

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова
Российской академии наук

На правах рукописи

Алексеева Галина Сергеевна

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

03.02.04 – зоология

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Найденко Сергей Валериевич

Москва – 2017

СОДЕРЖАНИЕ

1. ВВЕДЕНИЕ	5
2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ.....	11
2.1. Родительский вклад у животных.....	11
2.2. Материнское поведение млекопитающих.....	16
2.3. Онтогенез поведения у млекопитающих	22
2.4. Изменения гормонального статуса и массы тела самок в период беременности и лактации.....	25
2.5. Активность иммунной системы самок в период беременности и лактации	28
2.6. Характеристика объектов исследования	35
2.6.1. Домашняя кошка.....	36
2.6.2. Евразийская рысь	42
3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	44
3.1. Место проведения исследования	44
3.2. Объем анализируемого материала	45
3.3. Методы проведения исследования.....	46
3.4. Статистическая обработка данных.....	47
4. ПОВЕДЕНИЕ САМОК И ДЕТЕНЫШЕЙ В ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ПОТОМСТВА.....	49
4.1. Материнское поведение самок.....	49
4.1.1. Материалы и методы.....	50
4.1.2. Результаты	51
4.1.3. Обсуждение	54
4.2. Социальное игровое поведение самок и детенышей	59

4.2.1. Материалы и методы.....	60
4.2.2. Результаты	63
4.2.3. Обсуждение	67
5. ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС САМОК.....	75
5.1. Материалы и методы	76
5.2. Результаты.....	78
5.3. Обсуждение.....	84
6. КЛИНИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КРОВИ САМОК	93
6.1. Материалы и методы	94
6.2. Результаты.....	95
6.3. Обсуждение.....	106
7. МАССА ТЕЛА САМОК И ДЕТЕНЫШЕЙ	111
7.1. Динамика массы тела самок.....	111
7.1.1. Материалы и методы.....	111
7.1.2. Результаты	111
7.1.3. Обсуждение	114
7.2. Темпы роста детенышей.....	117
7.2.1. Материалы и методы.....	118
7.2.2. Результаты	118
7.2.3. Обсуждение	125
8. АКТИВНОСТЬ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ САМОК И ДЕТЕНЫШЕЙ	131
8.1. Оценка активности иммунной системы самок	131
8.1.1. Материалы и методы.....	132
8.1.2. Результаты	133

8.1.3. Обсуждение	137
8.2. Активность иммунной системы детенышей	142
8.2.1. Материалы и методы.....	143
8.2.2. Результаты	143
8.2.3. Обсуждение	146
9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ	152
10. ВЫВОДЫ.....	154
11. БЛАГОДАРНОСТИ	156
12. СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ.....	157
13. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	161

1. ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Размножение и поддержание жизнедеятельности организма – критически важные процессы для животных, которые требуют постоянного вклада энергетических ресурсов (Lochmiller et al., 1993; Demas et al., 1997; Lochmiller, Deerenberg, 2000; Moshkin et al., 2000). Однако ограниченность доступной энергии в течение репродуктивного периода может приводить к физиологическому стрессу и подавлению иммунитета особей (Мошкин и др., 2003; Hamilton, Zuk, 1982; Stefanski et al., 2005; Graham et al., 2010; Klug et al., 2012). Таким образом, в период выращивания детенышей самки должны находить необходимый баланс между родительским вкладом и поддержанием жизнедеятельности собственного организма.

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

Материнское поведение принципиально важно для потомства у абсолютно всех видов млекопитающих (Крученкова, 2009). Взаимодействия между матерью и детенышами представляют собой их первый социальный опыт и могут существенно влиять на их развитие, способствуя формированию целого комплекса поведенческих признаков

и реакций на изменения окружающей среды у детенышей (Mateo, 2009, 2014). Интенсивность материнского поведения в определенной степени ограничивается физиологическим состоянием самки и ее потребностями для того, чтобы выжить. Проявляя излишнюю заботу о потомстве, она рискует сократить продолжительность своей жизни и собственный репродуктивный успех. Такой подход лежит в основе понимания взаимосвязи между материнским поведением, ростом детенышей и их смертностью (Deag et al., 2000). В последние годы появляется все больше исследований, которые рассматривают физиологические затраты родителей не только с точки зрения распределения энергетических ресурсов (Stearns, 1989; Zera, Harshman, 2001; Harshman, Zera, 2007), но также их регулирование на гормональном уровне (Ketterson, Nolan, 1992, 1999; Sinervo, DeNardo, 1996; Sinervo, 1999; Zera, Cisper, 2001; Hinde et al., 2014) и изменения в активности иммунной системы (Owens, Wilson, 1999; Moshkin et al., 2000; East et al., 2015).

