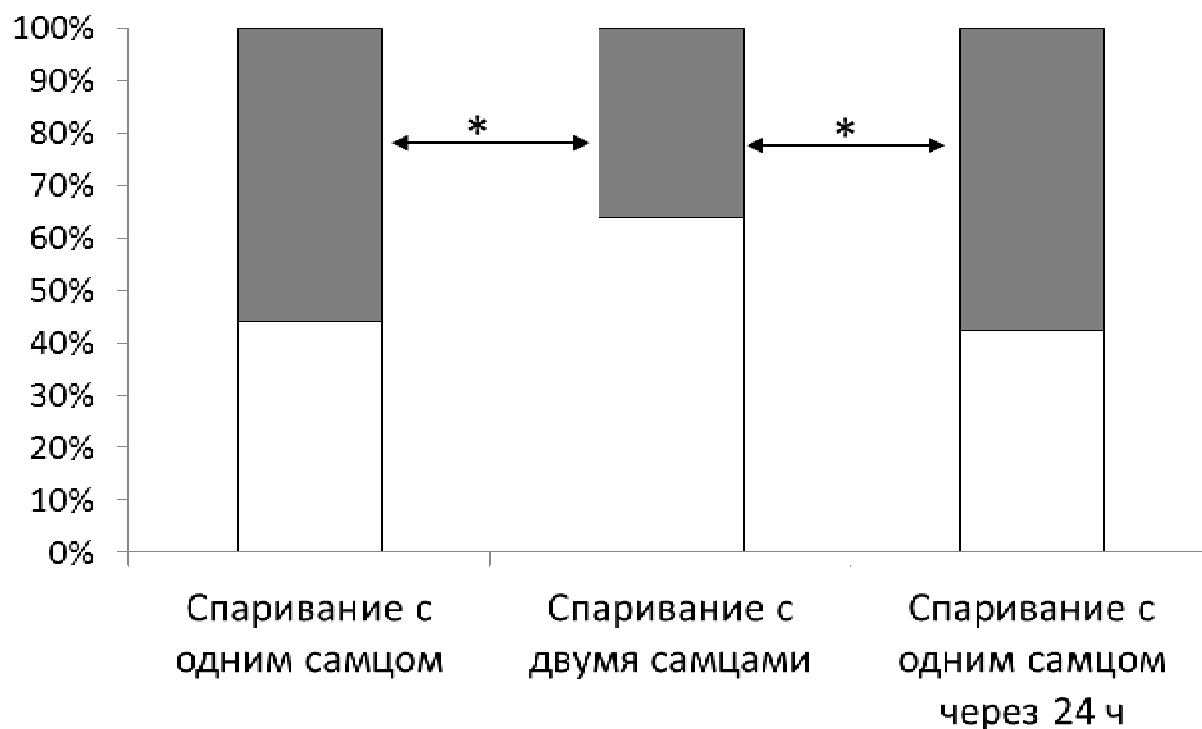


Рис. 45. Эмбриональные потери (темным цветом) у самок евразийских рысей, спаривавшихся с одним самцом и с двумя самцами, а также с одним самцом по методике, использованной для второго эксперимента.

Эффект спариваний с несколькими самцами или множественных спариваний с одним и тем же самцом практически не изучен не только для кошачьих, но и для млекопитающих. Отдельные работы на грызунах с индуцированным типом овуляции показали увеличение среднего размера выводка при спариваниях с несколькими самцами у луговых собачек (Hoogland, 1998) и увеличение интенсивности овуляции и снижение эмбриональных потерь у обыкновенной полевки (Зоренко, Монтмиллер,

2005). При этом у различных видов луговых собачек преимущества, получаемые самками при спариваниях с несколькими самцами могли несколько различаться (Hoogland, 2013). Сходные закономерности выявлены и у пресмыкающихся: увеличение числа спариваний с самцом/самцами приводило к увеличению числа кладок и оплодотворяемости яиц в них у леопардового геккона (*Eublepharis macularius*) (LaDage et al., 2008).

Таким образом, в размножении рыси, служащей модельным видом для исследования кошачьих, необходимо отметить две основные особенности. Интенсификация спариваний в целом приводит к увеличению числа овулирующих яйцеклеток, что увеличивает потенциальную плодовитость животных. Спаривание же с двумя самцами приводит к снижению эмбриональных потерь у самок, что может основным механизмом увеличения репродуктивного успеха самок. Остается открытым вопрос – как спаривание с двумя самцами может приводить к снижению эмбриональных потерь у самок, каков механизм этого феномена? Возможно, это связано с качеством спермы у самцов.

4.2. Качество спермы у отдельных видов кошачьих

Комплексный анализ качества спермы проводили у самцов домашней кошки, дальневосточного лесного кота, евразийской и красной рысей,

используя по 5-10 особей каждого вида. Отдельные результаты были получены для амурского тигра, дальневосточного и переднеазиатского леопарда, манула, европейского лесного кота.

Таблица 3. Число самцов кошачьих, использованных для забора спермы и кратность сборов.

Вид	Место проведения	Число самцов	Кратность
Евразийская рысь	НЭБ «Черноголовка»	7	Ежемесячно в течение года
Красная рысь	НЭБ «Черноголовка»	5	Ежемесячно в течение года
Дальневосточный лесной кот	НЭБ «Черноголовка»	10	Ежемесячно в течение года
Домашняя кошка	НЭБ «Черноголовка»	10	Ежемесячно в течение года
Европейский лесной кот	НЭБ «Черноголовка»	1	Ежемесячно в течение года
Амурский тигр	Уссурийский заповедник	3	Однократно (1-двукратно)
	Питомник БПИ РАН	2	Однократно
Дальневосточный леопард	Заказник «Леопардовый»	1	Однократно
Переднеазиатский леопард	Сочинский национальный парк	2	Однократно

Для мониторинга сезонной изменчивости репродуктивной активности самцов кошачьих, содержащихся на НЭБ «Черноголовка» (евразийская и красная рыси, дальневосточный лесной кот, домашняя кошка, европейский лесной кот), проводили регулярные сборы образцов спермы (один раз в конце каждого месяца в течение года). Сбор образцов проводили в период с 2005 по 2012 гг. Количество животных, использованных в экспериментах, указано в таблице 3. Результаты анализа показали наличие четких ожидаемых внутривидовых различий у описанных видов, в том числе по объему эякулята (Табл. 4).

Таблица 4. Объем эякулята, общее число сперматозоидов и их концентрация в эякуляте у ряда видов кошачьих.

Вид	Объем эякулята, мкл	Число сперматозоидов, млн	Концентрация сперматозоидов, млн/мл
Евразийская рысь	73,4±19,0	1,68±0,7	88,7±23,7
Красная рысь	298,8±100,4	0,6±0,2	17,4±8,5
Дальневосточный лесной кот	41,6±6,1	5,7±2,6	384,4±179,5
Домашняя кошка	37,3±7,0	20,8±5,1	972,7±913,0
Европейский лесной кот	24,7±6,3	1,0±0,5	51,1±18,3
Амурский тигр	394±142	6,7±3,0	27,8±13,0
Дальневосточный леопард	830	43,2	52

У большинства протестированных животных были отмечены признаки тератоспермии, то есть присутствие в эякуляте более 60% морфологически аномальных сперматозоидов (Рис. 46). Необходимо, однако, отметить, что для целого ряда видов, в первую очередь красной рыси, европейского и дальневосточного лесного котов, столь низкая доля морфологически нормальных сперматозоидов может быть обусловлена высокой степенью инбридинга среди животных, содержащихся в зоопарках страны.

Таким образом, у большинства видов кошачьих средняя доля морфологически нормальных сперматозоидов не превышала 40%, то есть из исследованных животных практически все могли быть отнесены к тератоспермийным.

Для трех видов кошачьих (евразийской рыси, дальневосточного лесного кота и домашней кошки) были прослежены сезонные изменения в степени выраженности тератоспермии, причем для домашних кошек они были прослежены отдельно для терато- и нормоспермийных животных. Сезонность была достоверно выражена у евразийской рыси, у которой доля морфологически нормальных сперматозоидов была максимальной в период гона (Friedman ANOVA, $T=7,8$; $df=3$; $p<0,05$) (Рис. 47). Причем в отличие от объема семенников и объема эякулята, доля нормальных сперматозоидов возрастала именно к периоду предгона и гона (рис. 47). Так весной доля нормальных сперматозоидов была $36,8 \pm 2,8$ (SE) %, тогда как летом

снижалась до $31,6 \pm 3,5$ (SE) %. Осенью доля нормальных сперматозоидов была минимальной – $23,3 \pm 3,1$ (SE) %.

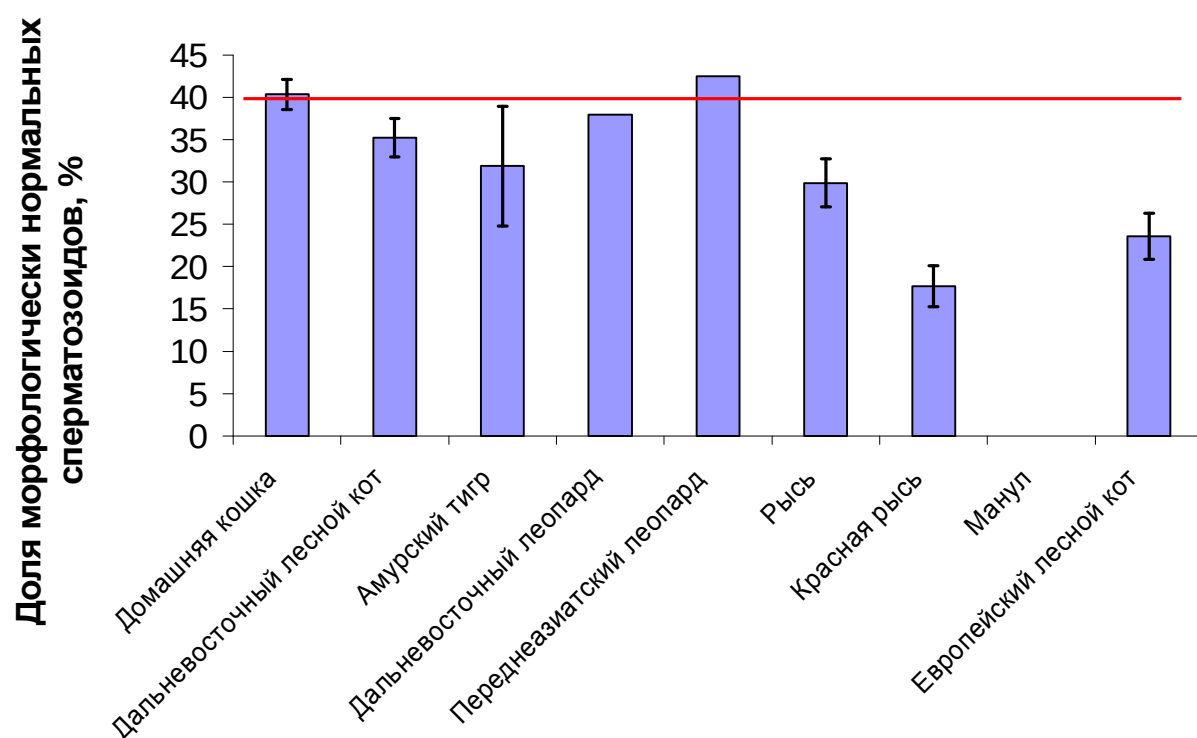


Рис. 46. Доля морфологически нормальных сперматозоидов в эякуляте различных видов кошачьих.

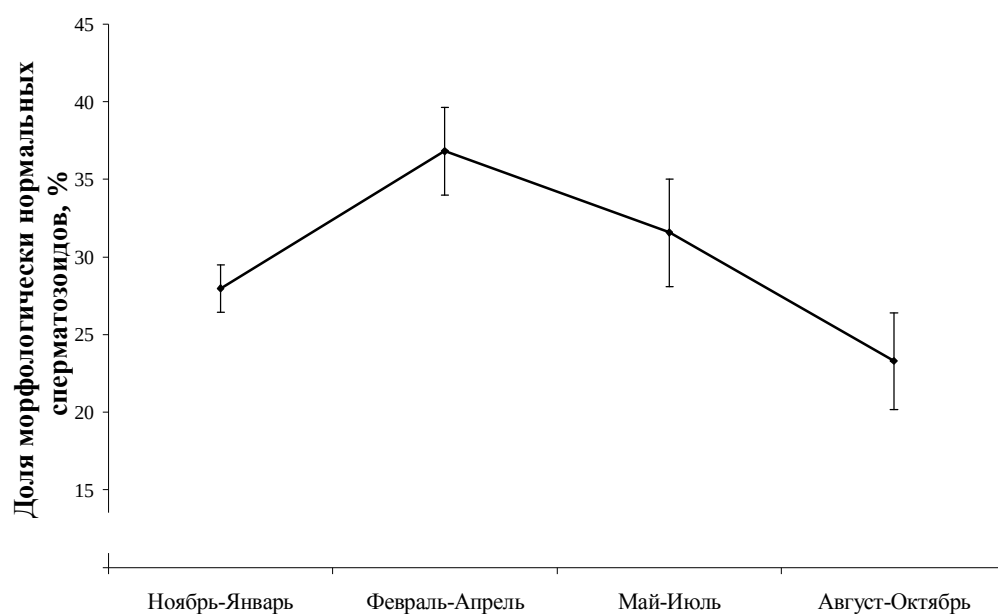


Рис. 47. Средняя доля морфологически нормальных сперматозоидов у самцов евразийских рысей в разные сезоны года.

Сходные изменения были выявлены в целом ряде других репродуктивных параметров. У самцов рысей были отмечены достоверные различия в объеме семенников в разные сезоны года (Friedman ANOVA, $T=11,7$; $df=3$; $p<0,05$). Максимальным объемом семенников был зимой и весной (Рис. 48). Так зимой объем семенников составлял $7,37\pm0,47$ см³, а весной, в период предгона и гона, – $6,20\pm0,14$ см³. Летом и осенью объем семенников у самцов рыси был значительно меньшим (осенью – $5,26\pm0,07$ см³, летом – $5,36\pm0,14$ см³). По-видимому, объем семенников у самцов рыси начинает увеличиваться задолго до начала гона, так как уже в период с конца ноября и до конца января объем семенников максимален.

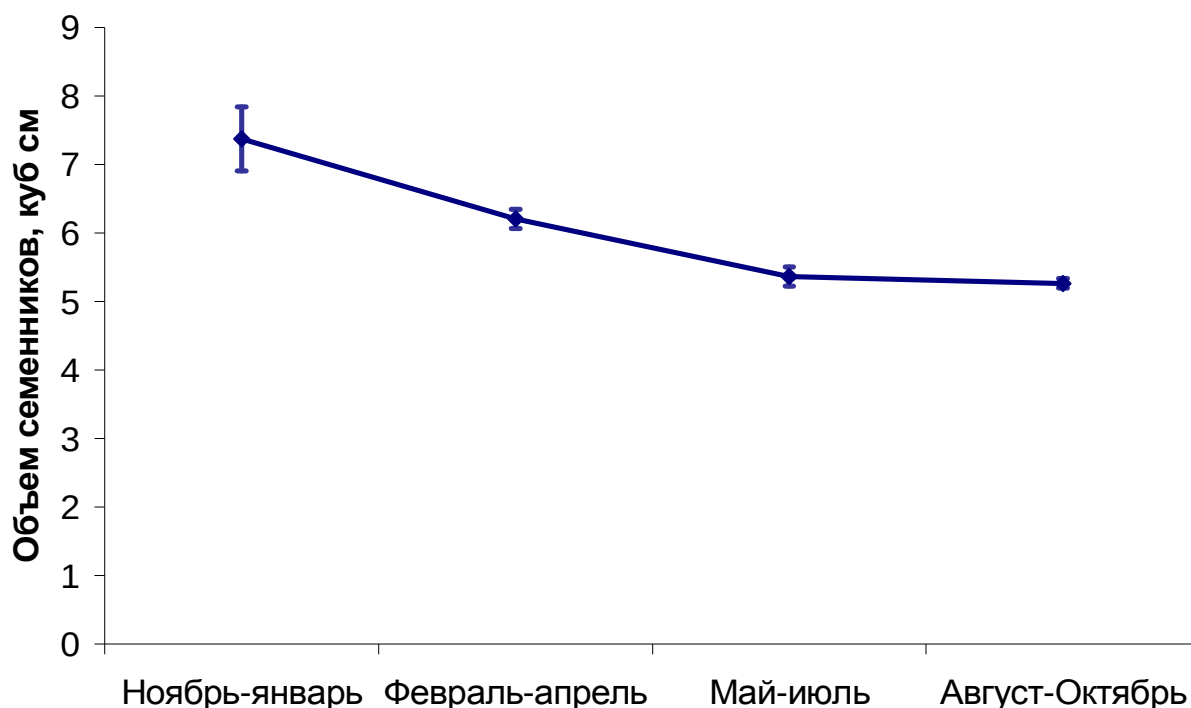


Рис. 48. Объем семенников у самцов рыси в разные сезоны.

Объем эякулята также достоверно отличался между сезонами (Friedman ANOVA, $T=8,7$; $df=3$; $p<0,05$). Причем характер изменений был сходен с таковым в объеме семенников (Рис. 49). Самый большой объем эякулята отмечали зимой, он составлял $50,7\pm5,5$ мкл. Весной, в период предгона, гона, объем эякулята был чуть меньше – $38,2\pm10,8$ мкл. Летом и осенью объем эякулята у самцов рыси был минимальным и составлял $13,3\pm3,9$ мкл и $21,4\pm5,8$ мкл соответственно.

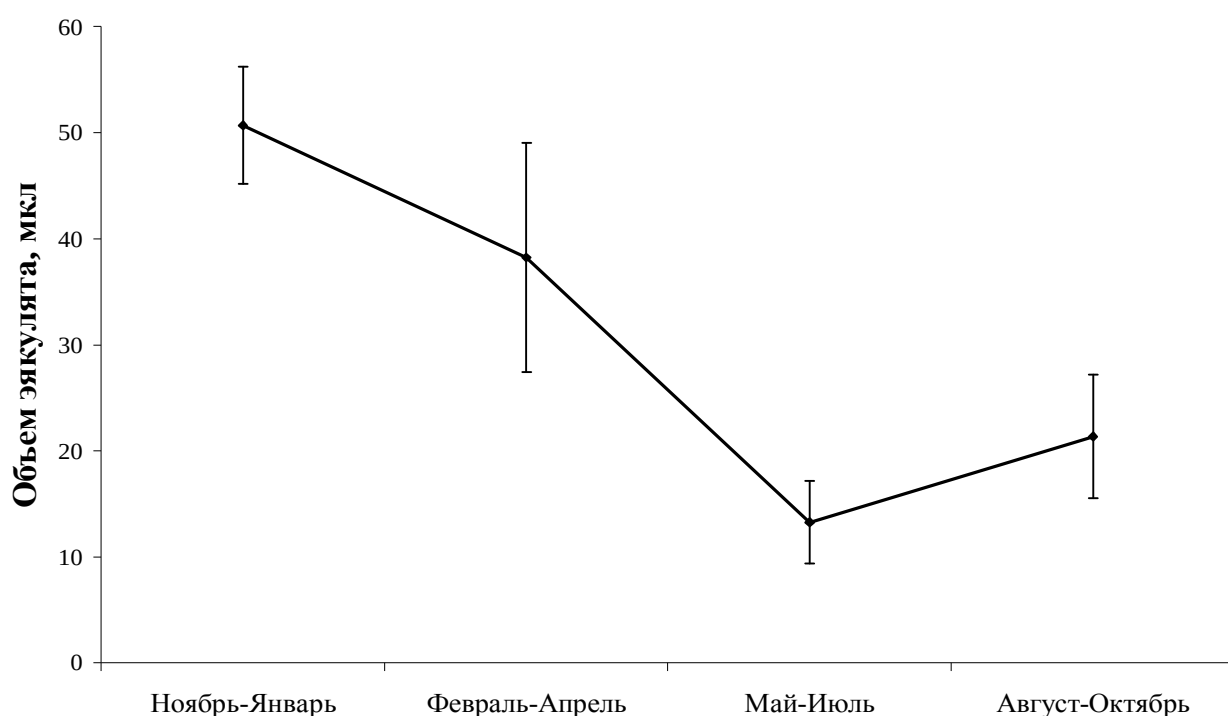


Рис. 49. Объем эякулята у самцов рыси в разные сезоны года.

Подвижность сперматозоидов также достоверно различалась между сезонами (Friedman ANOVA, $T=9,9$; $df=3$; $p<0,05$). Она была максимальна в период предгона и гона (Рис. 50). В этот период процент подвижных сперматозоидов составлял $29,1\pm7,4$ (SE) %. При этом подвижность

сперматозоидов в сперме достаточно резко снижалась к лету и осени ($11,9 \pm 6,6$ (SE) % и $3,8 \pm 2,4$ (SE) % соответственно). К зиме же подвижность сперматозоидов в сперме у рыси вновь начинала увеличиваться и составляла в этот период $21,0 \pm 2,8$ (SE) %. Остальные же параметры качества спермы у рыси между сезонами не различались.

У домашней кошки и дальневосточного лесного столь четких сезонных различий выявлено не было. У дальневосточного лесного кота анализ 101 эякулята от 10 самцов позволил описать изменчивость характеристик качества спермы в течение года.

Общий объем семенников достоверно изменялся в течение года ($n=10$; $df = 3$; $T=15,6$; $p < 0,01$): максимально увеличивался к периоду размножения ($2,2 \pm 0,1$ см³) и был минимальным в летне-осеннее время ($1,7 \pm 0,1$ см³).

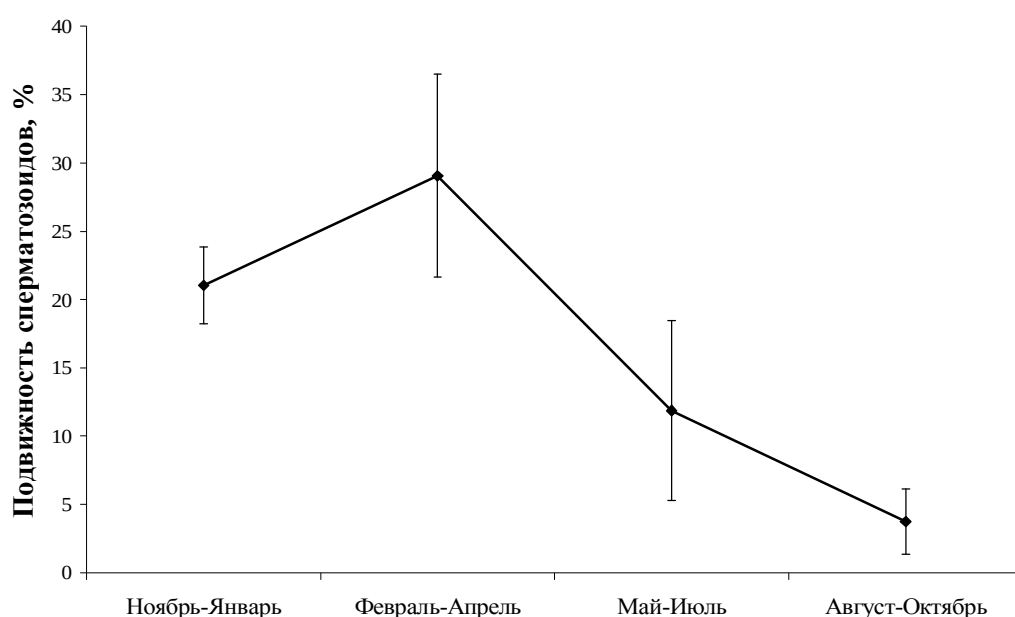


Рис. 50. Подвижность сперматозоидов в эякуляте самцов рыси в разные сезоны

Для оценки сезонной изменчивости различных параметров качества спермы мы проанализировали два основных периода: *период гона* (с февраля по апрель) и *период покоя репродуктивной системы* (с мая по январь). Объем эякулята ($n=10$; $Z=0,05$; ns), подвижность сперматозоидов в эякуляте ($n=10$; $Z=1,3$; ns), а также доля морфологически нормальных сперматозоидов ($n=10$; $Z=0,3$; ns) достоверно не отличались в эти два периода у самцов. При этом, были получены достоверные различия между периодами по таким параметрам как общая концентрация сперматозоидов ($n=6$; $Z=2,08$; $p<0,05$) и число подвижных сперматозоидов в эякуляте ($n=6$; $Z=2,08$; $p<0,05$). Средние значения этих характеристик качества спермы были достоверно выше в *период покоя репродуктивной системы* (Рис. 51, 52).

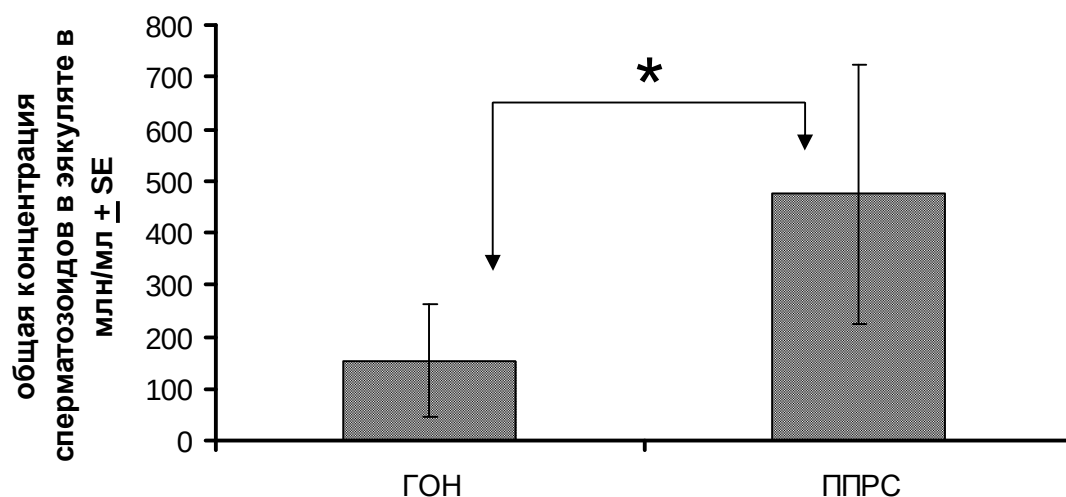


Рис. 51. Общая концентрации сперматозоидов в *период покоя репродуктивной системы* и *период гона* у дальневосточного лесного кота.

Wilcoxon Matched Pairs Test: (*)- $p < 0,05$; среднее значение $\pm$ SE.

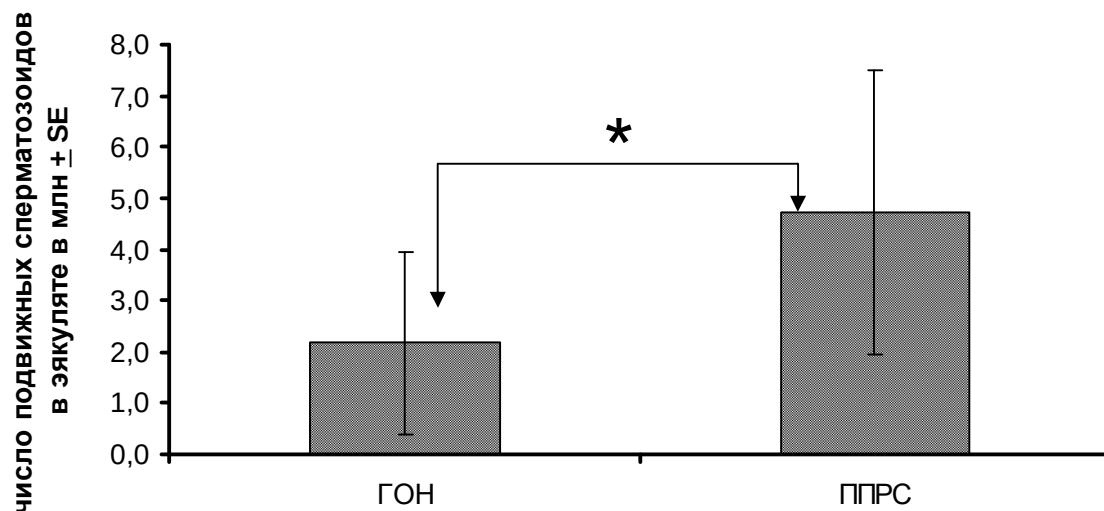


Рис. 52. Число подвижных сперматозоидов в *период покоя репродуктивной системы* и *период гона* у дальневосточного лесного кота.

Wilcoxon Matched Pairs Test: (*)- $p < 0,05$; среднее значение $\pm$ SE.

Достоверные индивидуальные различия были обнаружены по всем параметрам качества спермы, кроме объема эякулята (Kruskal-Wallis test: подвижность сперматозоидов $n=100$; $T=24,03$, $p < 0,05$; число подвижных сперматозоидов в эякуляте $n=101$; $T=27,7$, $p < 0,05$; общая концентрация сперматозоидов $n=101$; $T=33,6$, $p < 0,001$).

Различия по такому параметру как доля морфологически нормальных сперматозоидов в эякуляте были близки к достоверным (Kruskal-Wallis test:

N=39; T=16,6, p=0,055). Трое из 10 самцов имели более 40% нормальных сперматозоидов в эякуляте (Рис. 53), остальные менее 40%.