Тем не менее, большинство исследований проводится на других группах животных – рыбах, амфибиях, рептилиях и птицах (Gross, Sargent, 1985; Lang, 1987; Crump, 1996; de Fraipont et al., 1996; Goodwin et al., 1998; Wesołowski, 2004; Mank et al., 2005; Summers et al., 2006; Varricchio et al., 2008). Среди млекопитающих объектами изучения, как правило, становятся разнообразные грызуны (Бабицкий и др., 2006; Громов, 2013; González-Mariscal et al., 1996; Parent et al., 2005; Vasilieva, Tchabovsky, 2014) или более крупные виды, у которых описывается только родительское поведение без оценки возможных физиологических затрат родителей (Овсянников, 1993; Крученкова, Гольцман, 1994; Чагаева, Найдено, 2012; Higgins et al., 1988; Maehr et al., 1989; Laurenson, 1993; Maestripieri, 1993; Brent et al., 2002; von Keyserlingk, Weary, 2007).

Для представителей семейства кошачьих подобных комплексных исследований практически не проводилось. Вместе с тем, у них достаточно длительный период лактации (обычно 3-5 месяцев), а размер выводка сильно варьирует (от 1 до 8 детенышей), что делает их удобными объектами для изучения. Домашняя кошка (*Felis catus*) – модельный вид с наибольшей в семействе изменчивостью размера выводка, у которого в достаточной степени описаны различные аспекты репродуктивной биологии (Павлова и др., 2014; Yamane, 1998; Deag et al., 2000; Liberg et al., 2000; Natoli et al., 2000; Say et al., 2001; Crowell-Davis et al., 2004; Bareson, 2014; Hurt, Hurt, 2014; Turner, 2014). Среди диких кошачьих, ведущих одиночный образ жизни, размножение и онтогенез наиболее полно исследованы у евразийской рыси (*Lynx lynx*) (Найденко, Ерофеева, 2004; Найденко, Ерофеева, 2005; Антоневиц и др., 2013; Акишина и др., 2014; Naidenko, 2006; Jewgenow et al., 2006; Naidenko, Antonevich, 2009; Göritz et al., 2009; Dehnhard et al., 2010; Erofeeva et al., 2014), для которой также характерна меньшая изменчивость в размере выводка. Кроме того, кошачьи представляют собой совершенно иную экологическую группу млекопитающих по сравнению с обычными объектами подобных исследований – хищников, что позволяет оценить взаимосвязь материнского поведения и физиологического состояния самок за рамками традиционных для этой области исследования объектов.

На сегодняшний день взаимодействия «мать-детёныш» рассматриваются, главным образом, с точки зрения детенышей: какие преимущества они получают, благодаря наличию материнской заботы. Однако имеющиеся данные, особенно для хищных млекопитающих, не дают полной информации о характере проявления материнской заботы на ранних, критических этапах онтогенеза, и о его изменении по мере взросления детенышей. Кроме того, физиологическое состояние самок в

период лактации практически не описано, и остается неясным, за счет каких ресурсов собственного организма им удастся обеспечивать родительскую заботу на разных этапах выращивания потомства.

Цель и задачи исследования.

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

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

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

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

показано, что размер выводка влияет на состояние иммунной системы самок, в первую очередь – на общее число лейкоцитов.