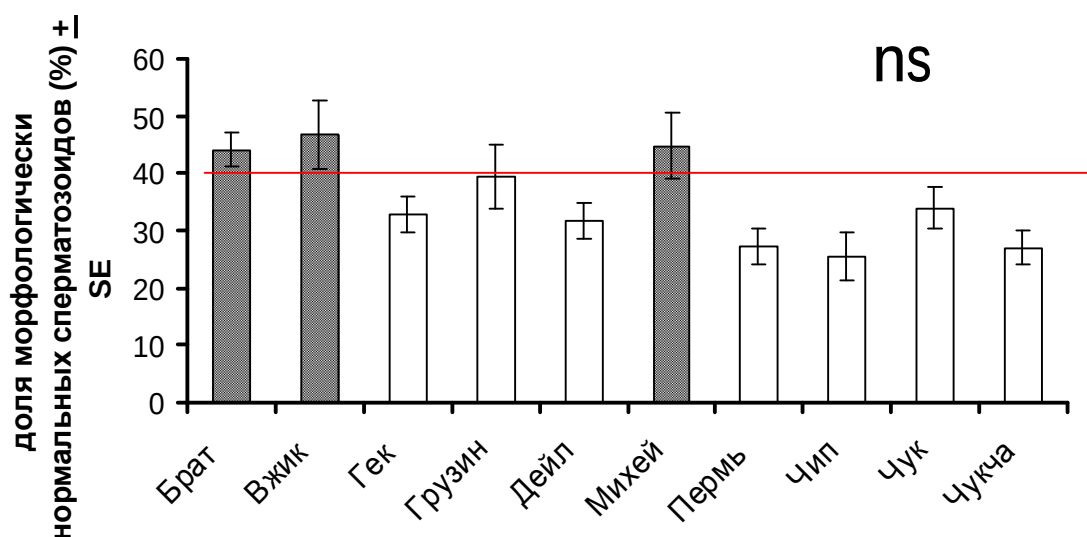


Рис. 53. Индивидуальные различия между самцами в доле морфологически нормальных сперматозоидов в эякуляте (n=10). Kruskal-Wallis test: (*)-p<0,05; на рисунке приведены средние значения $\pm$ SE.

Таким образом, значения отдельных параметров качества спермы самцов дальневосточного лесного кота: объем эякулята, доля подвижных спермиев в эякуляте и доля морфологически нормальных сперматозоидов, не изменялись достоверно между *периодом гона* и *периодом покоя репродуктивной системы*. В отличие от них, значения общей концентрации сперматозоидов и числа подвижных сперматозоидов в эякуляте были достоверно выше в *период покоя репродуктивной системы*. Объем семенников достоверно увеличивался к периоду гона. Кроме этого, нами были отмечены достоверные индивидуальные различия в параметрах качества спермы между отдельными животными.

У домашних котов показаны четкие сезонные изменения в уровне тестостерона (он был максимальным у самцов к периоду гона). Однако параметры качества спермы оставались практически неизменными на протяжении года (Табл. 5). Выявлены достоверные сезонные изменения в доле морфологически нормальных сперматозоидов (Табл. 5), в первую очередь у тератоспермийных самцов (Табл. 6). В обеих группах прослеживалась тенденция к некоторому увеличению данного показателя в летне-осенний период, однако, у нормоспермийных самцов он был достоверно выше во все сезоны года (Табл. 6).

Таблица 5. Сезонные изменения различных параметров у самцов домашних кошек.

Параметр	Значение критерия Фридман-АНОВА	p
Концентрация тестостерона в плазме крови	12,60	0,006
Концентрация кортизола в плазме крови	4,65	0,199
Концентрация андростендиона в плазме крови	4,05	0,256
Концентрация прогестерона в плазме крови	4,95	0,176
Концентрация эстрадиола в плазме крови	1,20	0,753
Масса тела	17,25	0,001^{a,b}
Объем семенников	8,85	0,031
Объем эякулята	1,05	0,789
Подвижность сперматозоидов	4,18	0,242

Концентрация сперматозоидов	4,65	0,199 ^b
Концентрация подвижных сперматозоидов	7,65	0,054^b
Число сперматозоидов в эякуляте	2,55	0,466
Число подвижных сперматозоидов в эякуляте	2,25	0,522
Доля морфологически нормальных сперматозоидов	12,30	0,006^b

а, b – достоверные сезонные изменения параметра отмечены соответственно у нормо- и тератоспермийных животных.

Терато- и нормоспермийные домашние коты не отличались по массе тела (Табл. 6), которая значительно менялась в течение года (Табл. 5). Кроме того, достоверные сезонные изменения были выявлены у самцов в таких параметрах как объем семенников и уровень тестостерона в плазме крови. Близкими к достоверным были также изменения концентрации подвижных сперматозоидов в эякуляте (Табл. 6). Первые два показателя были максимальными в весенний период, то есть период гона, в то время как средняя концентрация подвижных сперматозоидов была максимальной осенью.

Сопоставление различных параметров (массы тела, концентрации стероидных гормонов и характеристик качества спермы) домашних котов показало, что кроме выявленных различий в доле морфологически нормальных сперматозоидов, достоверных отличий между тератоспермийными и нормоспермийными самцами не было. Уровни тестостерона и прогестерона в плазме крови животных практически не

отличались, у нормоспермийных самцов уровень эстрадиола был примерно в три раза выше, чем у тератоспермийных, тогда как уровни кортизола и андростендиона, напротив, были больше у тератоспермийных самцов (Табл. 6).

Таблица 6. Гормональный статус, масса тела и репродуктивные характеристики нормо- и тератоспермийных самцов домашней кошки.

Параметр	Период	Нормо-спермийные самцы	Терато-спермийные самцы	Min сумма рангов
Концентрация тестостерона в плазме крови, нг/мл	весна	11.18±2.04	9.11±1.51	16
Концентрация кортизола в плазме крови, нг/мл	год	68.6±13.6	135.36±34.0	13
Концентрация андростендиона в плазме крови, нг/мл	год	0.09±0.01	0.18±0.10	17
Концентрация прогестерона в плазме крови, нг/мл	год	5.06±1.32	4.92±0.67	17
Концентрация эстрадиола в плазме крови, нг/мл	год	0.18±0.08	0.06±0.01	16
Масса тела, кг	весна	3.75±0.22	3.59±0.18	17
Объем семенников, см ³	весна	1.87±0.23	1.64±0.16	16
Объем эякулята, мкл	год	30.87±4.40	43.75±13.58	17
Подвижность сперматозоидов, %	год	58.2±9.4	45.5±5.6	15
Концентрация сперматозоидов, млрд/мл	год	3.13±0.81	2.94±0.79	18
Концентрация подвижных	весна	2.50±1.04	0.88±0.22	14

сперматозоидов, млрд/мл				
Число сперматозоидов в эякуляте, млн	год	71.47±17.62	55.75±16.80	16
Число подвижных сперматозоидов в эякуляте, млн	год	48.05±17.99	28.27±13.05	15
Доля морфологически нормальных сперматозоидов, %	весна	35.1±3.8	9.6±1.3	10*
	лето	45.9±2.3	17.8±2.5	10*
	осень	43.8±4.4	23.8±2.1	10*
	зима	38.5±3.5	11.6±2.7	10*

* - достоверные различия между нормоспермийными и тератоспермийными самцами (критерий Манна-Уитни).

Достоверных различий в объеме семенников и характеристиках спермы (кроме доли морфологически нормальных сперматозоидов) у самцов двух групп выявлено не было. Однако, все показатели (кроме объема эякулята) были несколько выше у нормоспермийных животных, тогда как у тератоспермийных самцов эти показатели составляли 58,8-93,9% от их показателей. Вместе с тем, у тератоспермийных самцов объем эякулята был примерно на 41,7% больше, чем у нормоспермийных животных.

Доля морфологически нормальных сперматозоидов у нормоспермийных животных оставалась практически постоянной в течение всего года. Вместе с тем, у тератоспермийных самцов было отмечено увеличение вдвое доли нормальных сперматозоидов в летний и осенний периоды (с 10,6 до 23,8%). Интересно, что аналогичная закономерность была

отмечена и для тератоспермийных самцов дальневосточных лесных котов. Однако в отличие от сезонно размножающихся евразийских рысей увеличение доли морфологически нормальных сперматозоидов происходило в основном вне периода гона.

Феномен тератоспермии (от греч. *teras*, *teratos* – урод и *sperma* – семя), широко распространен среди представителей семейства кошачьих (*Felidae*). Впервые он был описан у гепарда в 1983 г. Тогда же было предположено, что высокая доля плеiomорфных сперматозоидов в эякуляте связана с низким генетическим разнообразием в изученной популяции (Wildt et al., 1983). Позднее подобная связь между качеством спермы и генетическим разнообразием была обнаружена в изолированных популяциях льва и пумы (Wildt, 1994).

За последние два десятилетия были проведены исследования качества спермы у многих видов кошачьих (Wildt et al., 1986, 1988; Howard, Wildt, 1990; Byers et al., 1991; Swanson et al., 1996, 2003; Jayaprakash et al., 2001; Morais et al., 2002; Morato et al., 2004; Herrick et al., 2010). В настоящее время 28 из 37 видов семейства (без разделения онциллы и дымчатого леопарда) могут быть классифицированы как тератоспермийные, т.е. более половины самцов этих видов имеют высокую (более 60%) долю аномальных сперматозоидов (Pukazhenthii et al., 2006). При исследовании тератоспермии у ряда видов была подтверждена ее связь с уменьшением генетического разнообразия (Gage et al., 2006; van Eldik et al., 2006; Asa et al., 2007). В

частности, для домашней кошки (*Felis silvestris* var. *catus*), которая является наиболее удобным объектом для изучения данного феномена кошачьих, было показано, что количество нормальных сперматозоидов в эякулятах инбредных самцов составляло в среднем всего 15% против 55% у аутбредных. Различные комбинации пар при инбридинге (мать–сын, отец–дочь, брат–сестра) не влияют на качественные и количественные показатели спермы (Pukazhenthі et al., 2006).

Вместе с тем, самцы, производящие высокую долю аномальных сперматозоидов, все же способны давать потомство. В качестве примера можно привести гепардов и азиатских львов, у которых доля нормальных сперматозоидов составляет менее 30%, а генетическое разнообразие у гепарда не выше, чем у инбредных линий лабораторных мышей (Pukazhenthі et al., 2001). Несмотря на крайне плохое качество спермы, популяции этих животных продолжают существовать. Сравнительное изучение способности тератоспермийных и нормоспермийных самцов домашней кошки к оплодотворению яйцеклеток *in vitro* показало, что сперматозоиды последних все же способны на оплодотворение, хотя и в меньшей степени (Howard et al., 1991, 1993; Roth et al., 1994), что предположительно связано с нарушениями в созревании сперматозоидов и акросомальной реакции (Long et al., 1996). Сперматозоиды тератоспермийных животных сильнее страдали от холодового шока (Pukazhenthі et al., 1999).

Вместе с тем, нами у тератоспермийных самцов домашней кошки не отмечалось значительной интенсификации сперматогенеза, как описано в целом ряде исследований (Howard et al., 1990; Neubauer et al., 2004; Pukazhenthì et al., 2000, 2006). Не выявлено и достоверных различий в гормональном статусе обеих групп, как и предполагалось ранее (Neubauer et al., 2004).

Тератоспермийные домашние коты по сравнению с нормоспермийными имели несколько больший объем эякулята, но с более низкой концентрацией сперматозоидов. Это может быть связано с нарушениями в процессе сперматогенеза. Полученные нами данные не подтверждают описанные в литературе сведения о продуцировании тератоспермийными самцами большего, по сравнению с нормоспермийными, количества сперматозоидов (Howard et al., 1990; Pukazhenthì et al., 2000, 2006).

Увеличение уровня тестостерона и объема семенников у самцов домашней кошки весной связано с началом гона в этот период. Размножение домашней кошки в умеренных широтах также резко интенсифицируется в конце зимы, начале весны (Найденко, Хупе, 2002). Вместе с тем, показатели качества спермы у самцов домашней кошки практически не менялись весной, летом и осенью, подразумевая высокую репродуктивную активность самцов и в эти периоды года, что позволяет, наряду с дальневосточным лесным котом, рассматривать домашнюю кошку как олигоэстральный вид.

Сезонные изменения качества спермы у кошачьих были неоднократно описаны (см. обзор Neubauer et al., 2004; Pukhazhenti et al., 2006). Вместе с тем, описание сезонного проявления тератоспермии, сделанное нами для евразийской рыси, проведено впервые и позволило оценить сезонные изменения в качестве спермы у самцов моноэстральных видов кошачьих, чего никогда не описывалось ранее. Четкая сезонность сперматогенеза позволяет самцам моноэстральных видов значительно улучшить качество спермы к короткому периоду размножения, вероятно, снижая затраты на сперматогенез в течение остального года. Открытым остался лишь вопрос – насколько тератоспермийные самцы способны к размножению и конкурентноспособны с нормоспермийными самцами.

4.3. Влияние феномена тератоспермии на репродуктивный успех

Влияние выраженности феномена тератоспермии на успех размножения самцов кошачьих малоизучено. Теоретически более высокая доля аномальных сперматозоидов должна приводить к снижению фертильности эякулята. Действительно, было показано, что при оплодотворении *in vitro* эякулят тератоспермийных самцов менее успешен, чем таковой у нормоспермийных самцов (Howard et al., 1991, 1993; Roth et al., 1994). Для нескольких видов кошачьих (в частности, домашней и

бенгальской кошек), показано, что успех оплодотворения яйцеклеток нормоспермийным эякулятом был выше, чем при оплодотворении тератоспермийным. Вместе с тем, эти данные практически невозможно экстраполировать на природную ситуацию. Тератоспермийные самцы имеют ряд адаптаций, призванных, вероятно, повысить их репродуктивный успех, в частности: большее абсолютное число сперматозоидов в эякуляте (Howard et al., 1990; Pukazhenthir et al., 2000, 2006), более низкий уровень апоптоза (Pukazhenthir et al., 2006), больший объем семенных канальцев и больший объем семенников (Neubauer et al., 2004). Последний параметр рассматривается часто как индекс, характеризующий степень выраженности конкуренции спермы (соответственно полигинной/промискуитетной системы спариваний) и считается фактором, влияющим на репродуктивный успех самцов (Willett, Ohms 1957; Parker, 1982; Møller, 1989; Marconato, Shapiro, 1996; Scharer et al., 2004; Lupold et al., 2009; Ramm, Stockley, 2010; Rowe, Pruett-Jones, 2011). Однако для хищных млекопитающих в целом до этого не было показано взаимосвязи объема семенников, а также ряда других показателей (соотношения размеров отдельных частей сперматозоидов), с вероятностью проявления промискуитетной системы спариваний (Lemaitre et al., 2009; Gomendio et al., 2011; Simmons, Fitzpatrick, 2012). Хотя именно для домашних кошек было продемонстрировано, что коты в местах с более высокой вероятностью промискуитета имели больший размер семенников (Say, Pontier, 2006).

Первые пилотные эксперименты по влиянию тератоспермии на репродуктивный успех самцов *in vivo* были проведены нами на евразийских рысях и домашних кошках. На евразийских рысях для трех самцов (Naidenko et al., 2007) были проведены ссаживания с самками по специальной схеме (2 самца поочередно подсаживались к 1 самке, чтобы избежать драк самцов друг с другом). Каждый из самцов спаривался с самкой в течение 4 ч *ad libitum*, успех размножения самцов оценивали молекулярно-генетическими методами, определяя отцовство в выводках. Было показано, что доля спариваний самцов в период гона и доля детенышей, отцом которых стал тот или иной самец, существенно отличалась ($\chi^2=52$; $df=2$; $p<0,001$; Рис. 54).

Анализ различных параметров качества спермы у этих самцов не позволил выявить устойчивых различий в объеме эякулята, общем числе сперматозоидов и их подвижности, что позволило связать нам высокий репродуктивный успех одного из самцов с меньшей степенью выраженности тератоспермии у этого животного (29% нормальных сперматозоидов против 17% и 4% у двух других самцов). При этом самцы не различались существенно по частоте спариваний с самками (Найденко, Ерофеева, 2004).

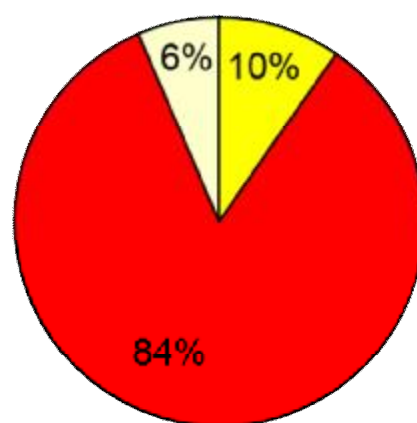
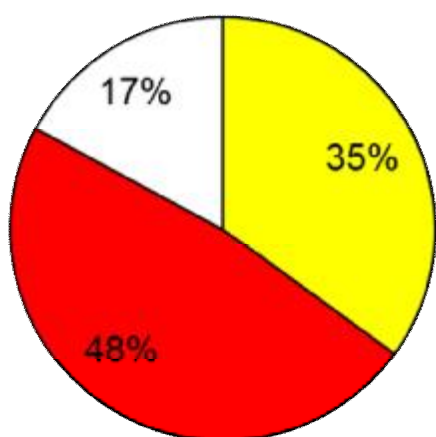


Рис. 54. Доля спариваний трех самцов рыси в течение года (слева) и доля детенышей, родившихся от каждого из самцов.

У тех домашних котов, для которых нам не удалось выявить существенных различий в характеристиках эякулята нормо- и тератоспермийных животных, кроме доли морфологически нормальных сперматозоидов (Глухов, Найдено, 2013), картина выглядела сходной. Самцы с меньшей степенью выраженности тератоспермии чаще становились отцами детенышей. При парных ссаживаниях нормо- и тератоспермийных самцов с самками в девяти выводках было получено 40 котят, из которых 35 (87,5%) были рождены от нормоспермийных самцов. Это достоверно отличалось от случайного распределения ($\chi^2=22,5$; $df=1$; $p<0,001$), самки рожали больше детенышей от нормоспермийных самцов ($T=1$, $Z=2,38$, $p=0,017$).

Таким образом, наши исследования, проведенные на евразийской рыси и домашней кошке показывают различный репродуктивный успех у нормо- и тератоспермийных самцов *in vivo*. Механизмы реализации этой закономерности (большее число спариваний, больший объем эякулята, различная выживаемость спермиев в репродуктивных путях самок и т.д.) пока не ясны, однако, очевидно, что репродуктивный успех нормо- и тератоспермийных самцов в экспериментальных условиях различается.

Тератоспермию у кошачьих связывают с разными причинами, в том числе и недостаточным обеспечением кормовыми ресурсами (Morais et al.,

2002), однако, основной причиной феномена принято рассматривать высокую степень гомозиготности индивидуумов (Wildt et al., 1983; Wildt, 1994; Gage et al., 2006; van Eldik et al., 2006; Asa et al., 2007), возникающую в том числе и по причине близкородственных скрещиваний (Pukazhenthil et al., 2006). При этом низкое генетическое разнообразие вида (Wildt et al., 1983) может свидетельствовать о проявлении тератоспермии как видового признака. Мы попытались проанализировать степень генетического разнообразия евразийских рысей на всем ареале, предположив его связь с проявлением тератоспермии у этого вида кошачьих.

4.4. Генетическое разнообразие и проявление тератоспермии

Евразийская рысь как вид сформировалась в Евразии в районе Средиземноморья (Матюшкин, 2003). Филогеографические генетические исследования, проводимые в последние 25 лет, показали, что плейстоценовые изменения климата во многом определили генетические различия популяций большого числа видов северного полушария (Hewitt, 2004). В целом, периоды похолодания приводили к фрагментации ареалов в свободных ото льда рефугиумах, тогда как потепление приводило к расширению ареалов и реколонизации территорий. Сравнительные исследования генетического разнообразия у видов со сходным ареалом

выявили филогеографические паттерны, позволяющие определить места ледниковых рефугиумов и послеледниковых путей колонизации (Taberlet et al., 1998, Hewitt, 2004). Однако, различная подвижность особей того или иного вида, в том числе и способность индивидуумов к расселению, приводит к различиям генетической структуры у отдельных видов.

Ряд видов млекопитающих или парных видов с Голарктическим распространением имеют Берингийскую кладу, включающую образцы, собранные в Восточной Сибири/Китае и Северной Америке (Lister, Hewitt, 2004). Биогеографический анализ с использованием крупной шкалы распространения видов в Евразии необходим для получения информации о том, как биота Азиатской части материка была сформирована историческими и современными факторами. Евразийская рысь прекрасно подходит для такого крупно-шкалированного анализа, поскольку является одной из самых широко распространенных кошек на планете. Основная часть ареала (около 75 %) лежит в границах России (Nowell, Jackson, 1996). Обычно рыси населяют разнообразные лесные массивы, однако могут населять горные территории и полупустыни (Матюшкин, 2003). Несмотря на широкое распространение вида, основные сведения об экологии (Желтухин, 1986, 1987, 2003; Матюшкин, 2003; Breitenmoser et al., 1993; Jedrzejewski et al., 1996; Schmidt, 1998) и о генетике (Spong, Hellberg, 2001; Hellborg et al., 2002, Rueness et al., 2003a; Schmidt et al., 2009; Ratkiewicz et al., 2012) вида собраны

в западной части ареала (в том числе – в Западной Европе, где рысь исчезла в начале XX века).

Нами, основываясь на фрагменте контрольного региона D-петли длиной 725 н.п., для 137 особей было выделено 48 уникальных гаплотипов евразийских рысей (37 гаплотипов отмечали однократно) (Rueness et al., 2014). Небольшая вариабельность была отмечена для 382 позиции, позволив выделить четыре гаплотипа (A, B, C, D) на основе секвенирования 56 индивидуумов (гаплотипическое разнообразие $H=0.14$). Наиболее обычным был гаплотип A (91%), три индивида имели гаплотип C и лишь по одному - B и D. Кроме того, 104 образца были успешно амплифицированы для 11 микросателлитных локусов (Rueness et al., 2014). Число аллелей варьировало от 5 до 19 (в среднем 10). В целом наблюдаемая гетерозиготность (H_o) была ниже (0,55) по сравнению с ожидаемой (H_e) (0,76). Девять из одиннадцати локусов показывали значительный дефицит гетерозиготности (Rueness et al., 2014).

Пространственное распределение митохондриальных гаплотипов показано на рисунке 55. Наиболее часто встречающиеся гаплотипы IN1 ($n=33$) и IN5 ($n=41$) были наиболее широко распространены. IN8 и гаплотипы, отделившиеся от IN8 (IN9–IN13) были сосредоточены в западной части ареала. Географическое распределение IN5 перекрывалось с таковым с гаплотипов IN1 и IN8 в направлении с запада на восток, тогда как IN1 и IN8 в одном месте не встречались. Гаплотипы IN1–IN4 были выявлены в

восточной и южной (Кавказ, Казахстан, Китай) частях ареала. Достоверные корреляции между генетическими и географическими дистанциями были продемонстрированы для данных микросателлитного анализа ($p < 0,001$) и D-петли ($p = 0,039$).

Моделирование с использование программы GENELAND с различным числом субпопуляций позволило предположить, что наиболее вероятно Евразийских рысей на всем ареале можно разделить на три группы. Большинство особей было отнесено к западной (48%) и восточной (23%) группировкам (Rueness et al., 2014). Проведенный анализ методом главных компонент показал, что основным фактором, влияющим на различие гаплотипов, было их географическое распределение вдоль оси запад-восток.

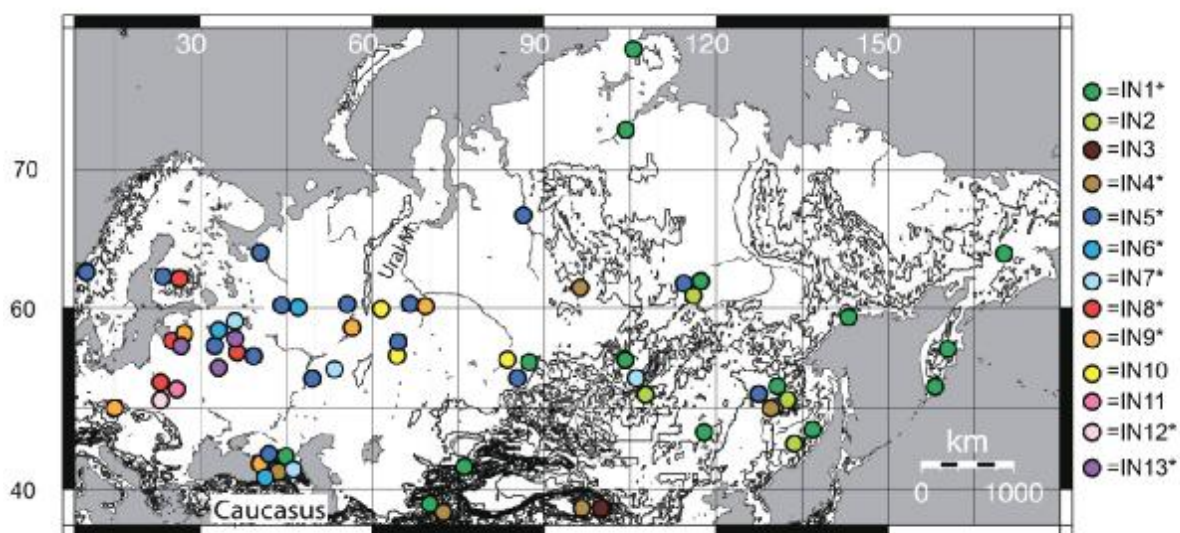


Рис. 55. Пространственное распределение гаплотипов евразийской рыси в Евразии.

Филогенетическое дерево, составленное на основе фрагмента 725 н.п. контрольного региона, показывает взаимоотношения 48 уникальных гаплотипов (Рис. 56).

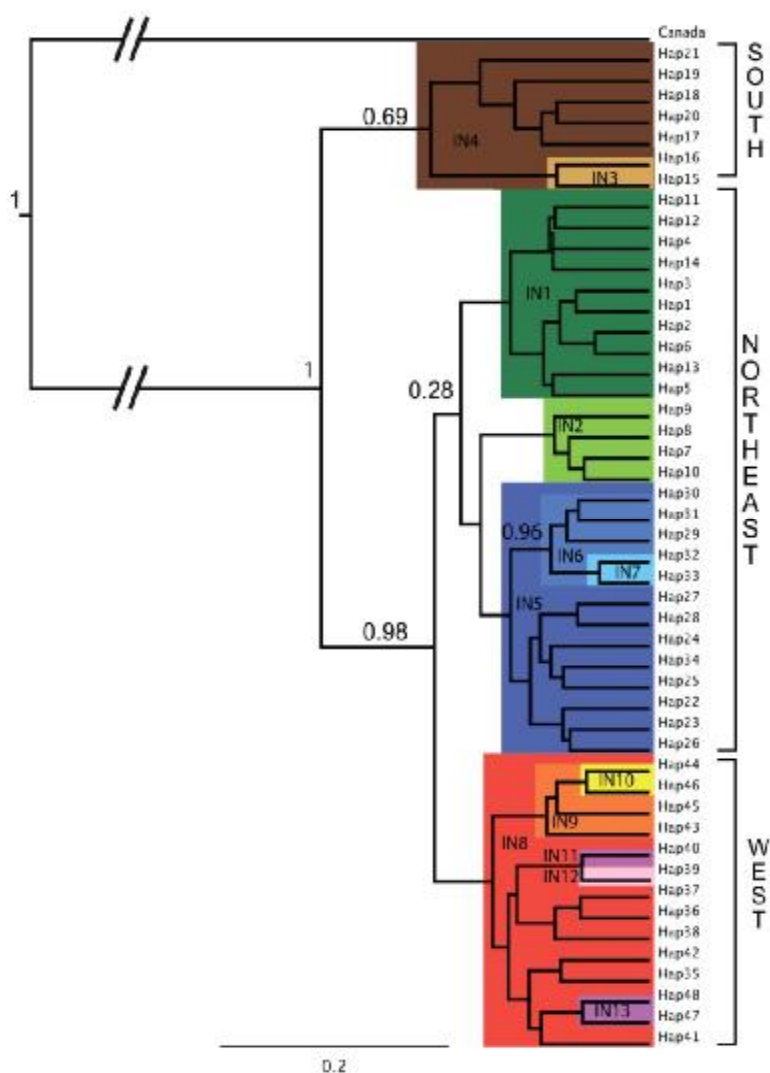


Рис. 56. Филогенетическое дерево 48 гаплотипов (725 нп контрольного региона). Тринадцать гаплогрупп (IN1–IN13) показаны различными цветами, образуя три основных клады: южную, северо-восточную и западную.

Три основных клады имеют сильную статистическую поддержку (0,98). При рассмотрении географического распространения каждой клады мы

назвали их «западной», «северо-восточной» и «южной». Северо-Восточная кладка могла быть разделена на две подклады, однако их разделение слабо поддерживалось статистически (0.28). Разнообразие гаплотипов в каждой кладке составляло соответственно 0.92 для Южной, 0.86 для Западной и 0.80 для Северо-Восточной. Оцененное время разделения клад показало, что древнейшей следует считать южную кладку (около 227 тыс. лет), затем Северовосточную (около 183 тыс. лет) и наиболее молодой – Западную (около 140 тыс. лет). По нашим данным разделение канадской и Евразийской рысей произошло 1 млн. лет назад.

Евразийская рысь в настоящий момент разделена на семь подвидов (Nowell, Jackson 1996), основываясь на особенностях географического распределения особей с различной окраской меха, размера тела, пятнистости. Это деление не совпадает с тем, что получили мы, основываясь на генетических данных. Отсутствие генетических различий может предполагать, что такие фенотипические особенности как размер тела и окраска меха обладают существенной пластичностью.

Несмотря на относительно короткие генетические дистанции между основными гаплотипами нам удалось показать четкую географическую структурированность такого высокоомобильного хищника, как евразийская рысь. Расхождение трех основных клад произошло в плейстоцене, что типично для большинства внутривидовых групп млекопитающих (Avice, 2000).

Девять из 48 гаплотипов были описаны ранее, основываясь на оценке митохондриальной ДНК евразийских рысей (Hellborg et al., 2002; Gugolz et al., 2008; Ratkiewicz et al., 2012). Мы не выявили три гаплотипа, описанных ранее. Один из них был описан из Македонии (Gugolz et al., 2008) и принадлежал к выделяемой нами южной кладе. Два других отмечались ранее среди рысей Польши и стран Балтии (Ratkiewicz et al., 2012).

Мы предполагаем, что популяции рысей были разделены в различных рефугиумах ледниковых периодов или возникли в результате различных колонизаций территорий в периоды потепления. Как и для других млекопитающих, широко распространенных в Евразии, период дивергенции вида у Евразийских рысей совпадал с последним ледниковым периодом (Korsten et al., 2009; Bannikova et al., 2010).

Юго-восточная часть современного ареала Евразийской рыси была не покрыта льдом в ходе последнего ледникового периода и растительность, вероятно, была сходна с современной (Hubberten et al., 2004). Наиболее древняя группа рысей (южная клада), населяет именно эту территорию (Rueness et al., 2014). Кавказ стал единственным регионом, где выявлены гаплотипы из всех трех клад. Это регион обладает высоким биоразнообразием и известен как крупнейший лесной рефугиум в Европе (Tarkhnishvili et al., 2012). Высокое разнообразие гаплотипов здесь может быть также результатом вторичных контактов, например, послеледниковой миграцией с севера. Для волка выявлена четко выделяемая генетически

группировка в Гималаях (Sharma et al., 2004), где обитает и небольшая популяция евразийской рыси (Din, Nawaz, 2010), которая, теоретически, может представлять обособленную филогруппу.

Несколько ледниковых рефугиумов были описаны для южной Европы и Карпат (Avice, 2000; Hewitt, 2004; Svendsen et al., 2004; Ruiz-Gonzalez et al., 2013). Карпатский рефугиум представляется принципиально важным для Евразийской рыси во время переживания последнего ледникового периода, что подтверждается и другими исследователями (Gugolz et al., 2008; Ratkiewicz et al., 2012). В целом пространственное распределение особей, отнесенных нами к западной кладе, более ограничено, чем среди остальных клад: все звери отмечены в центральной и восточной Европе. По-видимому, эта группа сформировалась из одного (двух) европейских рефугиумов времен последнего ледникового периода.

Группировка рысей, населяющих ныне северо-запад России и Скандинавию, покрытые льдом во время последнего ледникового периода, сформировалась как результат колонизации ранее необитаемых мест после таяния льдов. Наши данные позволяют предположить, что расселение этой филогруппы шло с Кавказа. Вторая подклада, вероятно, сформировалась в крупном лесном рефугиуме, который существовал в Восточной Сибири в позднем плейстоцене, и современное распространение могло возникнуть в результате экспансии в северо-восточном направлении, как было описано и для других лесных видов (Fedorov et al., 2008). Распределение гаплотипов на

большой части Евразии позволяет предположить некоторые ограничения в дрейфе генов, в частности, возможные физические преграды. В то же время, для Скандинавии и Польши, несмотря на отсутствие значимых физических преград, также описаны ограничения дрейфа генов (Rueness et al., 2003a; Ratkiewicz et al., 2012; Schmidt et al., 2009).

Генетические различия среди животных разных географических регионов была сильнее выражена для мтДНК, чем для микросателлитных данных. Это может быть как вследствие большей скорости мутаций микросателлитов, так и более дальней дисперсии самцов. Это общая тенденция для большинства млекопитающих (Greenwood, 1980; Waser, Jones, 1983), включая кошачьих, ведущих одиночный образ жизни: пуму (Laing, Lindzey 1993, Beier 1995), леопарда (Bailey 1993), красную (Croteau et al., 2010) и собственно евразийскую рысь (Schmidt, 1998) (но не для канадской рыси (Poole, 1997; Rueness et al., 2003b)), у которых самцы расселяются с материнских участков обитания дальше самок.

В позднем плейстоцене Евразия и Северная Америка были соединены Берингийским мостом (Elias *et al.* 1996), и общий рефугиум Берингия существовал в течение последнего ледникового периода. Филогеографические исследования нескольких видов млекопитающих как мелких грызунов (Brunhoff *et al.* 2003, Fedorov *et al.* 2003), так и крупных мобильных видов как волк (Vilà *et al.* 1999), бурый медведь (Barnes et al., 2002), лось (Hundertmark et al., 2002) и благородный олень (Ludt et al., 2003),

показали, что североамериканские и восточносибирские/азиатские гаплотипы формируют общие клады, что было интерпретировано, как следы Беренгийского рефугиума. Нам не удалось получить аналогичных результатов для евразийской и канадской рыси, которые дивергировали значительно раньше и их ареалы не перекрываются.

Уровень генетического разнообразия (гаплотипическое разнообразие (H) и нуклеотидное разнообразие π) и внутривидовые генетические дистанции были выше для евразийской, чем для канадской рыси. Возможное объяснение этого – современная канадская рысь происходит из одного ледникового рефугиума (Rueness et al., 2003b). Это может также отражать и тот факт, что евразийская рысь имеет более длинную генеалогическую историю. И, кроме того, канадская рысь – высокоспециализированный хищник, специализирующийся на добыче зайцев и живущий в однотипных условиях, тогда как евразийская рысь имеет гораздо более широкие ниши – пищевую и в выборе местообитаний, что может вести ее к увеличению генетической структурированности популяций.

Таким образом, евразийская рысь - вид с достаточно высоким генетическим разнообразием, что не позволяет предполагать развитие тератоспермии у животных по всему ареалу. Вместе с тем, уровень генетического разнообразия в отдельных группировках евразийской рыси, в частности в Карпатах или в Скандинавии (Spong, Hellberg, 2001; Rueness et al., 2003a; Schmidt et al., 2009; Ratkiewicz et al., 2012), чрезвычайно низок, что

может создавать предпосылки для проявления тератоспермии в этих группировках рысей.

Глава 5. Внутривыводковая агрессия как послеродовой механизм регуляции репродуктивного успеха

5.1. Феномен внутривыводковой агрессии и факторы его определяющие

Одним из наиболее важных факторов, который может оказывать влияние на выживаемость молодняка и, соответственно, репродуктивный успех кошачьих, является впервые описанный нами феномен внутривыводковой агрессии, по-видимому, уникальный для рода рысей (*Lynx*). Феномен внутривыводковой агрессии (sibling aggression, siblicide) широко распространен среди птиц, однако среди млекопитающих – это крайне редкое явление. По большому счету он описан только у пятнистых гиен (*Crocuta crocuta*) (Frank et al., 1991) и домашних свиней (*Sus scrofa*) (Fraser, Thompson, 1991; Milligan et al., 2001). Нами показано проявление внутривыводковой агрессии, как минимум, у трех из четырех видов рода рысей: евразийской рыси (Соколов и др., 1994), пиренейской рыси (Vargas, 2005; Antonevich et al., 2009) и красной рыси (Антоневич, Найдено, 2011). У канадской рыси опрос служителей зоопарков не выявил существования этого явления (Fanson K., неопубл. данные). Впервые наблюдавшаяся в 1991 году внутривыводковая агрессия в выводке евразийских рысей (Соколов и др., 1994) исследовалась нами в течение более чем 20 лет, что позволило описать целый ряд закономерностей.

Детальное поведение самок и детенышей во время проявления внутривыводковой агрессии было впервые описано в 1994 г. (Соколов и др., 1994), а впоследствии неоднократно обсуждалось нами в различных работах (Antonevich, Naidenko, 2007; Антоневи́ч, Найденко, 2011; Antonevich, Naidenko, 2008; Naidenko, Antonevich, 2009; Antonevich et al., 2009). Принципиальными моментами представляются следующие аспекты.

1). До момента проявления в онтогенезе внутривыводковой агрессии агрессивные элементы в поведении рысят отмечали в единичных случаях. Взаимодействия детенышей включали, в основном, элементы игрового и дружелюбного поведения (Naidenko, 2001). Жесткая агрессия начинала проявляться у одного из детенышей спонтанно. Как показали наблюдения за выводками, она не была персонифицирована и легко переадресовывалась на другого котенка. Драки носили ожесточенный характер. Нападающий котенок всегда пытался нанести укус в затылок или шею однопометника. Важность подобного элемента в поведении взрослых кошачьих подчеркивалась ранее (Leyhausen, 1973): он используется для умерщвления жертвы. Уже первая драка котят часто приводила к тяжелым травмам. Продолжительность драк варьировала от нескольких минут (или даже менее 1 минуты) до 8 часов. Поведение матери было однотипным – самка стремилась прекратить схватки и растащить детенышей, но не всегда успешно. Как правило, решающим фактором для самок была вокализация одного из детенышей (визг), услышав которую самка бросалась к дерущимся

котят, пытаясь разнять их, используя лапы и зубы. В единичных случаях вмешательство самки приводило к гибели одного из котят в выводках евразийской и пиренейской рысей. У евразийских рысей рассаживание котят часто приводило к угасанию агрессии. Вместе с тем, по нашим данным, подобное поведение проявлялось иногда у котят в течение 10-12 суток. У пиренейских рысей такое поведение может продолжаться на протяжении месяца и более (Антоневич, устн. сообщ.). У евразийских рысят после воссоединения выводков агрессивные взаимодействия регистрировали только при раздаче корма, но характер агонистического поведения был иным. Оно включало, в основном, такие элементы, как рык и замах лапой, реже - удары передними лапами. Схватки, удары задними лапами и укусы отмечали крайне редко.

2). Частота проявления внутривыводковой агрессии существенно различалась у разных видов рысей. Как указывалось ранее, у канадской рыси выявить случаев внутривыводковой агрессии до настоящего времени не удалось. У красной рыси внутривыводковая агрессия отмечена в одном выводке из двух (Антоневич, Найдено, 2011), что не дает возможности проводить анализ частоты встречаемости подобного поведения. Для евразийской рыси феномен внутривыводковой агрессии описан в 52% выводков (Naidenko, Antonevich, 2009). У пиренейской рыси частота проявления внутривыводковой агрессии значительно выше – 95% (Antonevich et al., 2009). Частота проявления внутривыводковой агрессии не

была достоверно связана с размером выводка у евразийских рысей, хотя в тройнях драки регистрировали несколько чаще, чем в двойнях (65% (n=17) и 42 % (n=12) соответственно). В выводках с четырьмя котятами частота проявления внутривыводковой агрессии составила 33% (n=3). Таким образом, наиболее часто внутривыводковые драки регистрировали в выводках с тремя котятами.

3). Внутривыводковая агрессия связывалась с полом агрессоров как у пятнистой гиены (Frank et al., 1991), так и евразийской рыси (Юдина, Юдин, 1990). В обоих случаях агрессорами считались самки. Вместе с тем, для евразийской рыси подобные выводы были сделаны на основе анализа поведения трех выводков, что явно недостаточно. Наши данные опровергли предположение, что проявление агрессии связано с полом детенышей. Самки были агрессорами в 11 выводках из 15, однако, принимая во внимание некоторый сдвиг в соотношении полов в сторону самок (24 против 18), проявление агрессии с их стороны не отличалось достоверно от ожидаемого равновероятного ($p=0,11$). Таким образом, проявление внутривыводковой агрессии у рысей не было связано с полом животных.

4). Внутривыводковая агрессия у евразийских рысей проявляется в строго определенный период онтогенеза. Все драки отмечены у детенышей в возрасте 34-64 суток (6-10 недели постнатального развития), причем основное число случаев внутривыводковой агрессии отмечено на 7-й неделе развития котят (с 43-их по 49-е сутки) (63%). Необходимо отметить, что этот

период практически совпадал с периодом проявления внутривыводковой агрессии у пиренейских рысей (6-10 недели развития, в основном 6-я и 8-я), единственная драка у красных рысей была отмечена в возрасте 61 суток. Таким образом, проявление внутривыводковой агрессии у рысят было связано с определенным периодом онтогенеза. Необходимо отметить, что сроки проявления внутривыводковой агрессии у рысей значительно отличались от остальных видов млекопитающих.

Период онтогенеза, в течение которого отмечали проявление внутривыводковой агрессии, характеризовался началом активных и полностью скоординированных перемещений рысят в пространстве. В это же время у них заканчивалось формирование всех видов игрового поведения (Алексеева и др., 2014) и начинали появляться элементы хищнического поведения и защиты добычи (Найденко, 2005). Детеныши рыси были способны умерщвлять укусом мышь, крысу или молодого кролика, принесенных матерью, и пытались защищать добычу от других рысят. К этому времени завершалось прорезывание всех молочных резцов и клыков, прорезывалось несколько предкоренных зубов (Stehlik, 1980). Рысята начинали в небольших количествах поедать мясной корм. На этом же этапе онтогенеза в возрасте более четырех недель у детенышей домашних кошек регистрировали агрессивное поведение по отношению к сибсам, но не в таких жестких формах (Baerends-Roon, Baerends, 1979). В отдельных случаях драки рысят фиксировали в более позднем возрасте (Юдина, Юдин, 1990).

К шестой неделе жизни рысят у них присутствовало большинство элементов игрового поведения (Naidenko, 2001), шло интенсивное развитие социальной игры (Алексеева, 2011; Алексеева и др., 2014), проявлялся автогруминг (Найденко, 1997), а продолжительность вылизывания котят самкой снижалась уже к концу первого месяца жизни котят (Чагаева, 2012; Чагаева, Найденко, 2012; Glukhova, Naidenko, 2014). К началу 4-й недели жизни котят они начинали осваивать пространство вне логова, постоянно сталкиваясь с большим количеством новых стимулов.

Внутривыводковые драки у евразийских рысей проявлялись, как правило, однократно в онтогенезе, при этом не были связаны с конкуренцией за твердый корм, соски самки и не являлись элементами игрового поведения (Соколов и др., 1994; Антоневиц, 2008; Naidenko, Antonevich, 2009). Этим они разительно отличались от проявлений внутривыводковой агрессии у свиней, где агрессивные взаимодействия отмечались в основном во время кормления молоком матери (Fraser, Thompson, 1991).

Вероятность драк не отличалась для выводков перворожавших самок (50%; $n=10$) и самок, размножавшихся ранее (т.е. имевших опыт выращивания котят) (54%; $n=24$), также как и вероятность летального исхода в драках (соответственно 10% и 13%). При анализе различий в вероятности проявления внутривыводковой агрессии в зависимости от того, кто из самцов был отцом детенышей, не было выявлено достоверных различий. Среди четырех самцов, каждый из которых был отцом не менее четырех выводков

вероятность драк не отличалась от ожидаемой (пропорционально количеству выводков от каждого самца) (χ^2 -test, $\chi^2=1.66$; $df=3$; ns). Различий в вероятности драк в зависимости от матери в выводках пяти самок также не было обнаружено (χ^2 -test, $\chi^2=2.45$; $df=4$; ns).

Необходимо отметить, что поведение самок рысей при драках детенышей разительно отличалось от такового у пятнистых гиен и домашних свиней. Самка рыси немедленно реагировала на начало драки детенышей и делала попытки разделить котят передними лапами и зубами, рыча и подминая их под себя. Часто самка прижимала одного из детенышей к земле, оттаскивала или отбрасывала в другое место. После разделения детенышей матерью нападавший котенок пытался вновь напасть на сибса, в то время как самка отделяла одного котенка от другого, располагаясь между ними, отталкивала агрессора, вылизывая его. Продолжительность драки и количество атак, схваток между детенышами, зависели от действий самки.

Самки свиней практически не реагируют на проявление внутривыводковой агрессии у детенышей. Самки пятнистых гиен также редко принимают участие в решении подобных конфликтов, хотя описаны особенности поведения самок, помогающие снизить конкуренцию детенышей в выводке и уровень сиблициды (разделение выводка и выращивание его в двух норах, принятие самкой при кормлении различных поз, облегчающих доступ к соскам субординантным детенышам (White, 2008)). В отличие от них реакция самок рысей на внутривыводковые драки

выглядит уникальной – это однозначно немедленная реакция по предотвращению драк детенышей, причем настолько жесткая, что может приводить к гибели котят. Это, на наш взгляд, может объясняться двумя причинами.

Масса тела новорожденных поросят составляет примерно 0,5% от массы тела самок, то есть материнский вклад в каждого потомка не очень велик. Новорожденные пятнистые гиены весят 1-1,6 кг, что составляет примерно 1,85% от массы матери. Масса тела рысят к 1,5 месяцам составляет около 9-10 % от массы матери. Это в пять раз больше, чем у гиен на момент драк, и в 20 раз больше, чем у свиней. Вероятно, столь высокая ценность детенышей и значительный родительский вклад обуславливают столь жесткую «негативную» реакции самки на агрессивные взаимодействия котят, которые могут быть летальны для одного из детенышей.

Внутривыводковые драки у поросят и пятнистых гиен проявляются в виде серий агрессивных взаимодействий и наиболее интенсивны в раннем возрасте детенышей, когда последние еще недостаточно хорошо вооружены. Сравнивая с ними полуторамесячных рысят необходимо отметить, что их «вооружение» (в первую очередь развитие зубной системы) значительно превосходит таковое у двух других видов. В этом случае даже одноразовая драка может приводить к гибели котенка (без вмешательства самки). Это, в значительной степени, обуславливает необходимость участия самок в решении конфликтов котят.

Проявление внутривыводковых драк у различных видов рысей в природе по-прежнему не исследовано, поскольку в настоящий момент не существует подходов, позволяющих адекватно подойти к решению подобной проблемы. Рыси приносят выводки в укромных местах в лесных чащах или зарослях кустарников, в дуплах деревьев, под их выворотнями, норах и скалистых расщелинах (Гептнер, Слудский, 1972). При этом самки не выращивают котят на протяжении всего времени в одном логове, меняя его с определенной периодичностью (в неволе один раз в две-три недели). Обнаружить логово рыси можно лишь благодаря счастливой случайности или с помощью наблюдений за животными, снабженными радиоошейниками. Однако даже в этом случае провести наблюдения/видеосъемку в природе онтогенеза поведения практически невозможно из-за скрытности и осторожности самок. В связи с этим, подобные данные по природным популяциям отсутствуют. Определенные заключения можно делать только на основании имеющихся косвенных данных. В частности, описана крайне высокая смертность молодняка у евразийских рысей с первого по третий месяцы жизни (Jedrzejewski et al., 1996). У пиренейских рысей также отмечена достаточно высокая смертность молодняка, при этом в районе логов неоднократно находили трупы детенышей, закопанные самками (Palomares et al., 2005), что практически исключает хищничество как причину гибели этих животных. Погибших детенышей в возрасте 1-2 месяцев со следами повреждений от «зубов мелких

хищных» находили в Швейцарии (Breitenmoser U., перс. сообщ.), Норвегии (Mortenson M., перс. сообщ.), поврежденный детеныш с характерными травмами (следами укусов на горле) был подобран в Костромской области в окрестности с. Шарья в 2006 г и передан на НЭБ «Черноголовка» ИПЭЭ РАН. Все это позволяет утверждать, что в природных условиях драки рысят также случаются и вероятно на регулярной основе. Это же подтверждается тем, что в неволе драки евразийских рысей отмечены не только на НЭБ «Черноголовка» при различных условиях содержания (тип вольеры, условия кормления, различная нагрузка «хендлинга») (Найденко, 1997; Антоневиц, 2008), но и в питомнике БПИ ДВО РАН (Юдина, Юдин, 1990), зоопарках г. Санкт-Петербурга (Афанасьева Г., перс. сообщ.), Вупперталя (Sliwa A., перс. сообщ.), зверосовхозе «Салтыковский» (Данилов П., перс. сообщ.), питомнике при Университете Осло (Mortenson M., перс. сообщ.). Кроме того, драки пиренейских рысей отмечали практически во всех выводках во всех центрах (4 центра в Испании и Португалии) при разных условиях содержания и кормления животных (Антоневиц, Найденко, 2011). Таким образом, можно заключить, что внутривыводковая агрессия рысят в условиях неволи проявлялась независимо от условий содержания, что подтверждает независимость этого феномена от них, предполагая его естественный характер для евразийской и пиренейской (а возможно и красной) рысей.

Игровые взаимодействия преобладали в социальных контактах детенышей в возрасте 1-1.5 месяцев (Naidenko, 2001; Антоневиц, 2008;

Алексеева и др., 2014). В этот период идет непрерывная интенсификация игрового поведения, увеличение количества элементов и частоты проявления игрового поведения (Найденко, 1997; Алексеева и др., 2014). До драки доли игрового и дружелюбного поведения выводках, где впоследствии регистрировали внутривыводковые драки были незначительно больше ($82 \pm 5,6\%$ и $12 \pm 3,9\%$), чем в выводках без драк ($74 \pm 9,0\%$ и $7 \pm 2,0\%$). Доли опознавательных и агрессивных контактов в выводках с драками ($1 \pm 0,4\%$ и $5 \pm 4,6\%$) были чуть меньше, чем в выводках без драк ($10 \pm 7,6\%$ и $10 \pm 6,3\%$; см. ниже). Поскольку для всех периодов в игровом поведении не было найдено достоверных различий между долями частот у котят из разных выводков (Критерий Краскела-Уоллеса, $H=10,4-11,4$; ns), сравнение долей игрового поведения в агрессивных и неагрессивных выводках проводили на уровне индивидуумов. Доли игры у рысят из выводков с драками не отличались от долей у рысят из выводков без драк в период до драки ($U=67$; $Z=0,83$; $n_1=21$; $n_2=8$; ns).

Различия в распределении частот игрового поведения между победителями, нейтральными котятами и проигравшими наблюдали в течение двух недель до драки (критерий Фридмана: $N=5$; $df=2$; $T=7,60$; $p<0,05$). Наибольшие частоты игры до драки наблюдали у нейтральных котят ($107,7 \pm 4,77\%$, за 100% принята средняя частота поведения для всех котят выводка) и победителей ($93,6 \pm 5,40\%$), наименьшие - у проигравших ($70,2 \pm 1,35\%$). Частоты дружелюбного поведения различались у котят разного

статуса до драки ($N=5$; $df=2$; $\chi^2=7,89$; $p<0,05$; победитель – $123,1\pm 8,11\%$; нейтральный – $110,1\pm 2,16\%$; проигравший $58,8\pm 10,13\%$). Таким образом, объектом атаки, как правило, становились детеныши, которые реже других в выводке проявляли игровое и дружелюбное поведение.

Анализ времени сосания в зависимости от статуса, полученного в драке в тройнях, не выявил различий между победителями, проигравшими и нейтральными котятами до драки ($N=4$; $df=2$; $\chi^2=0,5$; ns). Вместе с тем, в течение первого месяца жизни детенышей самки, в выводках которых впоследствии наблюдались внутривыводковые драки, тратили меньше времени на вылизывание котят (в среднем на котенка) (Рис. 57). Достоверные различия были обнаружены для возраста одной ($Z = 2,0$; $p < 0,05$; $n_1 = 4$; $n_2 = 6$), двух ($Z = 2,4$; $p < 0,05$; $n_1 = n_2 = 5$) и трех ($Z = 2,3$; $p < 0,05$; $n_1 = 4$; $n_2 = 6$) недель. Для первых дней жизни и возраста четырех недель не представлялось возможным провести статистическую обработку в связи с маленьким объемом выборки ($n = 3$).

Для детенышей евразийской рыси, предпочитающих определенную пару сосков матери, на протяжении всего периода питания молоком характерна монополизация предпочитаемой пары (Чагаева, Найденко, 2012; Glukhova, Naidenko, 2014). Степень монополизации, оцениваемая как доля подходов конкретного котенка к конкретной паре сосков от общего числа подходов всех котят выводка к этой паре сосков, может существенно различаться в зависимости от того, какую именно пару предпочитает котенок,

а также от возраста детеныша. Так в течение первого месяца жизни котят степень монополизации задней пары сосков матери достоверно выше степени монополизации средней пары ($Z=2,2-2,4$; $p<0,05$; $n=8$), однако во второй и третий месяц развития детенышей подобных различий не выявлено ($Z=0,7-0,9$; ns; $n=5$). В течение первых трех месяцев жизни котят степень монополизации детенышами средней пары сосков матери не изменяется ($Z=0,4-1,5$; ns; $n=5-8$), в то время как степень монополизации задней пары снижается к возрасту двух месяцев (Рис. 58).

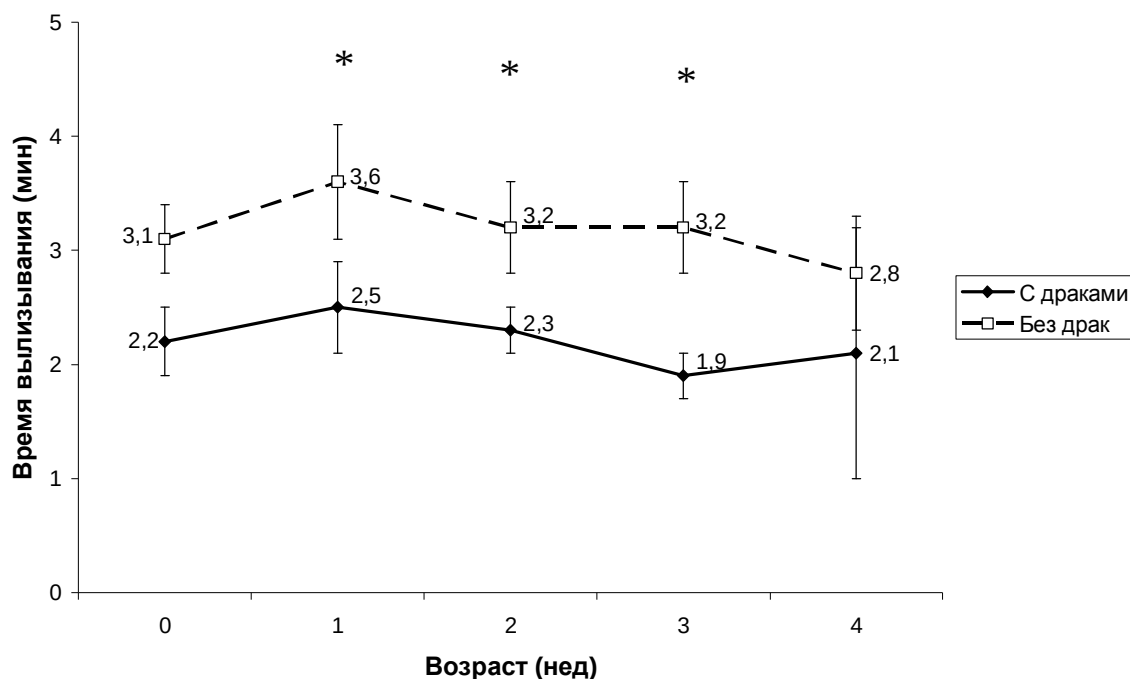


Рис. 57. Время, которое самки тратили на вылизывание детенышей (в среднем на котенка) в течение первого месяца жизни котят в выводках, где в дальнейшем наблюдались агрессивные взаимодействия, и выводках, где драк не было. U-критерий Манна-Уитни: (*) – $p < 0,05$.

Степень монополизации сосков детенышами из выводков, где были отмечены внутривыводковые драки, задней пары сосков была достоверно выше степени монополизации задней пары сосков котятами из остальных выводков ($Z=2,2$; $p<0,05$; $n=6$) (Рис. 59). Для млекопитающих предпочтение определенной пары сосков связывают обычно с большим количеством молока в ней (Kim et al., 2000) или ее большей защищенностью (Fernandez-Llario, Mateos-Quesado, 2005). Для евразийских рысей таких закономерностей не прослеживается (Glukhova, Naidenko, 2014).

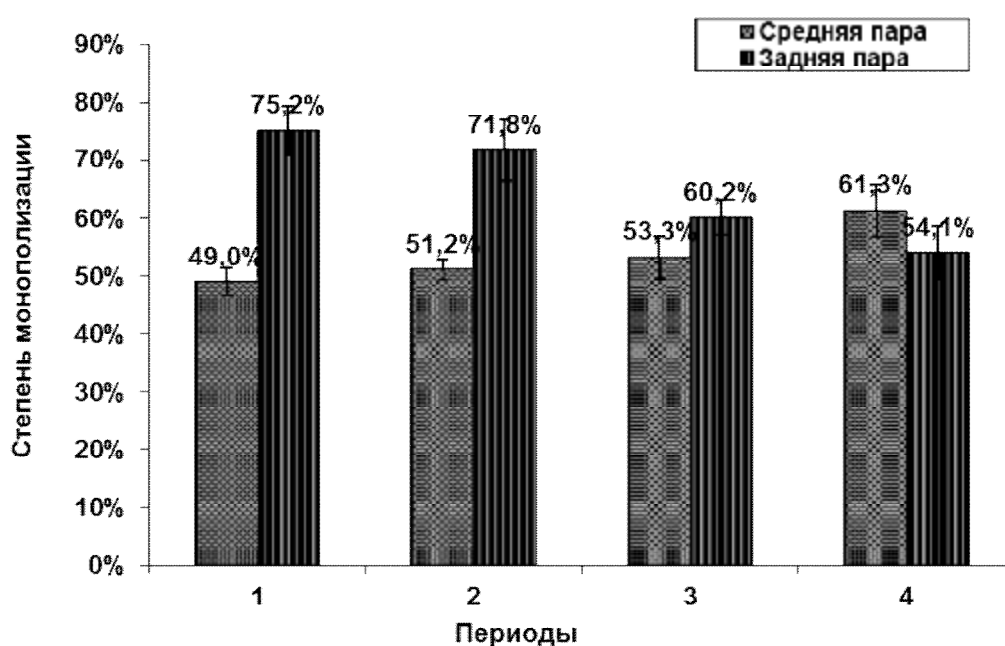


Рис. 58. Степень монополизации средней и задней пар сосков матери котятами разного возраста.

Следует отметить, что более высокая степень монополизации задней пары сосков у котят из выводков, где происходили драки, наблюдалась уже в первые недели жизни. Детеныши-«монополизаторы» почти во всех случаях

были победителями и, как правило, инициаторами внутривыводковых драк (Антоневич и др., 2013). Таким образом, именно детеныши, монополизирующие заднюю пару сосков наиболее успешно в течение первого месяца жизни котят, впоследствии наиболее вероятно выступают в роли агрессоров во внутривыводковых драках детенышей. Необходимо отметить, что спаривание самок с несколькими самцами и проявление множественного отцовства в выводке, по-видимому, может усиливать «конфликт» матери с детенышами (Garratt et al., 2013) и между детенышами тоже. Собранный нами материал не позволяет проследить влияние множественного отцовства у рысей на социальные взаимоотношения с матерью и сибсами.

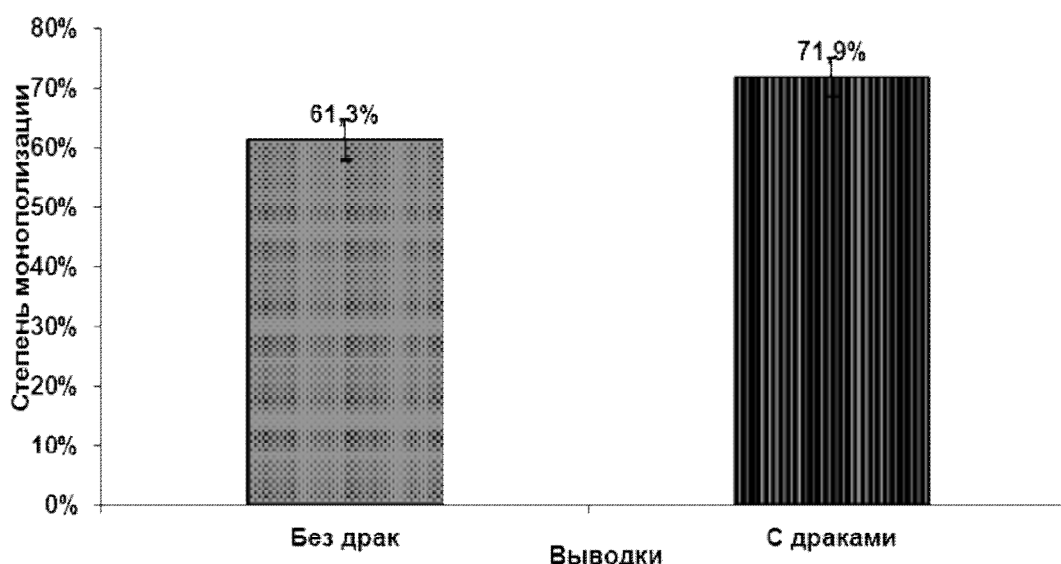


Рис. 59. Средняя степень монополизации детенышами задней пары сосков в выводках, где наблюдались внутривыводковые драки, и выводках, где драк не было.

Феномен внутривыводковой агрессии и его механизмы гораздо более полно изучались на птицах, чем на млекопитающих. Существует множество работ, рассматривающих механизмы, регулирующие интенсивность конкуренции в выводках птиц с факультативным сиблицидом. Рамос-Фернандес с соавт. (Ramos-Fernandez et al., 2000) использовали манипуляционные эксперименты для выявления гормональных коррелятов внутривыводковых иерархических отношений у голубоной олуши (*Sula nebouxi*) и показали, что уровень кортикостерона у доминантов достоверно выше, чем у подчиненных птенцов. Однако ранее Нунес де ла Мора с соавт. (Nunez de la Mora et al., 1996) обнаружили, что в условиях пищевой депривации подчиненные птенцы голубоной олуши имели достоверно более высокие базальные концентрации кортикостерона. Повышенные концентрации кортикостерона могут быть связаны с большой разницей в размере откладываемых яиц и степенью развитости птенцов, что может сказываться на активности их эндокринной системы (Howe, 1976), а также с плохим физическим состоянием птенцов (Sackman, Schwabl, 2001). Младшие птенцы голубоной олуши имели более высокие концентрации кортикостерона именно в связи с плохим физическим состоянием (Nunez de la Mora et al., 1996). Вместе с тем у канарского вьюрка (*Serinus canaria*) старшие птенцы, уже оперившиеся, в возрасте 23 сут имели большие базальные концентрации кортикостерона, чем третьи и четвертые по порядку вылупления (Schwabl, 1999). Тенденция к более высоким уровням

кортикостерона у первых птенцов наблюдалась уже в возрасте 15 сут от момента вылупления, как раз перед тем, когда они обычно оперяются. Эксперименты с воробьиной пустельгой (*Falco sparverius*), показали достоверное влияние порядкового номера птенца в кладке воробьиной пустельги на базальный уровень кортикостерона и на кортикоидный ответ на стресс-воздействия (Love et al., 2003). Они были выше у старших птенцов. Такие гормональные различия между sibсами в асинхронных выводках могут быть одним из физиологических механизмов, с помощью которых поддерживаются иерархические различия в массе и размере птенцов (Love et al., 2003). У изучавшихся видов птиц уровень кортикостерона был несколько выше у более старших и более высокоранговых птенцов, т. е. особей, наиболее часто проявлявших агрессию по отношению к sibсам.

Материнские андрогены, которые в различном количестве присутствуют в яйцах, оказывают дифференцированное влияние на организацию гипоталамо-гипофизарной системы птенцов (Schwabl, 1999), впрочем сходный феномен описан и для млекопитающих (McCormick et al., 1998). В желтках яиц воробьиной пустельги концентрации тестостерона и андростендиона минимальны в первом отложенном яйце и возрастают в каждом последующем, т. е. меняются в обратном порядке по сравнению с кортикостероном (Sockman, Schwabl, 2000). Такая же особенность распределения андрогенов в яйцах показана у вьюрка (Schwabl, 1993) и красноплечего черного трупяла (*Agelaius phoeniceus*) (Lipar et al., 1999), но

противоположна у египетской цапли (*Bubulcus ibis*) (Schwabl et al., 1997) и у зебровой амадины (*Taeniopygia guttata*) (Gil et al., 1999). У домового крапивника (*Troglodytes aedon*) как в синхронных, так и в асинхронных кладках не обнаружено связи концентрации андрогенов с порядковым номером яйца в кладке (Ellis et al., 2001). По-видимому, другие факторы (например, интервал в откладывании яиц) оказывают у ряда птиц большее влияние на проявление и характер внутривыводковой агрессии, чем уровень андрогенов в отложенных яйцах (Drummond et al., 2008).

Таким образом, особенности распределения андрогенов и глюкокортикоидов в яйцах птиц видоспецифичны и зависят от их порядкового номера в кладке. Очевидно, что агрессивные взаимодействия птенцов не зависят напрямую от уровня андрогенов в плазме крови.

У млекопитающих связь внутривыводковой агрессии с гормональным статусом детенышей рассматривалась только для пятнистой гиены. Две гипотезы связывают между собой такие явления, как инвертированная социальная иерархия пятнистых гиен («матриархат»), высокая агрессивность самок этого вида, маскулинизированность их гениталий и внутривыводковая агрессия. В качестве механизма, определяющего развитие такой специализации, в обоих случаях рассматривают изменения гормональных профилей особей.

Первая гипотеза предполагала, что переход пятнистой гиены с питания падалью на питание свежееубитой дичью сопровождался усилением

конкуренции между членами клана. Это привело к увеличению смертности среди молодняка (Frank, 1997). У пятнистой гиены доминирующие самки размножаются в более раннем возрасте, чем подчиненные, и с меньшими интервалами. Их щенки имеют большие преимущества в доступе к корму, многие из них доживают до половозрелости. Мутации, способствующие увеличению конкурентоспособности размножающихся самок (большой размер, повышенная агрессивность и пр., обуславливаемые высоким уровнем андрогенов), закреплялись в популяции. Таким образом, сильное влияние социального статуса на размножение могло быть важным фактором в эволюции гиен (Frank, 1997). Следствием одной из таких мутаций могло стать усиление воздействия на плод андрогенов, увеличивающее агрессивность и размер тела взрослых животных.

Концентрация тестостерона в плазме крови у небеременных самок гиен более низкая, чем в крови у самцов (Goymann et al., 2001). Однако, начиная с первого триместра беременности, происходит увеличение уровня стероидов в плазме крови, в том числе тестостерона, концентрации которого у беременных самок достигают максимальных значений, характерных для самцов, в то время как концентрации андростендиона во время беременности повышаются незначительно (Licht et al., 1992). Измерения концентраций гормонов, проведенные в сосудах матки и яичников, показали, что андростендион в основном синтезируется в яичниках, а тестостерон, прогестерон и эстрогены – в матке и плаценте (Licht et al., 1992). Градиент

концентрации тестостерона между плодной и материнской сторонами плаценты подтверждает тот факт, что плацента конвертирует материнский андростендион в тестостерон, воздействующий на плод. Таким образом, плацентарный тестостерон становится основным андрогеном для эмбрионов и его концентрации достаточно велики. Это и приводит к маскулинизации наружной половой системы самок гиен во время пренатального развития (Licht et al., 1992; Yalcinkaya et al., 1993; Goymann et al., 2001).

Вторая гипотеза предполагала, что сиблицид, возникнув спонтанно в онтогенезе отдельных особей, закрепился отбором. Детеныши-агрессоры, побеждающие в драках, получали преимущества, и ранняя внутривыводковая агрессия закрепилась вместе с повышенной агрессивностью самок и другими адаптациями пятнистых гиен (East, Hofer, 1997). Одним из факторов, оказавшим влияние на возникновение неонатальной агрессии именно у пятнистых гиен, мог стать длительный период зависимости детеныша от материнского молока, увеличивающий значение социального статуса в выводке во время нехватки пищи (Golla et al., 1999).

Эти гипотезы не отвечают на множество вопросов, например почему формирование своеобразной социальной структуры матриархального типа и морфологических особенностей произошло только у пятнистых гиен? Доминирование самок над самцами не всегда связано с большими концентрациями андрогенов. Исследования на кошачьих лемурах (*Lemur catta*) показали, что иерархия может быть андрогеннезависимой. У этого вида

самки доминируют над самцами; как и у пятнистых гиен, но в меньшей степени, их гениталии имеют черты маскулинизации. Как и у пятнистых гиен, различия в базальных концентрациях андрогенов между самками и самцами меньше, чем у большинства исследованных млекопитающих (Engelhardt et al., 2000). Уровень тестостерона у самок кошачьих лемуров меньше, чем у самцов. Увеличение агрессивности в сезон размножения кошачьих лемуров сопровождается увеличением концентраций тестостерона, но прямой корреляции между индивидуальными концентрациями гормонов и агрессивностью нет. Все это может свидетельствовать о большей роли индивидуальной динамики концентраций гормонов и чувствительности рецепторов, чем о пороговых концентрациях андрогенов или о наличии иных механизмов регуляции социальной иерархии (Engelhardt et al., 2000).

Несмотря на столь подробные исследования гормонов у пятнистых гиен, непосредственное положительное влияние гормонального статуса на агрессивность у детенышей описано лишь в одной работе (Frank et al., 1991). Концентрации тестостерона в крови детенышей мужского пола были выше в течение 1-го месяца жизни, чем у их сестер. Уровень тестостерона в крови самцов в раннем онтогенезе увеличивался, а в крови самок снижался. У детенышей женского пола на протяжении всего первого месяца жизни сохранялись высокие концентрации андростендиона, в то время как у самцов они были максимальными при рождении, а затем снижались в первые 10 суток жизни. Измерения концентраций гормонов у детенышей гиен

проводили у животных, содержащихся в неволе в условиях, принципиально отличающихся от естественных, что могло повлиять на результаты измерений. Полученные гормональные данные авторы анализировали, опираясь на результаты полевых наблюдений за популяцией в Масаи-Мара, обитающей в условиях достаточно скудной кормовой базы. Данные о гормональной регуляции ранней внутривыводковой агрессии у гиен, таким образом, нуждаются в дальнейшей проверке.

По евразийской рыси данные по гормональной регуляции внутривыводковой агрессии были собраны нами (Найденко, 2005; Найденко, Ерофеева, 2005; Антонец, 2008), по пиренейской - отсутствуют вовсе. По нашим материалам, средний уровень тестостерона в плазме крови половозрелых самцов и самок рысей отличается незначительно: вне периода предгона–гона (январь–март) уровень тестостерона у самцов был лишь в 1,1-1,3 раза выше. В период беременности уровень тестостерона у самок евразийской рыси был достоверно выше, чем в период покоя репродуктивной системы (сентябрь–ноябрь) (соответственно для семи самок $2,56 \pm 0,37$ (24 измерения) и $1,63 \pm 0,33$ (24 измерения) нг/мл; $T=0$; $Z=2,36$; $n=7$; $p=0,018$), возрастая в среднем более чем в 1,5 раза (на $75 \pm 24\%$). Таким образом, в период беременности уровень тестостерона у самок рысей был сопоставим с таковым у самцов в период покоя репродуктивной системы - $2,85 \pm 0,80$ нг/мл ($n=6$, 70 измерений; $U=20$; $Z=0,14$; $p=0,89$). Те же закономерности отмечены и для самок дальневосточного лесного кота: уровень гормонов у самок

возрастал по сравнению с периодом покоя с $1,95 \pm 1,40$ (45 измерений) до $3,58 \pm 2,24$ (15 измерений) нг/мл; $T=1$; $Z=2,19$; $n=7$; $p=0,028$), увеличиваясь в среднем более чем в 2 раза (на $122 \pm 50\%$). У домашних кошек достоверного увеличения уровня тестостерона у беременных самок (15 дней беременности) по сравнению с периодом покоя репродуктивной системы (окончание лактации) не отмечали ($Z=1,153$; $p=0,24$; $n=13$). Вместе с тем, уровень тестостерона у беременных самок был примерно в 1.5 раза выше, чем у самок в период покоя репродуктивной системы ($1,95 \pm 0,50$ против $1,24 \pm 0,37$ нг/мл).

Наши исследования показали, что в возрасте, когда вероятность драк рысят максимальна, средний уровень тестостерона в плазме крови детенышей значительно не отличался от такового в течение первых 6 мес постнатального развития. В целом же, на протяжении первого полугодия жизни детенышей, изменения уровня тестостерона не показывали четко выраженного паттерна (Найденко, 2005; Найденко, Ерофеева, 2005). Изменения уровня кортизола в течение первых 6 месяцев постнатального онтогенеза показывали четкий тренд в сторону увеличения концентрации кортизола у детенышей с возрастом. У детенышей в возрасте 1,5–3 месяцев он был достоверно ниже, чем у 6-месячных котят. Вместе с тем в возрасте 45 суток у рысят он был несколько выше, чем у детенышей в возрасте 1 и 2 месяцев (Найденко, Ерофеева, 2005). По предварительным данным, у детенышей в возрасте 1,5 месяцев крайне высок уровень андростендиона (Найденко, Ерофеева, 2005), однако более полная выборка и использование

высокоспецифичных антител к андростендиону (DRG, USA) показали, что уровень андростендиона у рысят значительно ниже предполагавшегося ранее и пик в возрасте 45 сут. отсутствует. Таким образом, значительных возрастных изменений в уровне этих трех гормонов, связанных с периодом внутривыводковой агрессии, не отмечено, хотя в период внутривыводковых драк отмечен небольшой подъем уровня кортизола в плазме крови.

При рассмотрении концентраций гормонов в зависимости от статуса котят было показано, что уровень тестостерона был примерно одинаков у детенышей агрессоров и атакованных котят (по критерию Вилкоксона для сопряженных пар $Z=0.67$; $n=5$; ns). Достоверных различий в уровне андростендиона также выявлено не было ($Z=0.73$; $n=6$; ns), хотя уровень андростендиона был несколько выше у агрессивных котят, чем у атакованных детенышей (соответственно 0.070 ± 0.023 и 0.050 ± 0.013 нг/мл). Уровень кортизола до драки был несколько выше у котят, которые впоследствии участвовали в драке, однако достоверных различий между уровнем кортизола у «агрессора» и «жертвы» выявлено не было (158.4 ± 32.8 и 113.1 ± 10.1 нг/мл; $Z=1.21$; $n=5$; ns). Уровень кортизола, тестостерона и андростендиона у рысят-агрессоров не отличался достоверно от такового у детенышей в выводках, где драк не отмечали (по критерию Манна–Уитни соответственно $Z=0.29-1.00$; $n_1=7$; $n_2=6$; ns). Таким образом, можно заключить, что спонтанная внутривыводковая агрессия у рысят носит тестостерон-независимый характер.

Вместе с тем подъем уровня кортизола в плазме крови рысят в возрасте около 1.5 месяцев может быть связан с проявлением внутривыводковой агрессии у детенышей. Искусственная стимуляция выброса кортизола в кровь путем введения внутримышечно синтетического аналога адренокортикотропного гормона (“Synacten”) приводила через 1 ч к подъему уровня кортизола в плазме крови у рысят в 1.4-8.1 раза (средний уровень кортизола возрастал с 98 ± 13 до 313 ± 54 нг/мл, т. е. в 3.2 раза). Достоверно возрастал и уровень андростендиона (хотя и в меньшей степени). Уровень тестостерона у рысят после инъекции АКТГ возрастал примерно на 10-30%, не отличаясь достоверно от базального. Двое из 11 котят (18%) в течение 1-го ч после инъекции атаковали своих однопометников. Следует отметить, что ожидаемая вероятность подобных драк в 1-й час после инъекции как случайного события составляла лишь 0,07% (сравнение долей $p=0,079$). Кортизол может влиять на проявление агрессии у ряда видов млекопитающих, например, у золотистого хомячка (*Cricetus auratus*) (Delville et al., 2005).

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

достоверными только для выводков с низкими и высокими темпами роста (тест по сравнению долей $p=0,043$).

Пол рысят не влиял на их вес ($F_{5, 58}=1.04$, $p=0.40$) и темпы роста ($F_{4, 57}=1.37$, $p=0.25$) в тройнях на протяжении всего рассматриваемого периода (Антоневич и др., 2012), как собственно и в выводках с 1-2 котятами (Naidenko, 2006). Это позволило нам в дальнейшем рассматривать детенышей разного пола в рамках единой выборки.

Анализ динамики массы тела в тройнях выявил различия между выводками, где наблюдали внутривыводковые драки и где их не отмечали (в дальнейшем, «выводки с драками» и «выводки без драк») ($F_{5, 35}=3.12$, $p=0,02$). При анализе изменений массы тела до драки выявленная зависимость была сильнее ($F_{4, 40}=6.20$, $p=0.0006$), поскольку масса тела различалась у рысят из выводков с драками и без драк только в первые дни после рождения ($p=0.02$) (мельче были котята из выводков, в которых впоследствии наблюдали раннюю внутривыводковую агрессию), а в последующие периоды достоверно не различалась ($p=0,35-0,80$; рис. 60).

Динамика темпов роста рысят также достоверно различалась в выводках с драками и без драк ($F_{3, 38}=9,73$, $p=0,00007$). Темпы роста были больше в выводках с драками в первые две недели жизни рысят ($p=0,05$) (Рис. 61), в 15-30 дневном возрасте различий не было ($p=0,85$), а темпы роста котят в возрасте от месяца до полутора были меньше в выводках с драками, чем в

выводках без драк ($p=0,03$). Статистически значимых различий в темпах роста с полутора до трех месяцев не выявлено.

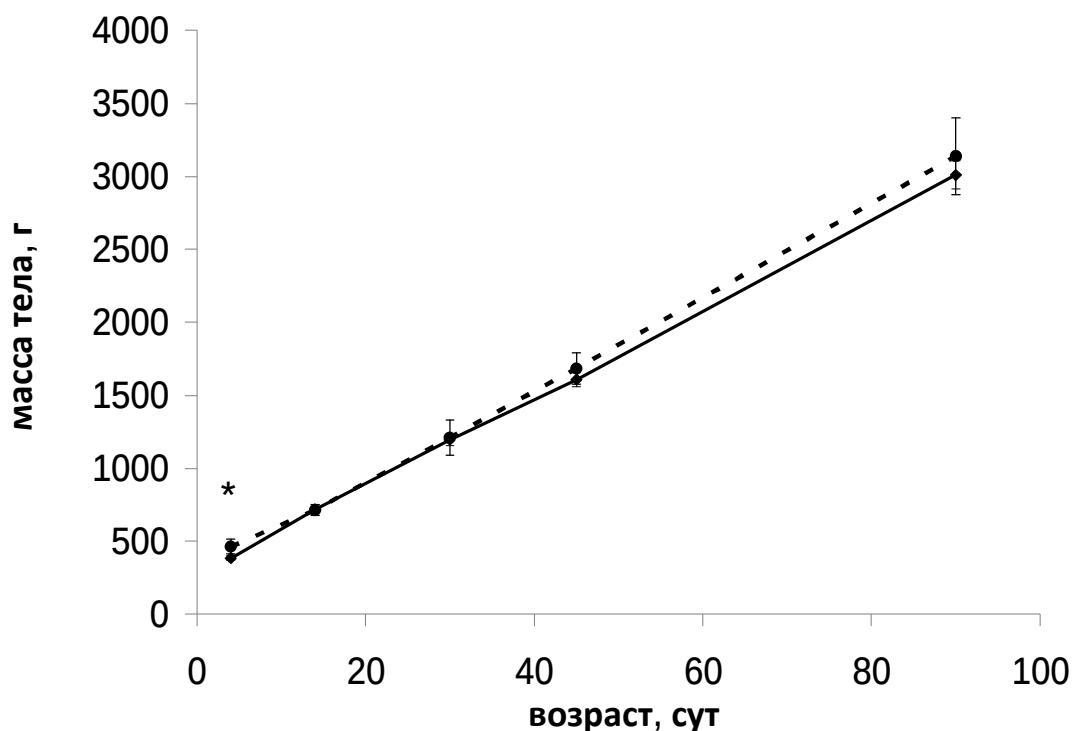


Рис. 60. Динамика массы тела рысят из выводков-троен с драками (сплошная линия) и без драк (пунктирная линия) в первые три месяца жизни ($M \pm SE$). * - $p < 0,05$.

Изменения темпов роста с двухнедельного к полуторамесячному возрасту достоверно различались в выводках с драками и без драк ($F_{1,43}=30,78$, $p=0,00000$). В выводках с драками темпы роста снижаются на $4,56 \pm 8,54$ г/сут, а в выводках без драк увеличиваются на $13,52 \pm 9,59$ г/сут. Таким образом, в выводках без драк в течение первых 1,5 месяцев жизни наблюдается увеличение темпов роста детенышей, тогда как в выводках с драками, напротив, изначально более высокие темпы роста снижались.

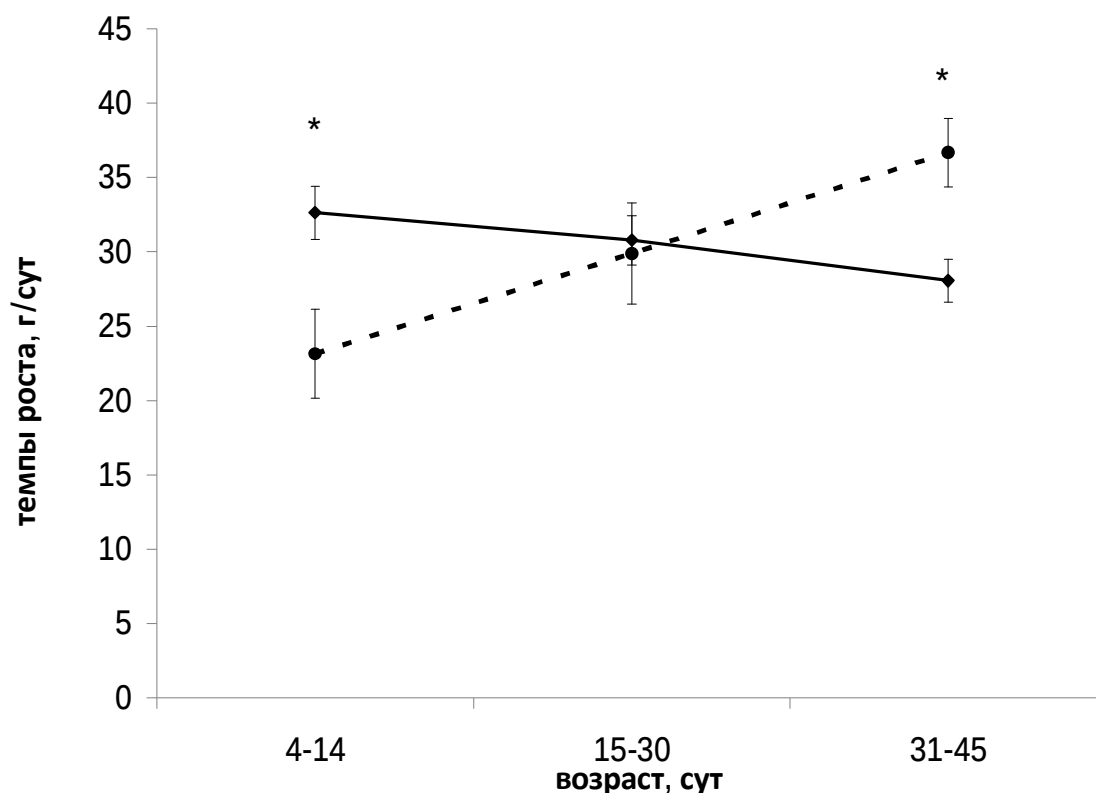


Рис. 61. Темпы роста рысят в выводках-тройнях с драками (сплошная линия) и без драк (пунктирная линия) в первые три месяца жизни ($M \pm SE$). * - $p < 0,05$.

В период перехода на питание твердой пищей у млекопитающих при снижении темпов роста детенышей, увеличивается конкуренция за корм (Найденко, 2005). Ранее нами было показано, что у рысей среди выводков с драками больше выводков с маленькими темпами роста, чем в выводках без драк (Naidenko, Antonevich, 2009). Положительная зависимость темпов роста, способности получать питательные вещества, или общей конкурентоспособности от массы тела детенышей при рождении показана для многих видов млекопитающих (Rodel et al., 2008), в том числе и для видов с ранней внутривыводковой агрессией (Fraser, Thompson, 1991; Hofer,

East, 2008). Полученные нами результаты позволяют утверждать, что в части выводков, в целом менее крупные при рождении детеныши евразийской рыси быстро растут в первые две недели жизни, затем их темпы роста снижаются, и происходит драка. В других выводках темпы роста рысят увеличиваются с первых дней жизни к полутора месяцам, драки в таких выводках не наблюдали. Таким образом, в онтогенезе евразийской рыси мы можем наблюдать наличие двух различных стратегий: рождение несколько более мелких, быстро растущих в начале развития детенышей, с риском потерять их в результате внутривыводковой агрессии, и рождение более крупных по размеру детенышей, которые растут медленнее, но без риска потерять их во внутривыводковой драке. Насколько та или иная стратегия характерна для отдельных самок рысей и как подобные стратегии могут меняться в зависимости от прочих факторов (например, кормовой базы в природе) – вопросы, которые еще только предстоит исследовать. Возможно, именно отсутствие достаточной кормовой базы приводит к снижению темпов роста котят по мере их взросления, что и ведет к проявлению внутривыводковой агрессии в онтогенезе.

Физическое развитие рысят в раннем онтогенезе нами неоднократно рассматривалось (Найденко, 1997; Naidenko, 2006; Antonevich, Naidenko, 2008; Naidenko, Antonevich, 2009; Чагаева, 2012). Основные выводы обсуждались в приведенных исследованиях. Среднесуточные темпы роста оставались примерно одинаковыми в первые недели жизни детенышей (в г) и составляли

около 35 г в сутки. Возраст детенышей оказывал существенное влияние на темпы роста котят (Naidenko, 2006). В первую очередь это связано со снижением темпов роста котят в период перехода на мясное питание и резким их увеличением после того как котята начинали регулярно употреблять мясной корм.

Низкие темпы роста могут быть одной из причин высокой вероятности драк. В выводках пятнистых гиен, где регистрировали siblicide, перед гибелью детенышей наблюдали снижение средних темпов роста (Hofer, East, 2008). В случаях недостаточности корма (и снижения темпов роста) конкуренция за корм увеличивается. У пятнистых гиен вероятность драк (Watcher et al., 2002), так же, как и вероятность смертельного исхода (Golla et al., 1999) драк, зависят от обилия корма, так же как и темпов роста (Hofer, East, 2008).

У рысей в неволе прямой связи между вероятностью драк и обилием корма не была обнаружена (Соколов и др., 1994), тем не менее, высокая вероятность драк с низкими темпами роста котят позволяет нам предполагать, что эта корреляция существует. Перед драками котята в основном зависят от материнского молока, хотя некоторые из них уже перед драками начинают пробовать мясной корм. Хотя после 50-дневного возраста мясо является основной пищей, лактация продолжается на месяц-два дольше (Найденко, 1997, 2005). Суточная потребность в энергии увеличивается с увеличением массы тела детенышей и в какой-то момент самки становятся

неспособными удовлетворить возросшие энергетические потребности котят. На этой стадии детенышам приходится искать твердую пищу или снижать темпы роста (Gittlemann, Oftedal, 1987). Как правило, агрессор тяжелее, чем атакованный котенок. Тем не менее, нейтральные в драке котята имели примерно такую же массу тела, что и агрессоры. Очевидно, большая масса тела не позволяет нам считать котят, ей обладающих, потенциальными агрессорами. В некоторых выводках мелкий котенок мог атаковать более крупного и даже выигрывать драку. У пиренейских рысей меньший котенок также атаковал более крупного (Vargas et al., 2005).

Мы предполагали, что внутривыводковая конкуренция может быть более выраженной между котятами одного размера, т.е. близкого статуса. В этом случае драки могут служить для установления иерархических отношений между этими сибсами и их вероятность может быть выше. Тем не менее, мы не нашли какого-либо подтверждения этой гипотезы. Переключение агрессии с одного котенка на другого во время драки только подтверждает идею, что выбор жертвы может быть случайным.

5.2. Влияние внутривыводковой агрессии на развитие детенышей

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

может влиять на их выживаемость, дальнейший рост и развитие. Реально оценить смертность детенышей в результате внутривыводковой агрессии на настоящий момент не представляется возможным. Несмотря на высокую смертность молодняка у евразийских и пиренейских рысей в природе (Jedrzejewski et al., 1996; Palomares et al., 2005), которая составляет до 35-40% в первые 2-3 месяца жизни, ее нельзя однозначно рассматривать как следствие проявления внутривыводковой агрессии. Смертность евразийских рысей в результате проявления внутривыводковой агрессии, оцененная в неволе, составила 9,3% от общего числа детенышей в выводках, где проявлялась внутривыводковая агрессия (Naidenko, Antonevich, 2009). Частота проявления внутривыводковых драк, как и смертность детенышей, не зависели от опыта самок (см. выше). Несколько летальных исходов описано и для выводков пиренейских рысей (Vargas et al., 2005; 2009). Вместе с тем, эти данные также нельзя считать реальной оценкой смертности рысят в результате внутривыводковых драк, так как в ряде выводков, при угрозе существенных травм котят, драки останавливались наблюдателями, что могло существенно снижать смертность детенышей. Типичные травмы, полученные детенышами в драках, травмы шеи, затылка и груди (укусы), травмы лап (прокусанные) (Рис. 62, 63), могли оказывать существенное влияние на целый ряд параметров дальнейшего развития котят, а иногда и приводили к гибели детенышей. В этом случае, из-за сокращения размеров выводка и увеличения возможностей получения корма детенышем, котят-

«киллеры» (убившие сибса) получали существенные преимущества в темпах роста.



Рис. 62. Травмы рысенка, полученные во внутривыводковой драке, котенок впоследствии погиб.



Рис. 63. Травмы, полученные во внутривыводковой драке котенком-победителем.

Достоверных различий в массе тела детенышей (победителей и проигравших) после драк не выявлено (через 10 дней после драки масса победителя составляла в среднем 1907 ± 135 г, проигравшего - 1966 ± 154 г; через 30 дней соответственно 2402 ± 113 г и 2281 ± 115 г). Темпы роста котят (суточная прибавка массы тела в г) также не различались достоверно у победителей и проигравших детенышей в неделю драки, через 10 и 30 дней после драки (Naidenko, Antonevich, 2009). Вместе с тем, темпы роста победителей после драк увеличивались, а темпы роста проигравших котят снижались. Изменения темпов роста детенышей относительно темпов роста в день драки достоверно различались у победителей и проигравших к 30 дню после драки ($n=10$; $T=6$; $Z=2,19$ $p<0,05$; критерий Вилкоксона для сопряженных пар) (Рис. 64). Темпы роста победителей увеличиваются на $10 \pm 5,6$ г/сутки, а у проигравших детенышей снижаются на $6,0 \pm 6,6$ г/сутки. Однако, через два месяца (60 дней) после драки различия в изменениях темпов роста между победителями и проигравшими исчезают ($n=10$; $T=13$; $Z=1,48$; ns). Таким образом, в течение первого месяца после драки котята, победившие в драках, получают преимущества в темпах роста по сравнению с проигравшими котятами.

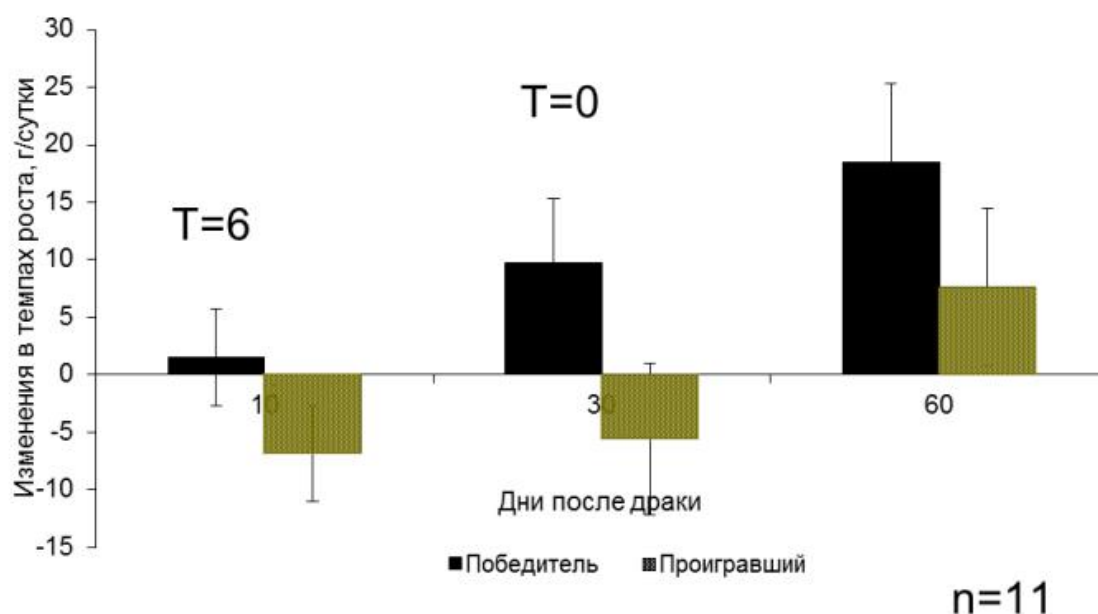


Рис. 64. Изменения темпов роста детенышей разного статуса после драки.

Можно предположить, что детеныши, убившие своих однопометников, получают большие преимущества после смерти конкурента. Достоверных различий между весом таких детенышей и других агрессоров в период драк не обнаружено, так же как и через 10 и 30 дней после драки. Тем не менее, эти котята (“киллеры”) получали преимущества: их суточный прирост веса был достоверно больше (примерно в 2,5 раза), чем у других агрессоров в первые 10 дней после драки, но в течение следующих трех недель эти различия исчезали (Антоневич, 2008). Долговременных (3-4 года) наблюдений за такими котятами не проводили, однако, кроме кратковременных последствий (лучшая обеспеченность кормом и более быстрые темпы роста), они, возможно, могут получать и преимущества, заключающиеся в изменении индивидуальных жизненных стратегий животных (Spencer, Tilbrook, 2009).

Асимметрия социальных отношений в выводках у пятнистых гиен может приводить к смерти детеныша, занимающего наиболее низкую иерархическую позицию (Hofer, East 2008). Гибель детенышей происходит не столько в результате ран, полученных в ходе драк, сколько как результат монополизации доминирующими особями пищевых ресурсов, обеспечиваемых родителями (Drummond, 2001; Drake et al. 2008). Следует отметить, что однопометник является одним из ближайших родственников агрессора (50% общих генов, или 25%, если детеныши рождены от разных отцов), поэтому гибель сибса можно рассматривать в рамках снижения приспособленности особи-агрессора. Теоретически, когда обеспечение кормом меньше количества, необходимого для питания всех членов выводка, доминантный детеныш выигрывает от получения не только своей доли пищи, но и доли его сибсов, несмотря на то, что это в некоторых случаях может вести к смерти субординатного сибса. Напротив, когда родители обеспечивают обильный корм, небольшое преимущество, обеспечиваемое внутривыводковой агрессией (некоторое увеличение темпов роста и выживания) не компенсирует снижения выгоды, связанного со смертью однопометника (Parker et al., 1989). Ряд исследований на птицах и млекопитающих подтверждают эти предположения (Drummond 2001; White, 2008; обзор в Hudson, Trillmich, 2008). У млекопитающих внутривыводковая борьба за обеспеченность материнским молоком влияет на темпы роста и выживание детенышей (Fraser, 1990; Stockley, Parker, 2002; Drake et al., 2008;

White, 2008; Hudson, Trillmich, 2008). Однако у рысят анализ времени сосания в зависимости от статуса, полученного в драках в тройнях, не выявил различий между победителями, проигравшими и нейтральными котятами (Антоневич, 2008; Антоневич и др., 2013).

В период проявления внутривыводковых драк детеныши переходят на питание твердым кормом. Именно в этом возрасте у рысят отмечено снижение темпов роста (Naidenko, 2006), связанное, вероятно, с нехваткой молока матери, что характерно для большинства млекопитающих (Ofstedal, 1984). В природе не описаны случаи, когда самки евразийских рысей приносят добычу к логову, при этом котята начинают сопровождать самку по участку обитания только с 2–3-месячного возраста (Schmidt, 1998; Reinhardt, Halle, 1999). Однако самки пиренейских рысей приносят мелкую добычу котятам (Fernandez et al., 2002). Нехватка материнского молока и малодоступность твердого корма увеличивают значение каждой кормежки для рысят при наличии твердой пищи, такой как мелкие грызуны, птицы или зайцеобразные.

Детеныши рыси из более крупных выводков (троен), как правило, меньше, чем одиночные детеныши или котята из двоен (Naidenko, 2006). Тем не менее, в период драк не было достоверных различий в массе тела детенышей и их темпах роста в зависимости от размера выводка. Это является еще одним доводом в пользу того, что размер выводка не играет большого значения во внутривыводковых драках рысей, как, например, у

пятнистых гиен, у которых небольшое количество сосков ограничивает размер выводка, который может выкормить самка, и увеличивает конкуренцию сибсов (Hofer, East, 2008).

Период после драк, когда котята начинают есть мясной корм, характеризовался резким увеличением темпов роста котят (Naidenko, 2006). В неволе изменения массы тела у котят, победивших и проигравших в драках, различались после драк. Необходимо отметить, что корм самкам с котятами предоставляли почти неограниченно (Соколов и др., 1994). Это могло снижать внутривыводковую конкуренцию и, следовательно, различия в динамике массы тела котят. Вероятно, в течение периодов нехватки корма различия в динамике массы тела котят будут больше. Известно, что у пятнистых гиен иерархическая позиция самки матери в клане и, соответственно, ее обеспеченность кормом, напрямую связаны с проявлением внутривыводковой агрессии в выводках (Hofer, East, 2003). Изменения темпов роста рысят после внутривыводковых драк были положительными у победителей и отрицательными у проигравших.

У пятнистых гиен установление иерархии в выводке ведет к формированию значительной асимметрии в массе тела между доминирующим щенком и подчиненным (Hofer, East, 1997). Даже при получении ранений всеми щенками, участвовавшими в драках (Golla et al., 1999), получение доминантной позиции приносит победителю заметную выгоду (Hofer, East, 2008). Для рысят распределение кормовых ресурсов и

как следствие изменение темпов роста может быть крайне важным в этот период, когда темпы роста являются наибольшими за весь онтогенез, исключая первый месяц постнатального развития (Naidenko, 2006). В природе это может приводить к нехватке пищи для проигравшего котенка и смерти некоторых котят. Для детенышей пятнистых гиен показано, что увеличение темпов роста ведет к увеличению их выживаемости до двухлетнего возраста (Hofer, East, 2008).

Необходимо отметить, что переход на мясное питание стимулирует ускорение среднесуточных темпов роста и у других видов кошачьих, в частности красной рыси (9-я неделя жизни, прирост массы тела возрастает с $11,8 \pm 2,1$ г, $n=6$, до $21,2 \pm 4,5$) и дальневосточного лесного кота (8-я неделя жизни, с $14,1 \pm 2,7$ г, $n=22$, до $20,9 \pm 3,7$). По-видимому, изменения в обеспеченности детенышей кормом, в том числе и за счет его перераспределения внутри выводка, может быть чрезвычайно важным для выживаемости детенышей кошачьих в этот период.

Внутривыводковые драки детенышей отражались на социальной структуре выводка, причем затрагивали целый ряд аспектов социального поведения.

1). Первым следствием внутривыводковых драк было снижение числа игровых взаимодействий в выводках на период в 3–10 суток (Naidenko et al., 2005; Найденко, 2005). Отчасти это могло быть связано с получением котятами травм в результате драк, с другой стороны это могло быть связано с

необходимостью восстановления нормальных социальных отношений после произошедшего конфликта.

2). Различия в распределении частот элементов игрового поведения между победителями, нейтральными котятками и проигравшими наблюдали в первые две недели после драки ($N=6$; $df=2$; $\chi^2=7,00$; $p<0,05$). Наибольшую частоту появления игры наблюдали у победителей ($109,5\pm4,68\%$, в процентах от средневыводковой частоты) и нейтральных котят ($105,7\pm6,42\%$), наименьшие - у проигравших ($86,2\pm4,67\%$). Однако к 3–4-й неделе после драки различия исчезали, хотя тенденция сохранялась (Антоневич, 2008). Частоты дружелюбного поведения не различались у котят разного статуса после драки.

Основным показателем для оценки изменения частоты инициирования игровых взаимодействий рысятами была асимметрия игровых взаимодействий в выводках: достоверные отличия проявления поведения от теоретического ожидаемого (при одинаковой частоте поведения у всех котят выводка). Подобная асимметрия постепенно возрастала в выводках, в которых происходили драки, как и в «неагрессивных» выводках (Антоневич, 2008). Рысята, проигравшие во внутривыводковых драках, как до, так и после драк, показывали частоты игрового и дружелюбного поведения значительно ниже ожидаемого.

3). Проявление внутривыводковой агрессии оказывало влияние и на очередность подходов животных к твердому корму. Формирование пищевого

поведения евразийских рысят детально описано ранее (Антоневич, 2008). Показано увеличение времени кормового поведения на 2-3 месяце постнатального онтогенеза, важность первых подходов к корму для питания детенышей, увеличение числа агрессивных взаимодействий котят около корма к концу третьего месяца жизни детенышей. В целом же, котята, занимающие доминантную позицию в выводке (чаще иницирующие игровые взаимодействия), обычно первыми подходят к корму (Иванов, Найдено, 2009; Иванов и др., 2010), что может давать существенные преимущества при кормлении рысят мелкими млекопитающими (грызуны, зайцы) или птицами. Все это может способствовать дифференциации темпов роста детенышей, особенно при ограниченности кормовых запасов.

Таким образом, внутривыводковая иерархия, сформированная в результате драки в начале перехода на мясной корм или даже до этого, будет определять распределение корма между детенышами, и влиять на выживаемость котят. В выводках видов птиц, у которых описывали сиблицид, показана связь интенсивности и частоты агрессии с обеспеченностью кормом (Legge, 2000; Nathan et al., 2001; Massemin et al., 2003; Osorno, Drummond, 2003). Отсутствие реальной конкуренции за корм в выводках евразийских рысей в условиях неволи, вследствие его обилия, ясно показывает время кормления, которое не только не различалось между котятками, но также и не зависело от очередности кормления. Однако даже в этих условиях мы наблюдали преимущества, получаемые победителем: в

выводках с драками достоверно чаще ожидаемого первыми или победители драк (как в одиночку, так и одновременно с другими котятами), проигравшие кормились первыми реже ожидаемого. В целом, асимметрия в частотах поедания корма была выше в выводках с драками (65% котят), чем в выводках без драк (Антоневич, 2008).

Формирование иерархической структуры в выводке кошачьих, характерное для всех рассматриваемых нами видов (евразийской рыси, дальневосточного лесного кота, домашней кошки), ведет к изменению игровых и дружелюбных контактов между котятами, взаимоотношений около корма, оказывает существенное влияние на динамику массы детенышей разного статуса. Еще одним возможным последствием формирования иерархических отношений в выводках кошачьих может быть дифференциация в активности иммунной системы в зависимости от их социального статуса.

Влияние социального статуса животных на активность иммунной системы (гуморального иммунного ответа) описано у различных видов млекопитающих и птиц, однако, в большинстве случаев связано с различиями в концентрации стероидных гормонов (в первую очередь тестостерона и глюкокортикоидов) (обзор см. Moshkin et al., 2000). Высокие их уровни, вызванные активным участием в размножении (повышение тестостерона) (Lochmiller, Deerenberg, 2000; Adamo et al. 2001; French et al., 2007), участием в агрессивных социальных взаимодействиях (высокий

уровень глюкокортикоидов у подчиненных (Saad, Elridi 1984; Goymann et al., 2001) или доминантных особей (Creel et al., 1992, 1997)) могут негативно влиять на состояние иммунной системы животных, однако, все это относится ко взрослым особям. У детенышей кошачьих в раннем онтогенезе не выявлено достоверных различий в уровне стероидных гормонов в зависимости от их социального статуса (Антоневич, 2008; Лощагина и др., 2012).

Сравнение силы гуморального иммунного ответа у доминантных и подчиненных котят домашней кошки показало, что концентрация антител к вирусу панлейкопении кошачьих через три недели после инъекции была достоверно выше у котят промежуточного социального статуса по сравнению с подчиненными и доминантными котятами (Рис. 65) (соответственно $Z=1,96$; $n=11$; $p=0,05$ и $Z=2,58$; $n=11$; $p=0,01$). Иммунный ответ доминантных детенышей был выше, чем у подчиненных ($Z=2,30$; $n=17$; $p=0,022$).

Сходные результаты о дифференциации гуморального ответа у животных разного социального статуса были получены на половозрелых грызунах в постоянных по составу группах (Мошкин и др., 2003). Анализ силы иммунного ответа в зависимости от социального статуса детенышей на хищных млекопитающих не проводился ранее, однако, различия в активности иммунной системы показаны и для детенышей разного социального статуса у домашних свиней (Rudine et al., 2007).

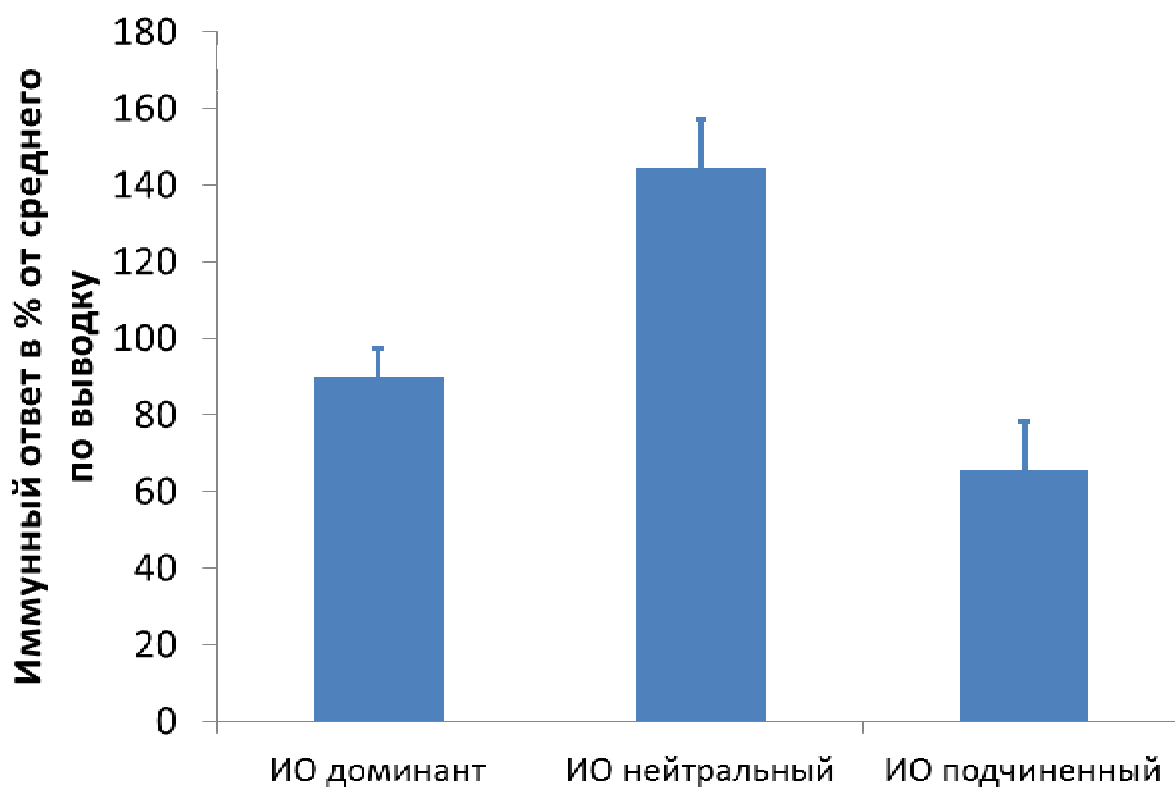


Рис. 65. Концентрация антител при иммунном ответе на инъекцию вируса панлейкопении кошачьих детенышам домашней кошки разного социального ранга.

Следовательно, у детенышей кошачьих наблюдаются четкие различия в активности иммунной системы в зависимости от социального ранга котят, позволяющие демонстрировать детенышам более сильный гуморальный иммунный ответ, и, соответственно, большую устойчивость к различным инфекционным патогенам. По-видимому, это также может в значительной степени влиять на выживаемость детенышей, выступая дополнительным фактором, оказывающим влияние на финальный репродуктивный успех животных.

Заключение

Репродуктивные стратегии кошачьих умеренных и тропических широт различаются достаточно существенно. В первую очередь это различие связано с периодичностью наступления эструсов у самок и сезонностью в активности половой системы у самцов. Это связано с оптимизацией периода размножения животных в умеренных широтах, позволяющего, по-видимому, снизить постэмбриональную смертность молодняка. Наличие индуцированного типа овуляции у абсолютного большинства кошачьих, а также проявление феномена тератоспермии у самцов, создают предпосылки для выбора животными промискуитетной системы спариваний, поскольку последняя позволяет увеличить репродуктивный успех животных. Повышение репродуктивного успеха у самок происходит как за счет увеличения интенсивности овуляций при интенсификации спариваний и снижения эмбриональных потерь при спариваниях с несколькими партнерами. Ключевыми факторами, влияющими на репродуктивный успех самцов, являются число половых партнеров, с которыми самец спаривается в период размножения, и качество спермы самцов. Регуляция плодовитости и, как следствие, репродуктивного успеха самок кошачьих в зависимости от обеспеченности кормом хорошо описана в литературе. По-видимому, виды, обитающие в стабильных условиях, могут иметь меньшую вариацию в размерах выводка (например, оцелот, обычно в выводке 1 котенок), чем виды, кормовая база которых может существенно меняться по годам

(канадская рысь, манул (до 8 детенышей)). На этом фоне уникальным остается феномен внутривыводковой агрессии (описанный для трех видов рода рысей из четырех), который оказывает существенное влияние на репродуктивный успех родителей уже в постнатальный период развития молодняка.

Выводы

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

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

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

4). Динамика уровня андрогенов у самцов моно-, олиго- и полиэстральных видов кошачьих различна. У самцов моноэстральных видов присутствуют 1–2 пика уровня тестостерона в сыворотке крови или экскрементах. У самцов олиго- и полиэстральных видов уровень тестостерона повышен в течение значительно более длительного периода или не показывает существенной динамики в течение года.

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

кошачьих столь высокая гормональная активность желтых тел может, вероятно, предотвращать наступление следующего эструса.

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

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

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

9). Феномен ранней внутривыводковой агрессии, впервые описанный у трех видов рысей, является фактором, влияющим на их репродуктивный успех. Он проявляется у обоих видов рысей Евразии с разной частотой (у пиренейской рыси чаще, чем у евразийской) и носит тестостерон-независимый характер.

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

11). Внутривыводковые драки ведут к дифференциации темпов роста детенышей и их социальных взаимоотношений. У домашней кошки котята разного социального ранга показывали достоверные различия в активности иммунной системы.

Список использованной литературы

1. Алексеева Г.С., Антонец А.Л., Ерофеева М.Н., Найдено С.В., 2011. Межвидовое сравнение основных типов социального внутривыводкового поведения у евразийской и красной рысей. //В сб.: Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. Мат-лы 4-й Международной научно-практической конференции. М., Изд-во РГАУ-МСХА. С. 212-214.
2. Алексеева Г.С., Антонец А.Л., Ерофеева М.Н., Найдено С.В., 2014. Социальная игра в онтогенезе внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx*). //Известия РАН. Серия биологическая, 4: 382-390.
3. Антонец А.Л., 2008. Ранняя внутривыводковая агрессия евразийской рыси (*Lynx lynx*). Дисс... канд. биол. наук. М, ИПЭЭ РАН: 140 с.
4. Антонец А.Л., Ерофеева М.Н., Найдено С.В., 2012. Проявление ранней внутривыводковой агрессии евразийской рыси определяется темпами роста детенышей. // Доклады АН. Сер. биол., 447 (3): 340–342.
5. Антонец А.Л., Найдено С.В., 2011. Ранняя внутривыводковая агрессия в роде рысей (анализ межвидовых сходств и различий) //В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания, 1-4 февр., Москва. М, КМК. С. 24.

6. Антонец А.Л., Чагаева А.А., Найдено С.В., 2013. Внутривыводковая асимметрия социальных отношений в раннем онтогенезе евразийской рыси // Зоологический журнал 92(2): 238–247.
7. Арипджанов М.Р. Лисица в горных экосистемах // В сб.: V съезд Всесоюзного Териологического об-ва АН СССР. 29 января-2 февраля 1990 г., Москва. М. 1990. Т. 2. С. 53-54.
8. Брагин А.П., 1986. Территориальное поведение и возможные механизмы регуляции плотности популяции у амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) // Зоол. журн. 65 (2): 272–282.
9. Вейнберг П.И., 1988. Материалы по питанию рыси в Северо-Осетинском заповеднике. // В сб.: Ресурсы животного мира Северного Кавказа. Тезисы докладов научно-практической конференции, 19-22 апреля 1988. Ставрополь, 1988. С. 35-37.
10. Володин И.А., Нагайлик М.М., Володина Е.В., 2005. Кодировали ли бифонические крики направление движения у красного волка (*Canis alpinus*)? // В сб.: Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы научной конференции 4-8 октября 2005 г., Черногоровка. КМК. С. 19-21.
11. Гептнер В.Г., Слудский А.А., 1972. Млекопитающие Советского Союза. В трех томах. Том второй. (Часть вторая). Хищные. Гиены и кошки. 572 С.

12. Голубева Л.Ф., Леонова О.В., 1986. Содержание, рост и развитие некоторых представителей семейства кошачьих в Новосибирском зоопарке. //В сб.: "Содержание и разведение диких животных.", Алма-Ата: 54-63.
13. Гончарук М.С., Керли Л.Л., Найдено С.В., Рожнов В.В., 2012. Встречаемость серопозитивных реакций к инфекционным заболеваниям среди мелких хищников на приграничных территориях Лазовского заповедника. //Зоол. ж., 91 (3): 355-361.
14. Давыдов В.Г., 1983. Социальная организация рыси на Южном Урале //Поведение животных в сообществах. Матер. III Всесоюз. конф. по поведению животных. М., Наука: 117–119.
15. Дарман Ю.А., Игнатенко С.Ю., 1990. Рысь Хинганского заповедника. //В сб.: "V съезд Всесоюзного Териологического об-ва АН СССР. 29 января-2 февраля 1990 г., Москва." М., т. 2: 68-69.
16. Дидорчук М.В., Приклонский С.Г., 1990. Суточный ход куницы и факторы его определяющие. //В сб.: "V съезд Всесоюзного Териологического об-ва АН СССР. 29 января-2 февраля 1990 г., Москва." М., т. 2: 70-71.
17. Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П., Белогурова М.П., Рогова О.А., 1991. Концентрация прогестерона у мышей на ранних стадиях гомо- и гетерогенной беременности. //Доклады АН СССР 319: 494–497.
18. Желтухин А.С., 1980. Крик рыси. //Охота и охотничье хозяйство, № 2: 15.

19. Желтухин А.С., 1982. Зимние перемещения и маркировочное поведение рыси в южной тайге Верхневолжья. //В сб.: Экология, охрана и использование хищных млекопитающих в РСФСР". М.: 104-119.
20. Желтухин А.С., 1984. О суточной активности и размерах участков обитания рыси в южной тайге Верхневолжья // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 89 (1): 54–62.
21. Желтухин А.С., 1986. Биocenотические связи рыси (*Lynx lynx*) в южной тайге Верхневолжья. //Зоологический журнал, т. 65 (2): 259-271.
22. Желтухин А.С., 1987. Рысь южной тайги Верхневолжья (экология, поведение, вопросы использования и охраны). Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук.
23. Желтухин А.С., 2003. Центр русской равнины. //Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. Отв.ред. Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А. М: Наука. С. 137-167.
24. Жиряков В.А., 1986. О рыси в Алма-Атинском заповеднике. //В сб.: "Редкие животные Казахстана. Материалы ко 2 изданию Красной Книги Казахской ССР", Алма-Ата: 56-57.
25. Зоренко Т., Мотмиллер И., 2005. От чего зависит репродуктивный успех самцов общественной полевки? //В сб.: «Поведение и поведенческая экология млекопитающих» (Ред. В.В.Рожнов). М: КМК: 245-248.

26. Иванов Е.А., 2013. Оценка благополучия популяций редких видов кошачьих (тигра, леопарда и манула) в природе с использованием неинвазивных методов. Дисс. ... канд. биол. Наук. ИПЭЭ, Москва. 128 С.

27. Иванов Е.А., Найдено С.В., 2009. Внутривыводковая конкуренция у детенышей евразийской рыси (*Lynx lynx*). //В сб.: «Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России. М., Изд-во РГАУ-МСХА: 365-367.

28. Иванов Е.А., Найдено С.В., Антонец А.Л., 2010. Конкуренция за твёрдый корм у детёнышей евразийской рыси. //Материалы IV Всероссийской научной конференции «Актуальные проблемы экологии и сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран», Владикавказ: 174-178.

29. Иванов Е.А., Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., Найдено С.В., 2014. Неинвазивная оценка активности гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у дальневосточного леопарда //Доклады Академии наук, 456 (5): 622-625.

30. Кирилюк В.Е., Пузанский В.А., 2000. Распространение, численность манула в юго-восточном Забайкалье и причины их изменений. //Бюлл. МОИП 105: 3-9.

31. Коркишко В.Г., 1983. Зимняя охота леопарда на косулю. //Прикладная этология. Матер. III Всесоюз. конф. по поведению животных. М., Наука: 219–221.

32. Корытин С.М., Азбукина М.Д., 1988. Распознавание американской норкой (*M. vison*) пола и возраста твоих сородичей. //В сб.: Поведение охотничьих животных. Киров: 153-160.
33. Котенкова Е.В., Найдено С.В., 1998. Видоспецифичный запах у близкородственных видов: время формирования в онтогенезе у домовых (*Mus musculus musculus*) и курганчиковых (*Mus spicilegus*) мышей. //Известия РАН 6: 754-757.
34. Лощагина Ю.А., Найдено С.В., 2012. Особенности поведения и физиологии детенышей разного социального статуса в выводках домашней кошки (*Felis catus*). //В сб. «V Всероссийская конференция по поведению животных». М., КМК: 114.
35. Лукаревский В.С., 1993. Леопард (*Panthera pardus*) на Западном Копетдаге: размещение, численность, особенности экологии и поведения. //Зоологический журнал, т. 72 (1): 131-141.
36. Лукаревский В.С., 1995. Современное состояние популяций крупных хищных млекопитающих Западного Копетдага и прилежащих территорий. //Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук, М.: 164 С.
37. Мартынова В.А., Чаадаева Е.В., Найдено С.В., Афанасьева Г.А., 2009. Акустическая сигнализация и уровень стероидных гормонов у снежного барса *Uncia uncia* в период гона в условиях неволи. // В сб.:

Поведение и поведенческая экология млекопитающих, 9-12 ноября, Черноголовка, М., КМК. С. 60.

38. Матюшкин Е.Н., 1977. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений). //В сб.: Поведение млекопитающих, М., Наука: 146-178.

39. Матюшкин Е.Н., 2003. Рыси мировой фауны: биологическое разнообразие, география и эволюция. //Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны. Отв.ред. Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А. М: Наука. С. 137-167.

40. Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И., 2003. Иммунная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах. //Журнал общей биологии, 64(1): 23-44.

41. Найденко С.В., 1997. Социальное поведение рыси (*Lynx lynx* Linnaeus, 1758) и особенности его формирования в онтогенезе. Автореферат дисс. канд. биол. наук. 24 С.

42. Найденко С.В., 2005. Особенности размножения и постнатального развития евразийской рыси //Отв. ред. Рожнов В.В. КМК, Москва: 112 С.

43. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., 2004. Размножение евразийской рыси и особенности репродуктивной стратегии самок. //Зоологический журнал, 83 (2): 261-269.

44. Найденко С.В., Ерофеева М.Н., 2005. Изменения уровня стероидных гормонов в крови рысят (*Lynx lynx* L.) в раннем постнатальном онтогенезе. //Доклады РАН. Сер. биологич., 400 (3): 423- 425.
45. Найденко С.В., Есаулова Н.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Рожнов В.В., 2012. Встречаемость инфекционных заболеваний у амурского тигра на юге ареала. //Ред. Середкин И.В., Микелл Д.Г. «Болезни и паразиты диких животных Сибири и Дальнего Востока России», Владивосток, Дальнаука: 27-35.
46. Найденко С.В., Иванов Е.А., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Рожнов В.В., 2011. Активность системы гипоталамус-гипофиз-надпочечники у амурских тигров (*Panthera tigris altaica*) в неволе и в природе и ее изменение в течение года. //Известия РАН. Серия биол., 3: 358-363.
47. Найденко С.В., Рожнов В.В., 2009. Использование неинвазивных методов для оценки репродуктивного статуса ресурсных видов млекопитающих. //Успехи современной биологии, 129 (5): 610-619.
48. Найденко С.В., Хупе К., 2002. Сезонные изменения в использовании участков обитания одичавших домашних кошек (*Felis silvestris* var. *catus*) в Золлинге, Центральная Германия. //Зоол. ж., 81 (11): 1371-1381.
49. Никольский А.А., Мухамедиев Т.Д., Сребродольская Е.Б., 1999. Сезонные изменения размеров семенников и вокальной активности пищух

как подтверждение гормонального контроля за акустическим поведением млекопитающих //Докл. АН. Общая биология 364(4): 569–571.

50. Павлова Е.В., 2010. Взаимосвязь социального поведения и гормонального статуса у дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euptilura*). Дисс... канд. биол. наук. М, ИПЭЭ РАН: 136 с.

51. Павлова Е.В., Найденко С.В., 2008. Неинвазивный мониторинг глюкокортикоидов в экскрементах дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euptilura*) //Зоологический журнал, 87 (11): 1375-1381.

52. Павлова Е.В., Найденко С.В., 2012. Особенности динамики базальной активности адрено-кортикальной системы и ее связь с поведением у дальневосточного лесного кота (*Prionailurus bengalensis euptilura*)// Зоол. ж. 91 (10): 1261-1272.

53. Пикунов Д.Г., Коркишко В.Г., 1992. Леопард Дальнего Востока. М., "Наука": 192 С.

54. Пучковский С.В., 1990. Следы гона и маркировка сигнальных деревьев бурым медведем в Удмуртии. //В сб.: V съезд Всесоюзного Териологического общества АН СССР. 29 января-2 февраля 1990 г., Москва. М., т. 2: 105-106.

55. Рожнов В.В., Сорокин П.А., Найденко С.В., Лукаревский В.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., Юдин В.Г., 2009. Неинвазивная индивидуальная идентификация амурских тигров (*Panthera*

tigris altaica) молекулярно-генетическими методами. //Доклады АН 429 (2): 278-282.

56. Рожнов В.В., Сорокин П.А., Лукаревский В.С., Найденко С.В., Эрнандес-Бланко Х.А., Лукаревский С.В., 2013. Индивидуальная идентификация дальневосточных леопардов (*Panthera pardus orientalis*) молекулярно-генетическими методами и ее использование для оценки численности популяции. //Известия РАН. Серия биол. 2: 138-143.

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

58. Руковский Н.Н., 1977. Особенности зимнего поведения выводка рысей (*L. lynx* L.). //В сб.: Поведение млекопитающих, М., Наука: 179-186.

59. Рутовская М.В., Антонец А.Л., Найденко С.В., 2009. Дистантные крики самцов евразийской рыси (*Lynx lynx*, Felidae) в период гона. //Зоологический журнал 88 (11): 1377-1386.

60. Рутовская М.В., Найденко С.В., 2006. Звуковая сигнализация евразийской рыси (*Lynx lynx*) //Бюлл. МОИП 1: 3-9.

61. Рымарева Е., 1933. К биологии рыси. //Бюллетень зоопарков и зоосадов, М.: 21-27.

62. Сагалов А.В., 2002. Амбулаторно-поликлиническая андрология. Челябинск, Изд-во "Челябинская гос. мед. академия". 240 С.
63. Соколов В.Е., Найдено С.В., Сербенюк М.А., 1994. Специфические драки в раннем онтогенезе рысят (*Felis lynx*, Felidae, Carnivora). //Зоологический журнал 73 (11): 132-138.
64. Соколов В.Е., Найдено С.В., Сербенюк М.А., 1995. Маркировочное поведение европейской рыси (*Felis lynx*, Felidae, Carnivora). //Известия РАН 3: 345-355.
65. Соколов В.Е., Найдено С.В., Сербенюк М.А., 1996. Распознавание европейскими рысями (*Felis lynx*, Felidae, Carnivora) по запаховым сигналам мочи вида, пола и возраста сородичей, знакомых и незнакомых особей. //Известия РАН 5: 487-494.
66. Соколов В.Е., Рожнов В.В., Фалин И.В., 1986. Химическая коммуникация черного хоря в период роста молодых. //В сб.: Химическая коммуникация животных. Теория и практика. М., Наука: 348-357.
67. Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., 1994. Экология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 223 с.
68. Тигры Сихотэ-Алинского заповедника: экология и сохранение, 2005. Владивосток, ПСП: 224 с.
69. Туманов И.Л., 1976. Некоторые черты поведения куньих (Mustelidae). //В сб.: Поведение охотничьих животных. Киров, вып. 51-52: 12-20.

70. Филатов А.А., Найдено С.В., 2013. Сезонная и возрастная изменчивость суточной активности евразийской рыси. //Аграрная Россия 3: 32-33.

71. Чагаева А.А., 2012. Особенности внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx Lynx L.*) в период раннего постнатального онтогенеза. Дисс... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 139 с.

72. Чагаева А.А., Найдено С.В., 2012. Материнское поведение евразийской рыси в период раннего постнатального онтогенеза детенышей. //Известия РАН. Серия биологическая 1: 54-60.

73. Шилов Р.А., Леонова О.В., 1986. Размножение представителей семейства кошачьих в Новосибирском зоопарке. //В сб.: Первое Всесоюзное совещание по проблемам зоокультуры. Тезисы докладов", ч. 2: 263-264.

74. Эрнандес-Бланко Х.А., Рожнов В.В., Лукаревский В.С., Найдено С.В., Чистополова М.Д., Сорокин П.А., Литвинов М.Н., Котляр А.К., 2013. Метод пространственно-эксплицитного повторного отлова (SECR, SPACESCAP): новый подход к определению плотности популяции амурского тигра (*Panthera tigris altaica*) с помощью автоматических фоторегистраторов. //Доклады академии наук 453 (2): 230–233.

75. Юдаков А.Г., Николаев И.Г., 1987. Экология амурского тигра. М., "Наука": 153 С.

76. Юдина Е.В., Юдин В.Г., 1990. Размножение дальневосточной рыси в неволе. //В сб.: V съезд Всесоюзного Териологического общества АН СССР. 29 января-2 февраля 1990 г., Москва. М., т. 2: 127-128.
77. Яблонский Н. И., 1905. Рыси и охота на них. //Природа и охота, август: 31-40.
78. Adachi I., Kusuda S., Nagao E., Taira Y., Asano M., Tsubota T., Doi, O., 2010. Fecal steroid metabolites and reproductive monitoring in a female Tsushima leopard cat (*Prionailurus bengalensis euptilurus*). //Theriogenology 74: 1499–1503.
79. Adamo S. A., Jensen M., Younger M., 2001. Changes in lifetime immunocompetence in male and female *Gryllus texensis* (formerly G-integer): trade-offs between immunity and reproduction. //Animal Behaviour 62: 417–425.
80. Ahlborn G.A., Jackson R.M., 1988. Marking in free-ranging snow leopards in west Nepal. //In: Proceedings of Fifth International Snow Leopard Symposium (H. Freeman, ed.). Dehra Dun, India. P. 25-49.
81. Allen M.L., Wittmer H.U., Wilmers C.C., 2014. Puma communication behaviours: understanding functional use and variation among sex and age classes Behaviour. DOI:10.1163/1568539X-00003173
82. Anderson E.M., 1988. Effects of male removal on spatial distribution of bobcats //J. Mammal. 69 (3): 637-641.

83. Angerbjorn A., Tannerfeldt M., Bjarvall A., Ericson M., From J., Noren E., 1995. Dynamics of the arctic fox population in Sweden. //Ann. Zool. Fenn. 32: 55-68.

84. Antonevich A., Naidenko S., 2007. The phenomenon of sibling aggression: is it an artifact of captivity or adaptive strategy? In: 6th International Zoo and Wildlife research Conference on Behaviour, Physiology and Genetics. 7th-10th October, Berlin, Germany: 24.

85. Antonevich A. L., Naidenko S. V., 2008. Effect of sibling aggression on kittens' behavior in Eurasian lynx *Lynx lynx* // Acta Zoologica Sinica, 54 (1): 12-19.

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

87. Aronson L.R., Cooper M.L., 1966. Seasonal variation in mating behavior in cats and desensitization of glans penis. //Science 152: 226-230.

88. Aronson L.R., Cooper M.L., 1967. Penile spines of the domestic cats: the endocrine-behavior relations. //Anatomical record 157: 71-78.

89. Asa C., Miller P., Agnew M., Rebolledo J. A. R., Lindsey S. L., Callahan M., Bauman K., 2007. Relationship of inbreeding with sperm quality and

reproductive success in Mexican gray wolves //Animal Conservation 10 (3): 326–331.

90. Avise J.C., 2000. Phylogeography: the history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, MA. 447 p.

91. Baerends-Roon J.M. van, Baerends G.P., 1979. The morphogenesis of the behaviour of the domestic cats, with special emphasis on the development of prey-catching. //Amsterdam, Oxford, New York, North-Holland publishing company: 107 P.

92. Bailey T.N., 1974. Social organization in a bobcat population. //J. Wildl. Manag., v. 38, № 3: 435-446.

93. Bailey T.N., 1993. The African leopard: ecology and behavior of a solitary felid. Columbia University Press, New York, 429 pp.

94. Bannikova A.A., Dokuchaev N.E., Yudina E.V., Bobretzov A.V., Sheftel B.I., Lebedev V.S., 2010. Holarctic phylogeography of the tundra shrew (*Sorex tundrensis*) based on mitochondrial genes. //Biological Journal of the Linnean Society 101: 721–746.

95. Barja I., de Miguel F.J., 2010. Chemical communication in large carnivores: urine-marking frequencies in captive tigers and lions. //Polish journal of ecology 58 (2): 397–400.

96. Barkley M.S., Geschwind I.I., Bradford G.E., 1979. The gestational pattern of estradiol, testosterone and progesterone secretion in selected strains of mice. //Biology of Reproduction 20: 733–738.

97. Barnes I., Matheus P., Shapiro B., Jensen D, Cooper A., 2002 Dynamics of pleistocene population extinctions in Beringian brown bears. //Science, 22 March, V. 295 (5563): 2267-2270.
98. Bateman A.J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophilla*. //Heredity 2: 349-368.
99. Bazer F.W., Spencer T.E., Johnson G.A., Burghardt R.C., Wu G., 2008. Comparative aspects of implantation. //Reproduction, 138 195–209.
100. Beaver B.V., 1992. Feline behavior: A guide for veterinarians. // Philadelphia, WB Saunders Company.
101. Beier P., 1995. Dispersal of juvenile cougars in fragmented habitat. //Journal of Wildlife Management, 59: 228-237.
102. Bernal A.L., 2001. Overview of current research in parturition. // Experimental Physiology, 86 (2): 213-222.
103. Bernard R.T.F., Stuart C.T., 1987. Reproduction of the caracal *Felis caracal* from the Cape province of South Africa. //S. Afr. J. Zool 22: 177-182.
104. Birkhead T., 2000. Promiscuity. An evolutionary history of sperm competition. Harvard University Press, Cambridge, MA. 292 pp.
105. Boer J.N. de, 1977. The age of olfactory cues functioning in chemocommunication among male domestic cats. //Behav. Processes, 2 (3): 209-225.
106. Bonney R.C., Moore H.D.M., Jones D., 1981. Plasma concentrations of oestradiol-17 β and progesterone, and laparoscopic observations of the ovary in

the puma (*Felis concolor*) during oestrus, pseudopregnancy and pregnancy. //J Reprod Fertil 63: 523–531.

107. Bothma J.P., Coertze R.J., 2004. Scent-marking frequency in southern Kalahari leopards. //South African Journal of Wildlife Research 34(2): 163-169.

108. Bothma J.P., le Riche E.A.N., 1995. Evidence of the use of rubbing, scent-marking and scratching-posts by Kalahari leopards. //J. Arid Environ. 29: 511–517.

109. Braun B.C., Frank A., Dehnhard M., Voigt C.C., Vargas A., Göritz F., Jewgenow K., 2009. Pregnancy diagnosis in urine of Iberian lynx (*Lynx pardinus*). //Theriogenology 71: 754-761.

110. Breitenmoser U., Kavczensky P., Dotterer M., Breitenmoser-Wursten C., Capt S., Bernhart F., Liberek M., 1993. Spatial organization and recruitment of lynx (*Lynx lynx*) in a reintroduced population in the Swiss Jura Mountains. //J. Zool., Lond., 231: 449-464.

111. Breuner C.W., Patterson S.H., Hahn T.P., 2008. In search of relationships between the acute adrenocortical response and fitness. //Gen. Comp. Endocrinol., 157: 288-295.

112. Briggs M.B., Fithian C.L., Starkey P.R., Richards R.E., Schramm R.D., Reeves J.J., 1990. Endocrine profiles in estrus, pregnant and pseudopregnant African lions (*Panthera leo*) throughout the year. //Proc. Am. Assoc. Zoo Vet.: 279–281.

113. Brown J.L., 2006. Comparative endocrinology of domestic and nondomestic felids. //Theriogenology 66: 25–36.
114. Brown J.L., Bush M., Packer C., Pusey A.E., Monfort S.L., O'Brien S.J., Janssen D.L., Wildt D.E., 1991. Developmental changes in pituitary-gonadal function in free-ranging lions (*Panthera leo leo*) of the Serengeti plains and Ngorongoro crater //J. Reprod. Fertil. 1 (1): 29–40.
115. Brown J., Cebra-Thomas J.A., Bleil J.D., Wassarman P.M., Silver L.M., 1989. A premature acrosome reaction is programmed by mouse t haplotypes during sperm differentiation and could play a role in transmission ratio distortion.//Development 106: 769-773.
116. Brown J.L., Graham L.H., Wu J.M., Collins D., Swanson W.F., 2002. Reproductive endocrine responses to photoperiod and exogenous gonadotropins in the Pallas' cat (*Otocolobus manul*). //Zoo Biol. 21, 347–364.
117. Brown J.L., Wasser S.K., Wildt D.E., Graham L.G., 1994. Comparative aspects of steroid hormone metabolism and ovarian activity in felids, measured noninvasively in feces. //Biology of Reproduction 51: 776-786.
118. Brown J.L., Wildt D.E., Graham L.H., Byers A.P., Barrett S., Howard J.G., 1995. Comparison of natural versus chorionic gonadotropin-induced ovarian responses in the clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) assessed by fecal steroids. //Biol Reprod 53: 93–102.

119. Brown J.L., Wildt D.E., Wielebnowski N., Goodrowe K.L., Graham LH, Wells S., Howard J.G., 1996. Reproductive activity in captive female cheetahs (*Acinonyx jubatus*) assessed by faecal steroids. //J. Reprod Fertil 106: 337–346.
120. Brunhoff C., Galbreath K. E., Fedorov V. B., Cook J. A., Jaarola M., 2003. Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes. //Molecular Ecology 12: 957-968.
121. Buckley-Beason V.A., Johnson W.E., Nash W.G., Stanyon R., Menninger J.C., Driscoll C.A., Howard J.G., Bush M., Page J.E., Roelke M., Stone G., Martelli P.P., Ci Wen, Lin Ling, Duraisingam R.K., Lam P.V., O'Brien S.J., 2006. Molecular evidence for species-level distinctions in clouded leopards. //Current Biology 16: 2371-2376
122. Burger B.V., Viviers M.Z., Bekker J.P.I., le Roux M., Fish N., Fourie W.B., Weibchen G., 2008. Chemical characterization of territorial marking fluid of male Bengal tiger, *Panthera tigris*. //Journal of Chemical Ecology 34: 659-671.
123. Butler K.G., Butler L.A., 1979. Toward a functional interpretation of scent marking in beaver (*Castor canadensis*). //Behav. and Neur. Biol. 26 (4): 442-454.
124. Byers A.B., Hunter A.G., Seal U.S., Graham E.F., Tilson R. L., 1990. Effect of season on seminal traits and serum hormone concentrations in captive male siberian tigers (*Panthera tigris*) //J. Reprod. Fertil. 90 (1): 119–125.

125. Carbyn L.N., Patriquin D., 1983. Observations on home range sizes, movements and social organization of lynx, *Lynx canadensis*, in Riding Mountain National Park, Manitoba // *Can. Field-Natur.* 97 (3): 262-267.
126. Chapron G., Miquelle D.G., Lambert A., Goodrich J.M., Legendre S., Clobert J., 2008. The impact on tigers of poaching versus prey depletion. // *Journal of Applied Ecology* 45: 1667–1674.
127. Chatdarong K., 2003. Reproductive physiology of the female cat with special reference to cervical patency, sperm distribution and hystero-graphy. // Doctoral thesis, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala: 1-51.
128. Clutton-Brock T. H., 1988. Reproductive Success. // University of Chicago Press, Chicago. 548 pp.
129. Clutton-Brock T.H., 1989. Mammalian mating systems. // *Proc R Soc B* 235: 339-372.
130. Concannon P.W., Castracane V.D., Temple M., Montanez A., 2009. Endocrine control of ovarian function in dogs and other carnivores. // *Anim. Reprod.* 6 (1): 172-193.
131. Concannon P.W., Hodgson B., Lein D., 1980. Reflex LH release in estrous cats following single and multiple copulations. // *Biology of Reproduction*, 23: 111-117.
132. Concannon, P. W., Lein D.H., 1983. Feline reproduction. // In: *Current Veterinary Therapy: Small Animal Practice*, 8, R. W. Kirk (ed.). Philadelphia, PA: W.B. Saunders: 932–936.

133. Concannon P.W., Meyers-Wallen V.N., 1991. Current and proposed methods for contraception and termination of pregnancy in dogs and cats. //J. Am. Vet. Med. Assoc. 198: 1214-1225.
134. Cook B., Kaltenbach C.C., Niswender G.D., Norton H.W., Nalbandov A.V., 1967. Short-term ovarian responses to some pituitary hormones infused *in vivo* in pigs and sheep. //JAS (Journal of Agricultural sciences) 29 (5): 711-718.
135. Cox R.M., Parker E.U., Cheney D.M., Liebl A.L., Martin L.B., Calsbeek R., 2010. Experimental evidence for physiological costs underlying the trade-off between reproduction and survival. //Functional Ecology, doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01756.x
136. Croteau E.K., Heist E.J., Nielsen C.K., 2010. Fine-scale population structure and sex-biased dispersal in bobcats (*Lynx rufus*) from southern Illinois. //Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne De Zoologie 88: 536–545.
137. Culver M., Hedrick P. W., Murphy K., O'Brien S., Hornocker M.G., 2008. Estimation of the bottleneck size in Florida panthers. //Animal Conservation: 1–7.
138. Cunningham P., Gross C., 2000. Reproduction and development of the Arabian Leopard, *Panthera pardus nimr*, in captivity. //Zoology in the Middle East 20 (1): 9-14.
139. Czekala N.M., Durrant B.S., Callison L., Williams M., Millard S., 1994. Fecal steroid hormone analysis as an indicator of reproductive function in the cheetah. //Zoo Biology 13: 119–128.

140. Dards J.L., 1983. The behavior of dockyard cats: interactions of adult males. //Applied Animal Ethology 10 (1983) 133-153.
141. Darwin C., 1871/1958. The descent of man and selection in relation to sex. //Modern Library, New York.
142. Datta S.P., Harris H., 1951. A convenient apparatus for paper chromatography. Results of a survey of the urinary amino acid patterns of some animals. // J. Physiol. 114: 39–41.
143. Datta S.P., Harris H., 1953. Urinary amino acid patterns of some mammals. // Ann. Eugen. 18:107–116
144. Dawson A.B., 1946. The post-partum history of corpora lutea. //Anatomical records 95: 29-51.
145. Deag J.M., Lawrence C.E., Manning A., 1987. The consequences of differences in litter size for the nursing cat and her kittens // J. Zool., Lond. V. 213. P. 153-179.
146. Dehnhard M., Fanson K., Frank A., Naidenko S.V., Vargas A., Jewgenow K., 2010. Comparative metabolism of gestagens and estrogens in the four lynx species, the Eurasian (*Lynx lynx*), the Iberian (*L. pardinus*), the Canada lynx (*L. canadensis*) and the bobcat (*L. rufus*). //General and comparative endocrinology 167: 287-296.
147. Dehnhard M., Finkenwirth C., Crosier A., Penfold L., Ringleb J., Jewgenow K., 2012. Using PGFM (13,14-dihydro-15-keto-prostaglandin F2alpha) as a non-invasive pregnancy marker for felids. //Theriogenology 77: 1088–1099.

148. Dehnhard M., Göritz F., Frank A., Naidenko S.V., Vargas A., Jewgenow K., 2009. Fecal steroid hormones analysis in captive Eurasian and Iberian lynxes – Comparison of hormone metabolism in the two sister taxa //In: Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.), Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain. P. 352-365.
149. Dehnhard M., Naidenko S., Frank A., Braun B., Goritz F., Jewgenow K., 2008. Non-invasive monitoring of hormones: a tool to improve reproduction in captive breeding of Eurasian lynx. // Reprod. Dom. Anim. 43 (Suppl. 2): 74-82.
150. Dehnhard M., Naidenko S.V., Jewgenow K., 2014. Comparative metabolism of PGFM (13,14-dihydro-15-keto-PGF₂ α) in feces of felids. //Theriogenology 81 (5): 733-743.
151. Din J.U., Nawaz M.A., 2010. Status of the Himalayan lynx in district Chitral, Nwfp, Pakistan. //Journal of Animal and Plant Sciences 20: 17–22.
152. Doty R.L., Dunbar I.F., 1974. Attraction of beagles to conspecific urine, vaginal and anal sac secretion odour. //Physiology and Behaviour, 12: 825-833.
153. Dougherty L.R., Simmons L.W., Shuker D.M., 2016. Postcopulatory sexual selection when a female mates once. // Animal behavior, 116: 13-16.
154. Drake A., Fraser D., Weary D.M., 2008. Parent-offspring resource allocation in domestic pigs. //Behavioral ecology and sociobiology, 62: 309–319.

155. Drummond H., 2001. A revaluation of the role of food in broodmate aggression. //Animal Behaviour 61: 517–526.
156. Drummond H., Rodriguez C., Schwabl H., 2008. Do mothers regulate facultative and obligate siblicide by differentially provisioning eggs with hormones? //J. Avian Biol. 39: 139-143.
157. Dunbar I.F., 1977. Olfactory preferences in dogs: the response of male and female beagles to conspecific odors. //Behavioral biology, 20 (4): 471-481.
158. Dunbar I.F., 1978. Olfactory preferences in dogs: the response of male and female beagles to conspecific urine. //Behavioral biology 3: 273-286.
159. East M. L., Hofer H., 1997. The peniform clitoris of female spotted hyaenas //TREE, 12 (10): 401-402.
160. Eaton R.L., 1970. Group interaction, spacing and territoriality in cheetahs. //Z. Tierpsychol. 27 (4): 481-491.
161. Eaton R.L., 1977. Breeding biology and propagation of the ocelot. //Zool. Garten. 47: 9-23.
162. Eaton R.L., Verlander K.A., 1977. Reproduction in the puma: biology, behavior and ontogeny. //In: The worlds cats. (Eaton R.L., ed) 3 (3): 45-70.
163. Eberhard W.G., 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice. //Princeton: Princeton University Press. 472 pp.
164. Eberhard W. G. 1998. Female roles in sperm competition. //Birkhead T., Moller A.P. (eds.) Sperm competition and sexual selection. New York: Academic Press: 91-116

165. van Eldik P., van der Waaij E.H., Ducro B., Kooper A.W., Stout T.A.E., Colenbrander B., 2006. Possible negative effects of inbreeding on semen quality in Shetland pony stallions. // *Theriogenology* 65 (6): 1159–1170.
166. Ellis L.A., Borst D.W., Thompson C.F., 2001. Hatching asynchrony and maternal androgens in egg yolks of house wrens. // *Journal of Avian Biology* 32: 26–30.
167. Eisenberg J.F., Kleiman D.G., 1972. Olfactory communication in mammals. //In: "Annual review of ecology & systematics", 3: 1-32.
168. Emlen S.T., Oring L.W., 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. // *Science* 197: 215–223.
169. Engelhardt N. von, Kappeler P.M., Heistermann M., 2000. Androgen levels and female social dominance in *Lemur catta*. // *Proc. R. Soc. Lond., B* 267, 1533–1539.
170. Epplé G., 1971. Discrimination of the odor of males and females by the marmoset *Saguinus fuscicollis* ssp. //In: "Proc. 3rd Intern. Congr. Primat., Zurich 1970", Karger, Basel, 3: 166-171.
171. Erofeeva M.N., Pavlova E.V., Antonevich A.L., Naidenko S.V., 2014. Seasonal changes in activity of males' reproductive system in Eurasian lynx. // *Russian Journal of Theriology* 13(1): 9–16.
172. Fanson K.V., Wielebnowski N.C., Shenk T.M., Jakubas W.J., Squires J.R., Lucas J.R., 2010a. Patterns of testicular activity in captive and wild Canada

lynx (*Lynx canadensis*). //General and Comparative Endocrinology 169 (3): 210-216.

173. Fanson K.V., Wielebnowski N.C., Shenk T.M., Vashon J.H., Squires J.R., Lucas J.R., 2010b. Patterns of ovarian and luteal activity in captive and wild Canada lynx (*Lynx canadensis*). //General and Comparative Endocrinology 169:217–224.

174. Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., Boeskorov G.G., Cook J.A., 2008. Comparative phylogeography and demographic history of the wood lemming (*Myopus schisticolor*): implications for late Quaternary history of the taiga species in Eurasia. //Molecular Ecology 17: 598–610.

175. Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., Jaarola M., Cook J.A., 2003. Phylogeography of lemmings (*Lemmus*): no evidence for postglacial colonization of Arctic from the Beringian refugium. //Molecular Ecology 12: 725–731.

176. Feldman H.N., 1994. Methods of scent marking in the domestic cat. //Canadian Journal of Zoology 72: 1093–1099.

177. Ferkin M.H., Johnston R.E., 1995, Meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*, use multiple sources of scent for sex recognition. //Anim. Behav. 49: 37-44.

178. Fernández-Llario P., Mateos-Quesada P., 2005. Udder preference in wild boar piglets. //Acta Ethology 15: 51–55.

179. Finkenwirth C., Jewgenow K., Meyer H.H., Vargas A., Dehnhard M., 2010. PGFM (13,14-dihydro-15-keto-PGF(2 α)) in pregnant and pseudo-

pregnant Iberian lynx: a new noninvasive pregnancy marker for felid species.
//Theriogenology 73: 530–540.

180. Fitch W., Neubauer J., Herzel H., 2002. Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production.
//Animal Behaviour 63: 407-418.

181. Frank L.G., Glickman S.E., Licht P., 1991. Fatal sibling aggression, precocial development, and androgens in neonatal spotted hyaenas. //Science 252: 702–704.

182. Frank L.G., 1997. Evolution of genital masculinization: why do females have such a large ‘‘penis’’? //Trends in Ecology and Evolution 12: 58–62.

183. Fraser D., 1990. Behavioural perspectives on piglet survival. //Journal of Reproduction and Fertility, Supplement, 40: 335–370.

184. Fraser D., Thomson B. K., 1991. Armed sibling rivalry among suckling piglets. //Behavioural Ecology and Sociobiology 29: 9-15.

185. French S.S., DeNardo D.F., Moore M.C., 2007. Trade-Offs between the reproductive and immune systems: facultative responses to resources or obligate Responses to Reproduction? //Am. Nat. 170 (1): 79–89.

186. Fuller T.K., Berg W.E., Kuehn D.W., 1985. Bobcat home range size and daytime cover-type use in Northcentral Minnesota // J. Mammal. 66 (3): 568-571.

187. Gage M. J.G., Surridge A.K., Tomkins J.L., Green E., Wiskin L., Bell D.J., Hewitt G.M., 2006. Reduced heterozygosity depresses sperm quality in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus*. //Current Biology 16 (6): 612–617.
188. Garratt M., Brooks R.C., Lemaitre J.F., Gaillard J.M., 2013. Female promiscuity and maternally dependent offspring growth rates in mammals. //Evolution, doi:10.1111/evo.12333.
189. Garshelis D.L., Pelton M.R., 1981. Movements of black bears in the Great Smoky Mountains National Park. //Journal of Wildlife Management 45: 912–925.
190. Gerlinskaya L.P., Shnayder E.P., Dotsenko A.S., Maslennikova S.O., Zavjalov E.L., Moshkin M.P., 2012. Antigen-induced changes in odor attractiveness and reproductive output in male mice. //Brain, Behavior, and Immunity 26: 451-458.
191. Gil D., Graves J., Hazon N., Wells A., 1999 Male attractiveness and differential testosterone investment in Zebra finch eggs. //Science 286: 126–128.
192. Gittleman J.L., Oftedal O.T., 1987. Comparative growth and lactation energetics in Carnivores. // Symp. Zool. Soc. Lond. 57: 41-77.
193. Glukhova A., Naidenko S., 2014. Suckling behavior in Eurasian lynx (*Lynx lynx L.*) cubs: characteristics and correlation with competitive interactions. //Zoo biology 33: 388-393.

194. Golla W., Hofer H., East M.L., 1999. Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: effect of maternal nursing, sex and age. //Animal Behaviour 58: 715–726.
195. Gomendio M., Tourmente M., Roldan E.R.S., 2011. Why mammalian lineages respond differently to sexual selection: metabolic rate constrains the evolution of sperm size. //Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 278: 3135–3141.
196. Goritz F., Dehnhard M., Hildebrandt T.B., Naidenko S.V., Vargas A., Martinez F., Lopez-Bao J.V., Palomares F., Jewgenow K., 2009. Non cat-like ovarian cycle in the Eurasian and the Iberian lynx: ultrasonographical and endocrinological analysis. //Reprod. Dom. Animals. Vol. 44 (Suppl. 2): 87-91.
197. Goritz F., Hildebrandt T., Jewgenow K., Wagner N., Hermes R., Strauss G., Meyer H., 1997. Transrectal ultrasonographic examination of the female urogenital tract in nonpregnant and pregnant captive bears (Ursidae). //Journal of Reproduction and Fertility Supplement 51: 303–312.
198. Goritz F., Neubauer K., Naidenko S., Fickel J., Jewgenow K., 2006. Experimental investigations on reproductive physiology in male Eurasian Lynx (*Lynx lynx*). Theriogenology, 66: 1751–1754.
199. Gottelli D., Wang J., Bashir S., Durant S.M., 2007. Genetic analysis reveals promiscuity among female cheetahs. //Proc. R. Soc. B 2007 274: 1993–2001.

200. Goymann W., East M.L., Wachter B., Honer O.P., Mostl E., Van't Hof T.J., Hofer H., 2001. Social, state-dependent and environmental modulation of faecal corticosteroid levels in free-ranging female spotted hyenas. //Proc. R. Soc. B 268: 2453–2459.
201. Graham L.H., Brown J.L., 1996. Cortisol metabolism in the domestic cat and implications for non-invasive monitoring of adrenocortical function in endangered felids. //Zoo Biology 15: 71-82.
202. Graham L.H., Byers A.P., Armstrong D.L., Loskutov N.M., Swanson W.F., Wildt D.E., Brown J.L., 2006. Natural and gonadotropin-induced ovarian activity in tigers (*Panthera tigris*) assessed by fecal steroid analyses. //General and Comparative Endocrinology 147: 362–370.
203. Graham L.H., Goodrowe K.L., Raeside J.I., Liptrap R.M., 1995. Noninvasive monitoring of ovarian function in several felid species by measurement of fecal estradiol-17b and progestins. //Zoo Biology 14: 223–237.
204. Grassman L.I., Tewes M.E., Silvy N.J., Kreetivutanont K., 2005. Spatial organization and diet of the leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) in north-central Thailand //J. Zool., Lond. 266 (1): 45-54.
205. Greenwood P.J., 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. //Animal Behaviour 28: 1140–1162.
206. Grinell J., Packer C., Pusey A.E., 1995. Cooperation in male lions: kinship, reciprocity or mutualism? //Animal Behaviour 49: 95-105.

207. Grittinger T.F., Peneski T.I., 1984. Seasonal variation in scent marking among chetaahs. //Carnivore, 4-7: 40-56.
208. Gudermuth D.F., Newton L., Daels P., Concannon P., 1997. Incidence of spontaneous ovulation in young, group-housed cats based on serum and faecal concentrations of progesterone. //Journal of Reproduction and Fertility Supplement 51: 177–184.
209. Gugolz D., Bernasconi M.V., Breitenmoser-Wursten C., Wandeler P., 2008. Historical DNA reveals the phylogenetic position of the extinct Alpine lynx. //Journal of Zoology 275: 201–208.
210. de Haas van Dorsser F.J., Lasano S., Steinetz B.G., 2007. Pregnancy diagnosis in cats using a rapid, bench-top kit to detect relaxin in urine. //Reproduction in Domestic Animals 42: 111–112.
211. Haig D., Bergstrom C.T., 1995. Multiple mating, sperm competition and meiotic drive. //Jouranl of Evolutionary Biology 8: 265-282.
212. Han C.S., Brooks R.C., Jablonski P.G., 2016. Fluctuating sexual selection and the evolution of a courtship strategy. // Behavioral Ecology, doi:10.1093/beheco/arv232.
213. Harshman L.G., Zera A.J., 2007. The cost of reproduction: the devil in the details. //Trends in Ecology and Evolution 22: 80–86.
214. Hart, B.L. 1980. Feline behaviour: A practitioner monograph. Vet. Practice Publishing Co., California.

215. Hart B.L., Leedy M.G., 1987. Stimulus and hormonal determinants of flehmen behavior in cats. //Hormones and behavior 21 (1): 44-52.
216. Hart B.L., Pedersen N.C., 1991. Behavior. //In: (Pedersen N.C. ed) "Feline husbandry. Diseases and management in the multiple-cat environment". Goleta. American Veterinary Publications. Inc.: 289-325.
217. Hellborg L., Walker C.W., Rueness E.K., Stacy J.E., Kojola I., Valdmann H., Vila C., Zimmermann B., Jakobsen K. S., Ellegren H., 2002. Differentiation and levels of genetic variation in northern European lynx (*Lynx lynx*) populations as revealed by microsatellite and mitochondrial DNA analysis. //Conservation Genetics 3: 97- 111.
218. Helle E., Kauhala K., 1995. Reproduction of the raccoon dog in Finland. //Journal of Mammalogy 76: 1036–1046.
219. Hendriks W.H., Moughan P.J., Tarttelin M.F., Woodhouse A.D., 1995a. Felinine: a urinary amino acid of Felidae. //Comp. Biochem. Physiol. 112B: 581–588.
220. Hendriks W.H., Rutherford S.M., Rutherford K.J., 2001. Importance of sulphate, cysteine and methionine as precursors to Felinine synthesis by domestic cats (*Felis catus*). //Comp. Biochem. Physiol. Part C 129: 211–216.
221. Hendriks W.H., Rutherford-Markwick K.J., Weidgraaf K., Ugarte C., Rogers Q.R., 2008. Testosterone increases urinary free felinine, N-acetylfelinine and methylbutanolglutathione excretion in cats (*Felis catus*). //J Anim Physiol Anim Nutr (Berl). 92: 53-62.

222. Hendriks W.H., Tarttelin M.F., Moughan P.J., 1995b. Twenty-four hour excretion patterns in entire and castrated cats. //Physiol. Behav. 58:467–469.
223. Henry P., Miquelle D., Sugimoto T., McCullough D.R., Caccone A., Russello M.A., 2009. In situ population structure and ex situ representation of the endangered Amur tiger. //Molecular Ecology18(15): 3173-3184.
224. Herrick J.R., Bond J.B., Campbell M., Levens G., Moore T., Benson K., D’Agostino J., West G., Okeson D.M., Coke R., Portacio S.C., Leiske K., Kreider C., Polumbo P.J., Swanson W.F., 2010. Fecal endocrine profiles and ejaculate traits in black-footed cats (*Felis nigripes*) and sand cats (*Felis margarita*). //General and Comparative Endocrinology 165: 204–214.
225. Hesterman E.R., Mykytowycz R., 1968. Some observations on the odours of anal gland secretions from the rabbit, *Oryctolagus caniculus* (L.). //C.S.T.R.O. Wildlife Research 13(1): 71-81.
226. Hewitt G.M., 2004. The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. //Frontiers in Zoology 1(4): 1-16.
227. Hildebrandt T.B., Goritz F., Pratt N.C., Schmitt D., Quandt S., Raath C., Hoffman R.R., 2000. Reproductive assessment by ultrasonography in elephants: I. Sonomorphology of the male urogenital tract. //In proceeding of assessment and management of reproductive system in Asian elephants, 3-16 th of May, 2000, Faculty of Veterinary Medicine, Mahidol University, Salya, Nakhonpathom: 55-74.

228. Hofer H., East M.L., 1997. Skewed offspring sex ratios and sex composition of twin litters in Serengeti spotted hyaenas (*Crocuta crocuta*) are a consequence of siblicide. //Applied Animal Behaviour Science 51: 307-316.
229. Hofer H., East M.L., 2003. Behavioral processes and costs of co-existence in female spotted hyenas: a life history perspective. //Evolutionary Ecology 17: 315–331.
230. Hofer H., East M.L., 2008. Siblicide in Serengeti spotted hyenas: a long-term study of maternal input and cub survival. //Behavioral Ecology Sociobiology 62: 341–351.
231. Hoogland J. L., 1998. Why do female Gunnison's prairie dogs copulate with more than one male? //Animal Behaviour 55: 351–359.
232. Hoogland J.L., 2013. Why do female prairie dogs copulate with more than one male? Insights from long-term research. //Journal of Mammalogy, 94(4): 731–744.
233. Hornocker M.G., 1969. Winter territoriality in mountain lions. //J. Wildlife Manag., 33 (3): 457-464.
234. Howard J.G., Brown J.L., Bush M., Wildt D.E., 1990. Teratospermic and normospermic domestic cats: ejaculate traits, pituitary–gonadal hormones and improvement of spermatozoal motility and morphology after swim-up processing. //J Androl 11: 204–215.

235. Howard J.G., Bush M., Wildt D.E., 1991. Teratospermia in domestic cat compromises penetration of zona-free hamster ova and cat zonae pellucidae //J. Androl. 12 (1): 36-45.
236. Howard J.G., Donoghue A.M., Johnston L.A., Wildt D.E., 1993. Zona pellucida filtration of structurally abnormal spermatozoa and reduced fertilization in teratospermic cats // Biol. Reprod. 49 (1): 131–139.
237. Howard J.G., Wildt D.E., 1990. Ejaculate-hormonal traits in the leopard cat (*Felis bengalensis*) and sperm function as measured by *in vitro* penetration of zona-free hamster ova and zona-intact domestic cat oocytes //Mol. Reprod. & Devel. 26 (2): 163–174.
238. Howe H. F., 1976. Egg size, hatching asynchrony, sex, and brood reduction in the Common Grackle. //Ecology 57: 1195-1207.
239. Hubberten H.W., Andreev A., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Jakobsson M., Kuzmina S., Larsen E., Lunkka J.P., Lysa A., Mangerud J., Moller P., Saarnisto M., Schirrmeister L., Sher A.V., Siegert C., Siegert M.J., Svendsen J.I., 2004. The periglacial climate and environment in northern Eurasia during the Last Glaciation. //Quaternary Science Reviews 23: 1333–1357.
240. Hudson R., Trillmich F., 2008. Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. //Behav. Ecol. Sociobiol. 62: 299–307.

241. Hundertmark K. J., Shields G.E., Udina I.G., Bowyer R.T., Danilkin A.A., Schwartz C.C., 2002. Mitochondrial phylogeography of moose (*Alces alces*): late Pleistocene divergence and population expansion. //Molecular Phylogenetics and Evolution 22:375-387.
242. Ishida Y., Yahara T., Kasuya E., Yamane A., 2001. Female control of paternity during copulation: inbreeding avoidance in feral cats. //Behaviour 138: 235–250.
243. Isvaran K., Clutton-Brock T., 2007. Ecological correlates of extra-group paternity in mammals. //Proc. R. Soc. B. 274: 219–224.
244. IUCN, 2012. <http://www.iucnredlist.org/>
245. Jackson R.M. 1996. Home range, movements and habitat use of snow leopard (*Uncia uncia*) in Nepal. Ph.D. Thesis, University of London, London, United Kingdom. 233 pages.
246. Jayaprakash D., Patil S.B., Kumar M.N., Majumdar K.C., Shivaji S., 2001. Semen characteristics of the captive Indian leopard, *Panthera pardus* //J. Androl. 22 (1): 25–33.
247. Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., Okarma H., Schmidt K., Bunevich A.N., Milkowski L., 1996. Population dynamics (1869-1994), demography, and home ranges of the lynx in Bialowieza Primeval Forest (Poland and Belarus). //Ecography, Copenhagen, 19: 122-138.
248. Jennions M.D., Petrie M., 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits. //Biol Rev Camb Philos Soc., Feb 75(1): 21-64.

249. Jewgenow K., Amelkina O., Painer J., Goeritz F., Dehnhard M., 2012. Life cycle of feline corpora lutea: histological and intraluteal hormone analysis. //Reprod Dom Anim 47: 25–29.
250. Jewgenow K., Goritz F., Vargas A., Dehnhard M., 2009. Seasonal profiles of ovarian activity in Iberian lynx (*Lynx pardinus*) based on urinary hormone metabolite analyses. //Reprod. Domest. Anim. 44(Suppl 2): 92–97.
251. Jewgenow K., Naidenko S.V., Goeritz F., Vargas A., Dehnhard M., 2006. Monitoring testicular activity of male Eurasian (*Lynx lynx*) and Iberian (*Lynx pardinus*) lynx by fecal testosterone metabolite measurement. General and comparative endocrinology 149 (2): 151-158.
252. Kenny D.E., Lappin M.R., Knightly F., Baier J., Brewer M., Getzy D.M., 2002. Toxoplasmosis in Pallas' cats (*Otocolobus felis manul*) at the Denver Zoological Gardens. //J Zoo Wildl Med 33:131–138.
253. Kerley L.L., Goodrich J.M., Miquelle D.G., Smirnov E.N., Quigley H.B., Hornocker M.G., 2003. Reproductive parameters of wild female Amur (Siberian) tigers (*Panthera tigris altaica*). //Journal of Mammalogy 84(1): 288-298.
254. Khorozyan I., Malkhasyan A., 2005. Persian leopard photographed in Armenia. //Cat News 43: 13.
255. Kim S.W., Hurley W.L., Easter R.A., 2000. Growth of nursing pigs and characteristics of nursed mammary gland according to the anatomical location. //Illinois livestock trail, January 7: 1-4.

256. Kirkpatrick M., Ryan M.J., 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. //Nature 350: 33–38.
257. Korsten M., Ho S.Y.W., Davison J., Pahn B., Vulla E., Roht M., Tumanov I.L., Kojola I., Andersone-Lilley Z., Ozolins J., Pilot M., Mertzanis Y., Giannakopoulos A., Vorobiev A.A., Markov N.I., Saveljev A.P., Lyapunova E.A., Abramov A.V., Männil P., Valdmann H., Pazetnov S.V., Pazetnov V.S., Rõkov A.M., Saarma U., 2009. Sudden expansion of a single brown bear maternal lineage across northern continental Eurasia after the last ice age: a general demographic model for mammals? //Molecular Ecology 18: 1963–1979.
258. Krebs J.R., Davies N.B., eds., 1997. Behavioural ecology: an evolutionary approach, 4th ed. Oxford: Blackwell.
259. Laack L. L., Tewes M. E., Haines A.M., Rappole J.H., 2005. Reproductive life history of ocelots *Leopardus pardalis* in southern Texas. //Acta Theriologica 50: 505–514.
260. LaDage L.D., Gutzke W.H.N., Simmons R.A.II, Ferkin M.H., 2008. Multiple mating increases fecundity, fertility and relative clutch mass in the female leopard gecko (*Eublepharis macularius*). //Ethology 114: 512–520.
261. Laing S.P., Lindzey F.G., 1993. Patterns of replacement of resident cougars in southern Utah. //J. Mammal. 74 (4): 1056-1058.
262. Larivière S., Ferguson S.H., 2002. On the evolution of the mammalian baculum: vaginal friction, prolonged intromission or induced ovulation? //Mammal Review 32: 283–294.

263. Larivière S., Ferguson S.H., 2003. Evolution of induced ovulation in North American carnivores. //Journal of Mammalogy 84: 937–947.
264. Legge S., 2000. Siblicide in the cooperatively breeding laughing kookaburra. //Behavioral Ecology and Sociobiology 48:293–302.
265. Lehmann M.B., 2007. The behavioural ecology of a solitary lion pride in Karongwe game reserve. //MD thesis, Pretoria, Tshwane University of Technology: 1-73.
266. Lemaître J.-F., Ramm S.A., Barton R.A., Stockley P., 2009 Sperm competition and brain size in mammals. //Journal of Evolutionary Biology 22: 2215–2221.
267. Lemaître J.F., Ramm S.A., Jennings N., Stockley P., 2012. Genital morphology linked to social status in the bank vole (*Myodes glareolus*). //Behavioral Ecology and Sociobiology 66: 97–105.
268. Leyhausen P., 1973. Verhaltensstudien an Katzen. //Berlin & Hamburg, "Paul Parey": 1-232.
269. Liberg O., Sandell M., 1988. Spatial organization and reproductive tactics in the domestic cat and other felids. //In: D.C. Turner and P. Bateson (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. The domestic cat: the biology of its behaviour: 83-98.
270. Licht P., Frank L.G., Pavgi S., Yalcinkaya T.M., Siiteri P.K., Glickman S.E., 1992. Hormonal correlates of masculinization in female spotted

hyaenas (*Crocota crocuta*).2. Maternal and fetal steroids. //J. Reprod. Fertil. 95: 463- 474.

271. Lin H., Yuan K., Zhou H., Bu T., Su H., Liu S., Zhu Q., Wang Y., Hu Y., Shan Y., Lian Q., Wu X., Ge R., 2014. Time-course changes of steroidogenic gene expression and steroidogenesis of rat Leydig cells after acute immobilization stress. //Int. J. Mol. Sci, 15: 21028-21044.

272. Lincoln G.A., 1971. Seasonal reproductive changes in red deer stag (*Cervus elaphus*) //J. Zool. 163. 105–123.

273. Lindemann W., 1955. Über die Jugendentwicklung beim Luchs (*Lynx l. lynx*, Kerr) und bei der Wildkatze (*Felis s. silvestris*, Schreb.). //Behav. 8: 1-44.

274. Linnell J.D.C., Andersen R., Kvam T., Andrén H., Liberg O., Odden J., Moa P., 2001. Home range size and choice of management strategy for lynx in Scandinavia. //Environmental Management 27 (6): 869-879.

275. Lipar J.L., Ketterson E.D., Nolan V., Casto J.M., 1999. Egg yolk layers vary in the concentration of steroid hormones in two avian species. //General and Comparative Endocrinology 115: 220–227.

276. Lister A., Hewitt G.M., 2004. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. Discussion. //Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences 359: 195–195.

277. Litvaitis J.A., Sherburne J.A., Bissonette J.A., 1986. Bobcat habitat use and home range size in relation to prey density // J. Wildlife Manag. 50 (1): 110-117.

278. Liu Y.X., Cheng Y.N., Miao Y.L., Wei D.L., Zhao L.H., Luo M.J., Tan J.H., 2012. Psychological stress on female mice diminishes the developmental potential of oocytes: a study using the predatory stress model. // *PloS one*, 7: e48083.
279. Lochmiller R.L., Deerenberg C., 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? // *Oikos* 88: 87–98.
280. Lode T., 1995. Activity pattern of polecats *Mustela putorius* L. in relation to food habits and prey activity. // *Ethology* 100: 295–308.
281. Lodé T., 2001. Genetic divergence without spatial isolation in polecat *Mustela putorius* populations. // *Journal of Evolutionary Biology* 14 (2): 228–236.
282. Long J.A., Wildt D.E., Wolfe B.A., Crister J.K., DeRossi R.V., Howard J., 1996. Sperm capacitation and the acrosome reaction are compromised in teratospermic domestic cats. // *Biol. Reprod.* 54 (3): 638–646.
283. Loschagina J., Naidenko S., 2013. Physiological traits of kittens of different social status in domestic cat (*Felis catus*). // 9th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife. Berlin, Germany: 120.
284. Lovallo M.J., Anderson E.M., 1996. Bobcat (*Lynx rufus*) home range size and habitat use in northwest Wisconsin. // *Am. Midl. Nat.* 135: 241–252.
285. Love O.P., Bird D.M., Shutt L.J., 2003. Corticosterone levels during post-natal development in captive American kestrels (*Falco sparverius*). // *General and Comparative Endocrinology* 130: 135–141.

286. Ludt C.J., Schroeder W., Rottmann O., Kuehn R., 2004. Mitochondrial DNA phylogeography of red deer (*Cervus elaphus*). //Molecular phylogenetics and evolution 31: 1064–1083.
287. Lupold S., Linz G.M., Rivers J.W., Westneat D.F., Birkhead T.R., 2009. Sperm competition selects beyond relative testes size in birds. //Evolution 63: 391–402.
288. Lupold S., Tomkins J.L., Simmons L.W., Fitzpatrick J.L., 2014. Female monopolization mediates the relationship between pre and postcopulatory sexual traits. //Nature Commun. 5: 3184.
289. MacCarthy T.M., Chapron G., 2003. Snow Leopard Survival Strategy. International Snow Leopard Trust and Snow Leopard Network. Seattle, USA: 105 p.
290. Macdonald D., 1983. The ecology of carnivore social behaviour. //Nature, Lond., 301: 379-384.
291. Madsen T., Shine R., Loman J., Hakansson T., 1992. Why do female adders copulate so frequently? Nature 355:440–441
292. Marconato A., Shapiro D.Y., 1996. Sperm allocation, sperm production and fertilization rates in the bucktooth parrotfish. //Animal Behaviour 52: 971–980.
293. Massemin S., Korpimäki E., Zorn T., Pöyri V., Speakman J.R., 2003. Nestling energy expenditure of Eurasian kestrels *Falco tinnunculus* in relation to food intake and hatching order. //Avian Science 3: 1–12.

294. Matjuschkin E.N., 1978. Der Luchs. Die Neue Brahm Bucherei 517, A. Ziemsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt.
295. Maynard Smith J., 1991. Honest signalling: The Sir Philip Sidney game. //Animal Behaviour, 42: 1034-1035.
296. McCormick C.M., Furey B.F., Child M., Sawyer M.J., Donohue S.M., 1998. Neonatal sex hormones have “organizational” effects on the hypothalamic-pituitary-adrenal axis of male rats. //Developmental brain research 105: 295-307.
297. McLean L., Hurst J.L., Gaskell C.J., Lewis J.C.M., Beynon R.J., 2007. Characterization of cauxin in the urine of domestic and big cats. //J. Chem. Ecol. 33: 1997–2009.
298. Mech L.D., 1980. Age, sex, reproduction and spatial organization of lynxes colonizing northeastern Minnesota // J. Mammal. 61 (2): 261-267.
299. Mech L.D., Peters R.P., 1977. The study of chemical communication in free ranging mammals. //Chem. Signals in Vertebrates. Proc. Symp. Chem. Signals Vertebr., Saratoga Springs, 1976, June 7-9. New York-London, Plenum Press: 321-332.
300. Medina F.M., Bonnaud E., Vidal E., Tershy B.R., Zavaleta E.S., Donkan C.J., Bradford S .K., le Corre M., Horwath H.V., Nogales M., 2011. A global review of the impacts of invasive cats on island endangered vertebrates. //Global Change Biology, doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02464.x
301. Mellen J., 1989. Reproductive behaviour of small captive cats (*Felis ssp.*). Ph.D. thesis, University of California, Davis.

302. Mellen J., 1993. A comparative analysis of scent-marking, social and reproductive behavior in 20 species of small cats (*Felis*). //American Zoologist 33: 151-166.
303. Mendl M., 1988. The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents).// J. Zool., Lond., 215: 15-34.
304. Mendoza D.L., Ramirez J.M., 1987. Play in kittens (*Felis domesticus*) and its association with cohesion and aggression. //Bull. Psychonomic Society 25 (1): 27-30.
305. Mertl-Millhollen A.S., Goodman P.A., Klinghammer E., 1986. Wolf scent marking with raised-leg urination. //Zoo biology 5 (1): 7-20.
306. Meyer H.H.D., Rohleder M., Streich W.J., Goltenboth R., Ochs A., 1997. Sexual steroid profiles and ovarian activities of the female panda YAN YAN in the Zoo of Berlin. //Berl Munch Tierarztl Wochenschr 110: 143–147.
307. Michael S.D., Geschwind I.I., Bradford G.E., Stabenfeldt G.H., 1975. Pregnancy in mice selected for small litter size: reproductive hormone levels and effect of exogenous hormones. //Biology of Reproduction 12: 400-407.
308. Michel C.L., Bonnet X., 2014. Effect of a brief stress on progesterone plasma levels in pregnant and non-pregnant guinea pigs. //Animal Biology 64: 19–29.
309. Milligan S.R., Finn C.A., 1997 Minimal progesterone support required for the maintenance of pregnancy in mice. //Human Reproduction 12: 602–607.

310. Milligan B.N., Fraser D., Kramer D.L., 2001. The effect of littermate weight on survival, weight gain, and suckling behavior of low-birth-weight piglets in cross-fostered litters. //J Swine Health Prod. 9 (4): 161-166.
311. Millions D.G., Swanson B.J., 2006. An application of Manel's model: detecting bobcat poaching in Michigan. //Wildlife Society Bulletin 34(1): 150-155.
312. Miyazaki M., Kamiie K., Soeta S., Taira H., Yamashita T., 2003. Molecular cloning and characterization of a novel carboxylesterase-like protein that is physiologically present at high concentrations in the urine of domestic cats (*Felis catus*). //Biochem. J. 370: 101–110.
313. Miyazaki M., Yamashita T., Taira H., Hosokawa M., Suzuki A., 2006. Species-, sex, and agedependent urinary excretion of cauxin, a mammalian carboxylesterase. //Comp. Biochem. Physiol. Part B 145: 270–277.
314. Møller A.P., 1989. Ejaculate quality, testes size and sperm production in mammals. //Functional Ecology 3: 91–96.
315. Molteno A.J., Sliwa A., Richardson P.R.K., 1998. The role of scent marking in a free-ranging, female black-footed cat (*Felis nigripes*). //J. Zool. Lond. 245: 35–41.
316. Morais R.N., Mucciolo R.G., Gomes M.L.F., Lacerda O., Moraes W., Moreira N., Graham L.H., Swanson W.F., Brown J.L., 2002. Seasonal analysis of semen characteristics, serum testosterone and fecal androgens in the ocelot (*Leopardus pardalis*), margay (*L. wiedii*) and tigrina (*L. tigrinus*). //Theriogenology 57: 2027–2041.

317. Morato R.G., Verreschi I.T.N., Guimaraes M.A.B.V., Cassaro K., Pessutic C., Barnab R.C., 2004. Seasonal variation in the endocrine–testicular function of captive jaguars (*Panthera onca*). //Theriogenology 61: 1273–1281.
318. Moreira N., Monteiro-Filho E.L.A., Moraes W., Swanson W.F., Graham L.H., Pasquali O.L., Gomes M.L., Morais R.N., Wildt D.E., Brown J.L., 2001. Reproductive steroid hormones and ovarian activity in felids of the *Leopardus* genus. //Zoo Biology 20: 103–116.
319. Moreland R.B., Brown J.L., Wildt D.E., Howard J.G., 2002. Basic reproductive biology of the fishing cat (*Prionailurus viverrinus*). //Biology of Reproduction 66 (Suppl. 1): 328.
320. Moshkin M.P., Gerlinskaya L.A., Evsikov V.I., 2000. The role of immune system in behavioral strategies of reproduction. //J. Reprod. Dev. 46 (6): 341-356.
321. Müller C.A., Manser M.B., 2007. Scent-marking and intrasexual competition in a cooperative carnivore with low reproductive skew. //Ethology 114: 174–185.
322. Munson L., 1993. Disease of captive cheetahs (*Acinonyx jubatus*): results of the cheetah research council pathology survey, 1989–1992. //Zoo Biol 12: 105–124.
323. Naidenko S.V., 2001. An aggression in lynx adults-cubs relations: can it be a reason of litters' dissolution? //Ethology Ecology & Evolution 13 (3): 283-295.

324. Naidenko S.V., 2006. Body mass dynamic in Eurasian lynx *Lynx lynx* kittens during lactation. *Acta theriologica* 51(1): 91-98.
325. Naidenko S.V., Antonevich A.L., 2009. Sibling aggression in Eurasian lynx (*Lynx lynx*). // In: Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.), *Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach*. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain. P. 146-155.
326. 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, August 20-27, 2005: 158.
327. Naidenko S.V., Erofeeva M., Goeritz F., Neubauer K., Fickel J., Jewgenow K., 2007a. Eurasian lynx male reproductive success with multi-male mating in captivity. // *Acta Zoologica Sinica* 53: 408–416.
328. Naidenko S., Erofeeva M., Neubauer K., Fickel J., Goeritz F., Jewgenow K., 2007b. An effect of polyandrous mating on lynx reproductive success: what are costs and the benefits? *Hystrix It. J. Mammal.*, Suppl.: 332.
329. Naidenko S.V., Pavlova E.V., Kirilyuk V.E., 2014. Detection of seasonal weight loss and a serologic survey of potential pathogens in wild Pallas' cats (*Felis [Otocolobus] manul*) of the Daurian steppe, Russia. // *Journal of Wildlife Diseases* 50 (2): 188-194.
330. Naidenko S.V., Serbenyuk M.A., 1995. Urine marking in the European lynx (*Felis lynx* L.). // *Lutreola* 6: 13-20.

331. Nathan A., Legge S., Cockburn A., 2001. Nestling aggression in broods of a siblicidal kingfisher, the laughing kookaburra. //Behavioral Ecology 12 (6): 716–725.

332. Natoli E., 1985. Behavioral responses of urban feral cats to different types of urine marks. //Behaviour, 94 (3-4): 234-243.

333. Natoli E., Schmid M., Say L., Pontier D., 2007. Male reproductive success in a social group of urban feral cats (*Felis catus* L.). //Ethology 113: 283–289.

334. Nepomnaschy P.A., Welch K., McConnell D., Strassman B.I., England B.G., 2004. Stress and female reproductive function: a study of daily variations in cortisol, gonadotrophins, and gonadal steroids in a rural Mayan population. //American journal of human biology 16:523–532.

335. Neubauer K., Jewgenow K., Blottner S., Wildt D.E., Pukazhenthii B.S., 2004. Quantity rather than quality in teratospermic males: ahistomorphometric and flow cytometric evaluation of spermatogenesis in the domestic cat // Biol. Reprod. 71 (5): 1524–1571.

336. Newell-Fugate A., Kennedy-Stoskopf S., Brown J.L., Levine J.F., Swanson W.F., 2007. Seminal and endocrine characteristics of male Pallas' cats (*Otocolobus manul*) maintained under artificial lighting with simulated natural photoperiods. //Zoo Biology 26: 187–199.

337. Nowell K., Jackson P., 1996. Wild cats: Status survey and conservation action plan. Switzerland. IUCN. Gland.

338. Nunez de la Mora A., Drummond H., Wingfeld J.C., 1996. Hormonal correlates of dominance and starvation-induced aggression in chicks of the Blue-footed Booby. //Ethology 102: 748-761
339. O'Brien S.J., 1994. The cheetah's conservation controversy. //Conservation biology 8 (4): 1153-1155.
340. Oftedal O.T., 1984. Milk composition, milk yield and energy output at peak lactation: a comparative review. //Symposia of the Zoological Society of London 51: 33–85.
341. de Oliveira T., 1998. *Herpailurus yaguarundi*. //Mammalian species 578: 1-6.
342. Olsson M., Gullberg A., Shine R., Madsen T., Tegelström H., 1996b. Paternal genotype influences incubation period, offspring size, and offspring shape in an oviparous reptile. //Evolution 50: 1328–1333.
343. Olsson M., Shine R., Madsen T., Gullberg A., Tegelstrom H., 1996a. Sperm selection by females. //Nature 383: 585.
344. Osorno J.L., Drummond H., 2003. Is obligate siblicidal aggression food sensitive? //Behav. Ecol. Sociobiol. 54: 547-554.
345. Paape S.R., Shille V.M., Seto H., Stabenfeldt G.H., 1975. Luteal activity in the pseudopregnant cat. //Biol. Reprod. 13: 470-474.
346. Painer J., Goeritz F., Dehnhard M., Hildebrandt T.B., Naidenko S.V., Sánchez I., Quevedo Muñoz M.A., Jewgenow K., 2014. Hormone-induced

luteolysis on physiologically persisting Corpora lutea in Eurasian and Iberian Lynx (*Lynx lynx* and *L. pardinus*). //Theriogenology 82(4): 557-562.

347. Palomares F., Revilla E., Calzada J., Fernandez N., Delibes M., 2005. Reproduction and pre-dispersal survival of Iberian lynx in a subpopulation of the Donana National Park. //Biol Conserv 122: 53–59.

348. Panaman R., 1981. Behaviour and ecology of free-ranging female farm cats (*Felis catus* L.). //Z. Tierpsychol. 56: 59-73.

349. Parker G.A., 1982. Why are there so many tiny sperm? Sperm competition and the maintenance of two sexes. //Journal of Theoretical Biology 96: 281–294.

350. Parker G.A., Mock D.W., Lamey T.C., 1989. How selfish should stronger sibs be? //American Naturalist 133: 846–868.

351. Pelican K., Abaigar T., Vargas A., Rodriguez J.M., Bergara J., Lopez J., Vazquez A., Chaparro J.M., Brown J.L., Wildt, D.E., 2009. Unusual gonadal hormones profiles in the Iberian lynx as determined by fecal monitoring. //In: Iberian lynx ex-situ conservation: an Interdisciplinary approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain. P. 340-351.

352. Pelican K.M., Abaigar T., Vargas A., Rodriguez J.M., Bergara J., Rivas A., Martinez F., Rodriguez D., Brown J. Wildt, D.E., 2006. Hormone profiles in the Iberian lynx: application to in situ and ex situ conservation. //In: Iberian Lynx Ex-situ Conservation Seminar Series: Book of Proceedings. Fundación Biodiversidad, Sevilla & Donana: 113–115.

353. Pinejro A., Barja I., 2012. The plant physical features selected by wildcats as signal posts: an economic approach to fecal marking. // *Naturwissenschaften* 99: 801–809.
354. Poddar-Sarkar M., 1996. The fixative lipid of tiger pheromone. // *Journal of lipid mediators and cell signaling* 15: 89-101.
355. Podolski I., Belotti E., Bufka L., Reulen H., Heurich M., 2013. Seasonal and daily activity patterns of free-living Eurasian lynx *Lynx lynx* in relation to availability of kills. // *Wildl. Biol.* 19: 69-77.
356. Poglayen-Neuwall I., 1993. Additional observations on reproduction of the Central American cacomixtle, *Bassariscus sumichrasti* (Procyonidae). // *Zool. Garten N.F.* 63 (6): 388-398.
357. Poole K.G., 1994. Characteristics of an unharvested lynx population during a snowshoe hare decline // *J. Wildl. Manag.* 58 (4): 608-618.
358. Poole K.G., 1995. Spatial organization of a lynx population. // *Can. J. Zool.* 73 (4): 632-641.
359. Poole K.G., 1997. Dispersal patterns of lynx in the Northwest Territories. // *Journal of Wildlife Management* 61: 497–505.
360. Pope C.E., Gomez M.C., Dresser B.L., 2006. In vitro production and transfer of cat embryos in the 21st century. // *Theriogenology* 66: 59–71.
361. Prescott C.W., 1973. Reproduction pattern in the domestic cat. // *Australian Veterinarian Journal* 49 (3): 126-129.

362. Protas Y.L., Seryodkin I.V., Nissen I., Goodrich J.M., Smirnov E.N., Miquelle D.G., 2010. Characteristics of marking activity of the Amur tiger. //In: The Amur tiger in Northeast Asia — Planning for the 21st century (Y.N. Zhuravlev, editor). Proceedings of an international conference. DalNauka, Vladivostok, Russia: 135–138.

363. Pukazhenthil B.S., Noiles E., Pelican K., Donoghue A., Wildt D.E., Howard J., 2000. Osmotic effects on feline spermatozoa from normospermic versus teratospermic donors. // *Cryobiology* 40 (2): 139–150.

364. Pukazhenthil B.S., Neubauer K., Jewgenow K., Howard J., Wildt D.E., 2006. The impact and potential etiology of teratospermia in the domestic cat and its wild relatives. // *Theriogenology* 66: 112–121.

365. Pukazhenthil B.S., Pelican K., Wildt D.E., Howard J.G., 1999. Sensitivity of domestic cat (*Felis catus*) sperm from normospermic versus teratospermic donors to cold-induced acrosomal damage // *Biol. Reprod.* 61 (1): 135-141.

366. Pukazhenthil B.S., Wildt D.E., Howard J.G., 2001. The phenomenon and significance of teratospermia in felids. // *J. Reprod. Fertil.* 57 (Suppl. P): 423–433.

367. Putranto H.D., 2011. A non-invasive identification of hormone metabolites, gonadal event and reproductive status of captive female tigers. // *Biodiversitas* 12 (3): 131-135.

368. Raggi L.A., Ferrando G., Parraguez V.H., MacNiven V., Urquieta B., 1999. Plasma progesterone in alpaca (*Lama pacos*) during pregnancy, parturition and early postpartum. //Anim. Reprod. Sci. 54: 245–249.
369. Ramm S.A., Stockley P., 2010. Sperm competition and sperm length influence the rate of mammalian spermatogenesis. //Biology Letters 6: 219–221.
370. Ramos-Fernandez G., Nunez-de la Mora A., Wingfield J.C., Drummond H., 2000. Endocrine correlates of dominance in chicks of the bluefooted booby (*Sula nebouxii*): testing the challenge hypothesis. //Ethology, Ecology and Evolution 12 (1): 27–34.
371. Ratkiewicz M., Matosiuk M., Kowalczyk R., Konopinski F.K., Okarma H., Ozolins J., Männil P., Ornicans A., Schmidt K., 2012. High levels of population differentiation in Eurasian lynx at the edge of the species' western range in Europe revealed by mitochondrial DNA analyses. //Animal Conservation 15: 603-612.
372. Reinhardt I., Halle S., 1999: Time of activity of a female free-ranging lynx (*Lynx lynx*) with young kittens in Slovenia. //Zeitschrift fur Säugetierkunde 64: 65-75.
373. Rekawiecki R., Kotwica J., 2007. Molecular regulation of progesterone synthesis in the bovine corpus luteum. //Vet Med-Czech 52: 405-412.
374. Riveros J.L., Urquieta B., Bonacic C., Hoffmann B., Bas F., Schuler G., 2009. Endocrine changes during pregnancy, parturition and post-partum in guanacos (*Lama guanicoe*). //Animal Reproduction Sciences 116 (3-4): 318-325.

375. Roberts R.N., 1963. A study of feline and its excretion by the cat. Ph.D. dissertation, University of Buffalo, NY.
376. Robinson I.H., Delibes M., 1988. The distribution of faeces by the Spanish lynx (*Felis pardina*). //J. Zool. 216: 577–582.
377. Rodel H. G., Prager G., Stefanski V., von Holst D., Hudson R., 2008. Separating maternal and litter size effects on early postnatal growth in two species of altricial mammals. //Physiology and Behavior 93: 826–834.
378. Roth T. L., Howard J.G., Wildt D.E., 1994. Zona pellucida piercing enhances zona penetration by spermatozoa from normospermic and teratospermic domestic cats // J. Androl. 15 (2): 165–173.
379. Rowe M., Pruett-Jones S., 2011 Sperm competition selects for sperm quantity and quality in the Australian Maluridae. //PLoS ONE 6: e15720.
380. Rozyłowicz L., Chiria S., Sandu R.M., Manolache S., 2010. The habitat selection of a female lynx (*Lynx lynx*) in the northwestern part of the Vrancea Mountains, Romania. //North-Western Journal of Zoology 6 (1): 122-127.
381. Rudine A.C., Sutherland M.A., Hulbert L., Morrow J.L., McGlone J.J., 2007. Diverse production system and social status effects on pig immunity and behavior. //Livestock Science 111: 86–95.
382. Rueness E.K., Jorde P.E., Hellborg L., Stenseth N.C., Ellegren H., Jakobsen K.S., 2003a. Cryptic population structure in a large, mobile mammalian predator: the Scandinavian lynx. //Molecular Ecology 12: 2623–2633.

383. Rueness E.K., Naidenko S., Trosvik P., Stenseth N.C., 2014. Large-Scale Genetic Structuring of a Widely Distributed Carnivore - The Eurasian Lynx (*Lynx lynx*). //PLOS ONE 9(4): e93675. doi:10.1371/journal.pone.0093675.
384. Rueness E.K., Stenseth N.C., O'Donoghue M., Boutin S., Ellegren H., Jakobsen K.S., 2003b. Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx. //Nature 425: 69–72.
385. Ruiz-Gonzalez A., Madeira M.J., Randi E., Abramov A.V., Davoli F., Gómez-Moliner B.J., 2013. Phylogeography of the forest-dwelling European pine marten (*Martes martes*): new insights into cryptic northern glacial refugia. //Biological Journal of the Linnean Society 109: 1–18.
386. Russello M.A., Gladyshev E., Miquelle D., Caccone A., 2004. Potential genetic consequences of a recent bottleneck in the Amur tiger of the Russian far east. //Conservation Genetics 5: 707–713.
387. Saad A. H., Elridi R., 1984. Corticosteroids and seasonal changes in reptilian immune responses. //Developmental and Comparative Immunology 8: 945.
388. Saebo H.S., 2007. Scent marking behaviour in the Eurasian lynx, *Lynx lynx*. Master thesis, Norwegian university of life sciences: 1-41.
389. Sanderson J., Yin Y., Drubgayal N., 2010. Of the only endemic cat species in China. //Cat News special issue 5: 18-21.
390. Santymire R.M., Brown J.L., Stewart R.A., Santymire R.C., Wildt D.E., Howard J.G., 2011. Reproductive gonadal steroidogenic activity in the

fishing cat (*Prionailurus viverrinus*) assessed by fecal steroid analyses . //Animal reproduction science 128 (1-4): 60-72.

391. Saunders J. K., Jr. 1963. Movements and activities of the lynx in Newfoundland. //Journal of Wildlife Management 27: 390-400.

392. Say L., Devillard S., Natoli E., Pontier D., 2002. The mating system of feral cats (*Felis catus* L.) in a subAntarctic environment. //Polar Biology 25 (11): 838–842.

393. Say L., Pontier D., 2006. What determines testis size in the domestic cat (*Felis catus* L.)? // Biological letter 43(1): 41.49.

394. Say L., Pontier D., Natoli E., 1999. High variation in multiple paternity of domestic cat (*Felis catus* L.) in relation to environmental conditions. //Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 266: 2071 2074.

395. Schaller G. B., 1972. The Serengeti lion: a study of predator-prey relations. University of Chicago Press, Chicago & London.

396. Scharer L., Ladurner P., Rieger R.M., 2004 Bigger testes do work more: experimental evidence that testis size reflects testicular cell proliferation activity in the marine invertebrate, the free-living flatworm *Macrostomum* sp. //Behavioral Ecology and Sociobiology 56: 420–425.

397. Schmidt A.M., Hess D.L., Schmidt M.J., Lewis C.R., 1993. Serum concentrations of oestradiol and progesterone and frequency of sexual behaviour during the normal oestrous cycle in the snow leopard (*Panthera uncia*). //J Reprod Fertil 98: 91–95.

398. Schmidt A.M., Hess D.L., Schmidt M.J., Smith R.C., Lewis C.R., 1988. Serum concentrations of oestradiol and progesterone, and sexual behavior during the normal oestrous cycle in the leopard (*Panthera pardus*). //J Reprod Fertil 82: 43–49.
399. Schmidt A.M., Nadal L.A., Schmidt M.J., Beamer N.B., 1979. Serum concentrations of oestradiol and progesterone during the normal oestrous cycle and early pregnancy in the lion (*Panthera leo*). //J. Reprod. Fertil. 57: 267–272.
400. Schmidt K., 1998. Maternal behaviour and juvenile dispersal in the Eurasian lynx. //Acta Theriologica 43: 391-408.
401. Schmidt K., Davoli F., Kowalczyk R., Randi E., 2016. Does kinship affect spatial organization in a small and isolated population of a solitary felid: the Eurasian lynx. // Integrative Zoology. DOI: 10.1111/1749-4877.12182.
402. Schmidt K., Jedrzejewski W., Okarma H., 1997. Spatial organization and social relations in the Eurasian lynx population in Białowieża Primeval Forest, Poland. //Acta Theriologica 42: 289-312.
403. Schmidt K., Kowalczyk R., Ozolins J., Männil P., Fickel J., 2009. Genetic structure of the Eurasian lynx population in north-eastern Poland and the Baltic states. //Conserv. Genet. 10: 497–501.
404. Schramm R.D., Briggs M.B., Reeves J.J., 1994. Spontaneous and induced ovulation in the lion (*Panthera leo*). //Zoo Biology 13: 301–307.

405. Schwabl H., 1993. Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. //Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 90 (24): 11446–11450.
406. Schwabl H., 1999. Developmental changes and among-sibling variation of corticosterone levels in an altricial avian species. //General and Comparative Endocrinology 116 (3): 403–408.
407. Schwabl H., Mock, D.W., Gieg J.A., 1997. A hormonal mechanism for parental favouritism. //Nature 386 (6622): 231.
408. Scott P.P., Lloyd-Jacob M.A., 1959. Reduction in the anoestrus period of laboratory cats by increased illumination. //Nature, London 184: 2022.
409. Seal U.S., Plotka E.D., Smith J.D., Wright F.H., Reindl N., Taylor R.S., Seal M.F., 1985. Immunoreactive luteinizing hormone, estradiol, progesterone, testosterone, and androstenedione levels during the breeding season and anestrus in Siberian tigers. //Biol Reprod 32: 361–368.
410. Seidensticker J.C., Hornocker M.G., Wiles W.V., Messick J.P., 1973. Mountain lion social organization in the Idaho primitive area. //Wildlife Monographs 35: 1-60.
411. Sharma D.K., Maldonado J.E., Jhala Y.V., Fleischer R.C., 2004. Ancient wolf lineages in India. //Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences 271: S1–S4.

412. Shatz S., Palme R., 2001. Measurement of faecal cortisol metabolites in cats and dogs: A non-invasive method for evaluating adrenocorticoid function.// Veterinary research communication 25: 271–287.
413. Sieber O.J., 1986. Acoustic recognition between mother and cubs in raccoons (*Procyon lotor*). //Behav. 96 (1-2): 130-163.
414. Siiteri P.K., Febres F., Clemens L.E., Chang R.J., Gondos B., Stites D., 1977. Progesterone and maintenance of pregnancy: is progesterone nature's immunosuppressant? //Annals of the New York Academy of Sciences 286: 384–397.
415. Silveira L., 1995. Notes on the distribution and natural history of the pampas cat, *Felis colocolo*, in Brazil. //Mammalia 59 (2): 284-288.
416. Simmons L.W., Fitzpatrick J.L., 2012. Sperm wars and the evolution of male fertility. //Reproduction 144: 519–534.
417. Sliwa A., 2004. Home range size and social organisation of black-footed cats (*Felis nigripes*) // Mammalian Biology 69 (2): 96-107.
418. Smith J.L.D., McDougal C., Miquelle D., 1989. Scent marking in freeranging tigers, *Panthera tigris*. //Animal Behavior 37: 1–10.
419. Sockman K.W., Schwabl H., 2000. Yolk androgens reduce offspring survival. //Proceedings of the Royal Society of London, Series B 267: 1451–1456.
420. Sockman K.W., Schwabl H., 2001. Covariation of clutch size, laying date, and incubation tendency in the American kestrel. //Condor, 103: 570–578.

421. Soler L.K., Lucherini M., Manfredi C., Ciuccio M., Casanave E.B., 2009. Characteristics of defecation sites of the Geoffroy's cat *Leopardus geoffroyi*. //Mastozoología Neotropical, 16(2):485-489.
422. Spencer S.J., Tilbrook A., 2009. Neonatal overfeeding alters adult anxiety and stress responsiveness. // Psychoneuroendocrinology 34: 1133—1143.
423. Spong G., Hellborg L., 2002. A near-extinction event in lynx: do microsatellite data tell the tale? //Conservation Ecology 6 (1): 15.
424. Stehlik J., 1980. Zur ethologie, insbesondere zur fortpflanzung von luchs in gefangenschaft. //In: Der Luchs in Europa. I. Int. Luchs-Kolloquium Murau (Festetics A., ed.). Steiermark, 7-9 Mai 1978, KildaVerlag: 196-215.
425. Stehlik J., 1983. Le comportement sexuel du lynx boreal (*Lynx lynx*). //Mammalia 47(4): 483-491.
426. Stockley P., 2003. Female multiple mating behaviour, early reproductive failure and litter size variation in mammals. //Proc. R. Soc. Lond. B 270: 271–278.
427. Stockley P., Parker G.A., 2002. Life history consequences of mammal sibling rivalry. //Proc. Natl. Acad. Sci. USA 99: 12932–12937.
428. Stys E.D., Leopold B.D., 1993. Reproductive biology and kittens' growth of captive bobcats in Mississippi. //Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish and Wildl. Agencies 47: 80-89.
429. Sunquist M., Sunquist F., 2002. Wild cats of the world. University of Chicago Press, Chicago: 1-462.

430. Svendsen J.I., Alexanderson H., Astakhov V.I., Demidov I., Dowdeswell J.A., Funder S., Gataullin V., Henriksen M., Hjort C., Houmark-Nielsen M., Hubberten H.W., Ingolfsson O., Jakobsson M., Kjær K.H., Larsen E., Lokrantz H., Lunkka J.P., Lysa A., Mangerud J., Matiouchkov A., Murray A., Moller P., Niessens F., Nikolskaya O., Polyak L., Saarnisto M., Siegert C., Siegert M.J., Spielhagen R.F., Stein R., 2004. Late quaternary ice sheet history of northern Eurasia. //Quaternary Science Reviews 23: 1229–1271.

431. Swanson W.F., 1999. Toxoplasmosis and neonatal mortality in Pallas' cats: A survey of North American zoological institutions. //In: Proceedings of the annual meeting of the American Association of Zoo Veterinarians. Columbus, Ohio, 9–14 October: 347–350.

432. Swanson W.F., Brown J.L., Wildt D.E., 1996. Influence of seasonality on reproductive traits of the male Pallas' cat (*Felis manul*) and implication for captive management. //Journal of Zoo and Wildlife Medicine 27 (2): 234–240.

433. Swanson W.F., Johnson W.E., Cambre R.C., Citino S.B., Quigley K.B., et al., 2003. Reproductive status of endemic felid species in latin american zoos and implications for ex situ conservation //Zoo Biol. 22 (5): 421–441.

434. Tarkhnishvili D., Gavashelishvili A., Mumladze L., 2012. Palaeoclimatic models help to understand current distribution of Caucasian forest species. //Biological Journal of the Linnean Society 105: 231–248.

435. Tarttelin M.F., Hendriks W.H., Moughan P.J., 1998. Relationship between plasma testosterone and urinary felinine in the growing kitten. //Physiology & Behaviour 6: 83–87.
436. Taverne M.A.M., 2001. Corpus luteum function and parturition in cattle and pigs. //Arch. Tierz., Dummerstorf 44: 37-50.
437. Terio K.A., Marker L., Munson L., 2004. Evidence for chronic stress in captive but not freeranging cheetahs (*Acinonyx jubatus*) based on adrenal morphology and function. //Journal of Wildlife Diseases, 40(2): 259–266.
438. Trigo T.C., Schneider A., de Oliveira T.G., Lehugeur L.M., Silveira L., Freitas T.R.O., Eizirik E., 2013. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of neotropical wild cat. //Current biology, 23(24): 2528-2533.
439. Trivers R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. //In: Campbell B. (ed.) Sexual selection and the descent of Man, 1871-1971, Chicago, Aldine-Atherton: pp. 136-179.
440. Tsuitsui T., Oba H., Fujimoto S., Toyonaga M., 2012. Spermatogenic function in cats. //Reprod Dom Anim 47 (Suppl. 6): 247–249.
441. Umapathy G., Kumar V., Wasimuddin, Kabra M., Shivaji S., 2013. Detection of pregnancy and fertility status in big cats using an enzyme immunoassay based on 5 α -pregnan-3 α -ol-20-one. //General and Comparative Endocrinology 180: 33–38.

442. Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.), 2009. Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain: 1-532.
443. Vargas A., Martinez F., Bergara J., Klink L.E., Rodriguez J., Rodriguez D., 2005. Update on the Iberian lynx Exsitu Conservation Program. //Cat News 43: 14-15.
444. Verberne G., Boer J. de, 1976. Chemocommunication among domestic cats, mediated by olfactory and vomeronasal senses. 1. Chemocommunication. //Z. Tierpsychol. 42: 86-109.
445. Verberne G., Leyhausen P., 1976. Marking behaviour of some viverridae and felidae. Time-interval analysis of the marking pattern. //Behaviour 58 (3-4): 192-253.
446. Verhage H.G., Beamer N.B., Brenner R.M., 1976. Plasma levels of estradiol and progesterone in the cat during polyestrus, pregnancy and pseudopregnancy. //Biology of reproduction 14: 579-585.
447. Vila C., Amorim I.R., Leonard J.A., Posada D., Castroviejo J., Petrucci-Fonseca F., Crandall K.A., Ellegren H., Wayne R.K., 1999. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf, *Canis lupus*. //Molecular Ecology 8: 2089–2103.
448. Voigt C.C., Behr O., Caspers B., von Helversen O., Knörnschild M., Mayer F., Nagy M., 2008. Songs, scents, and senses: sexual selection in the greater sac-winged bat, *Saccopteryx bilineata*. //Journal of Mammalogy 89(6):1401-1410.

449. Voigt C.C., Faßbender M., Dehnhard M., Wibbelt G., Jewgenow K., Hofer H., Schaub G.A., 2004. Validation of a minimally invasive blood-sampling technique for the analysis of hormones in domestic rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (Lagomorpha). //General and Comparative Endocrinology 135: 100-107.
450. Volodin I.A., Volodina E.V., 2002. Biphonation as a prominent feature of dhole *Cuon alpinus* sounds //Bioacoustics 13: 105–120.
451. Volodina E.V., Volodin I.A., Isaeva I.V., Unck C., 2006. Biphonation may function to enhance individual recognition in the dhole, *Cuon alpinus*// Ethology 112: 815-825.
452. Waser P.M., Jones W.T., 1983. Natal philopatry among solitary mammals. //Quarterly Review of Biology 58: 355–390.
453. Watcher B., Hoener O.P., East M.L., Golla W., Hofer H., 2002. Low aggression levels and unbiased sex ratios in a prey rich environment: no evidence of siblicide in Ngorongoro spotted hyenas (*Crocuta crocuta*) //Behavioral ecology and sociobiology 52: 348–356.
454. Westall R.G., 1953. The amino acids and other ampholytes of urine. 2. The isolation of a new sulphur-containing amino acid from cat urine. //Biochem. J. 55: 244–250.
455. White P.A., 2008. Maternal response to neonatal sibling conflict in the spotted hyena, *Crocuta crocuta*. //Behavioral Ecology and Sociobiology 62: 353-361.

456. Whittle N., 1981. Reactions of tigers to the scent of conspecifics. //J. Zool. 194 (2): 263-265.
457. Wielebnowski N., Brown J.L., 1998. Behavioral correlates of physiological estrus in cheetahs. //Zoo Biology 17 (3): 193–209.
458. Wielebnowski N.C., Ziegler K., Wildt D.E., Lukas J., Brown J.L., 2002. Impact of social management on reproductive, adrenal and behavioural activity in the cheetah (*Acinonyx jubatus*). //Animal Conservation 5: 291–301.
459. Wilden I., Herzel H., Peters G., Tembrock G., 1998. Subgar, monics, diphonation, and deterministic chaos in mammal vocalization. //Bioacoustics 9: 171–196.
460. Wildt D.E., 1994. Endangered species spermatozoa: diversity, research and conservation. //Functions of Somatic Cells in the Testis. New York: Springer-Verlag Inc. P. 1–24.
461. Wildt D.E., Bush M., Howard J.G., O'Brien S.J., Meltzer D., van Dyk A., Ebedes H., Brand D.J., 1983. Unique seminal quality in the South African cheetah and a comparative evaluation in the domestic cat. //Biology of Reproduction 29: 1019–1025.
462. Wildt D.E., Bush M., Goodrowe K.L., Packer C., Pusey A.E., Brown J.L., Joslin P., O'Brien S., 1987. Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations. //Nature 329: 328–331.

463. Wildt D.E., Howard J.G., Hall L.L., Bush M., 1986. Reproductive physiology of the clouded leopard: I. Electroejaculates contain high proportions of pleiomorphic spermatozoa throughout the year //Biol. Reprod. 34 (5): 937-947.
464. Wildt D.E., Howard J.G., Pelican K., Brown J.L., Pukazhenth B., 2009. Contribution of reproductive science to wild felid conservation. //In: Vargas A., Breitenmoser C., Breitenmoser, U. (Eds.). Iberian lynx Ex-situ Conservation: An Interdisciplinary Approach. Fundación Biodiversidad, Madrid, Spain: 292-303.
465. Wildt D.E., Phillips L.G., Simmons L.G., Chakraborty P.K., Brown J.L., Howard J.G., Teare A., Bush M., 1988. A comparative analysis of ejaculate and hormonal characteristics of the captive male cheetah, tiger, leopard, and puma //Biol. Reprod. 38 (2): 245-255.
466. Wilke H., 1983. Beobachtungen am eurasischen Luchs (*Lynx lynx* Linne) in freier Wildbahn und im Vivarium. //Vivar. Darmstadt. 1: 7-13.
467. Willett E.L., Ohms J.I., 1957. Measurement of testicular size and its relation to production of spermatozoa by bulls. //Journal of Dairy Science 40: 1559–1569.
468. Wilson E.O., 1975. Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge, MA: Belknap Press: 1-697.
469. Wilting A., Buckley-Beason V.A., Feldhaar H., Gadau J., O'Brien S.J., Linsenmair K.E., 2007. Clouded leopard phylogeny revisited: support for species recognition and population division between Borneo and Sumatra. //Frontiers in Zoology 4 (15): 1-10.

470. Windle W., 1939. Induction of mating and ovulation in the cat with pregnancy urine and serum extracts. //Endocrinology 25 (3): 365-371.
471. Yalcinkaya T.M., Siiteri P.K., Vigne J.-L., Licht P., Pavgi S., Frank L.G., Glickman S.E., 1993. A mechanism for virilization of female spotted hyenas in utero. //Science 260 (5116): 1929-1931.
472. Yamada J.K., Durant B.S., 1989. Reproductive parameters of clouded leopards (*Neofelis nebulosa*). //Zoo Biology 8 (3): 223-231.
473. Young A.J., Carlson A.A., Monfort S.L., Russell A.F., Bennett N.C., Clutton-Brock T., 2006. Stress and the suppression of subordinate reproduction in cooperatively breeding meerkats. //Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 103 (32): 12005-12010.
474. Zachariae G., Elstrodt W., Hucht-Ciorga I., 1987. Aktionsraume und Verteilung erwachsener Luchse, *Lynx lynx* (L.), im Hinteren Bayerischen Wald. //Z. Säugetierk. 52 (1): 9-20.
475. Zala S.M., Potts W.K., Penn D.J., 2004. Scent-marking displays provide honest signals of health and infection. //Behav Ecol 15: 338–344.
476. Zeh J.A., Zeh, D.W., 1996. The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility. //Proc. R. Soc. Lond. B, 263: 1711–1717.
477. Zeh J.A., Zeh D.W., 1997. The evolution of polyandry II: postcopulatory defences against genetic incompatibility. //Proc. R. Soc. Lond. B, 264: 69–75.

478. Zera A.J., Harshman L.G., 2001. The physiology of life history trade-offs in animals. //Annual Review of Ecology and Systematics 32: 95–126.