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

Положения, выносимые на защиту:

1. Параметры физиологического состояния лактирующих самок домашней кошки (масса тела, показатели гормонального и иммунного статуса) изменяются к началу периода отлучения молодняка, что связано с наибольшей нагрузкой на их организм в первый месяц лактации (период интенсивной материнской заботы).
2. Размер выводка у самок домашней кошки влияет на физиологическое состояние самок и темпы роста детенышей в онтогенезе. Высокий уровень кортизола у самок связан с низкой плодовитостью и высокой реактивностью ГГНС на изменение интенсивности обменных процессов в течение лактации.
3. Продолжительность периода пребывания выводка с самкой у кошачьих оказывает существенное влияние на направленность игровых контактов детенышей. Формирование и развитие игрового

поведения у домашней кошки в период ослабления связи с матерью способствует более интенсивным взаимодействиям с сибсами.

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

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

2. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

2.1. Родительский вклад у животных

Энергия, получаемая животным с пищей и усвоенная организмом, используется им на различные нужды: поддержание жизнедеятельности, рост, размножение, компенсацию внешнесредовых воздействий (иммунитет, термогенез) (Wade, Schneider, 1992; Schneider, 2004). Все прочие формы поведенческой активности также укладываются в какую-либо из перечисленных функций. Так, например, большинство поведенческих актов, связанных с исследованием и охраной территории, ухаживанием, спариванием, заботой о потомстве можно отнести к репродуктивной функции организма (Бабицкий, 2008). Однако поток ресурсов, доступный животному, ограничен, и чем больше тратится на одну область жизнедеятельности, тем меньше остается на другие.

Согласно теории жизненных циклов (Promislow, Harvey, 1990) существует принцип отрицательных корреляций между отдельными параметрами жизненных циклов или «трейд-оффов». У животных, многократно размножающихся на протяжении жизни, ключевым трейд-оффом являются так называемые «платы за размножение» («репродуктивные платы») – негативные последствия текущих репродуктивных усилий для выживания и размножения особи в будущем (Bell, 1980; Clutton-Brock, 1984; Stearns, 1989), т.е. доли ресурсов, затрачиваемых на размножение (Tuomi et al., 1983).

Кроме того, оптимальное распределение ресурсов необходимо в течение всей жизни, поскольку увеличение репродуктивных усилий в конкретный момент времени совершенно не обязательно ведет к максимизации пожизненного репродуктивного успеха (Пианка, 1981; Bell, 1980; Stearns, 1989; Moshkin et al., 2000; Bradley, 2013). Таким

образом, создаются условия, способствующие отказу от размножения: 1) плохое функциональное состояние, незавершенный рост организма; 2) незрелость, низкая смертность среди взрослых особей, большая продолжительность жизни; 3) плохие кормовые условия, высокая ювенильная смертность; 4) высокие платы за размножение (Williams, 1966).

В целом ряде исследований показано, что размножение является крайне затратным процессом (Ofstedal, Gittleman, 1989), который может приводить к потере веса (Randolph et al., 1977; Clutton-Brock et al., 1989; Visser, Lessels, 2001), медленному росту (Reznick, 1983), снижению иммунитета (Deerenberg et al., 1997; Lochmiller, Deerenberg, 2000; Norris, Evans, 2000), большей зараженности паразитами (Karell et al., 2007), худшей терморегуляции (Nilsson, Svensson, 1996), увеличению риска хищничества (Shine, 1980; Hairston et al., 1983; Lee et al., 1996; Veasey et al., 2000), более позднему и худшему размножению на следующий год (Huber et al., 1999; Poizat et al., 1999), сокращению продолжительности жизни и большей смертности взрослых животных (Golet et al., 1998; Williams et al., 2007).

У млекопитающих затраты на размножение в значительной степени зависят не только от самого участия животного в размножении, но и от размера выводка: самки с большими выводками испытывают большие нагрузки во время беременности и лактации (Deag et al., 1987; Mendl, 1988a; Kenagy et al., 1990; Dwyer, Lawrence, 1998; Millesi et al., 1999; Tardif et al., 2001). Соответственно возникает необходимость оптимального распределения усилий между размножением особи и собственным выживанием, т.е. модификации величины родительского вклада в зависимости от размера выводка (Пианка, 1981; Stearns, 1989).

Согласно Трайверсу (Trivers, 1972), впервые сформулировавшему определение, родительский вклад – это любой вклад родителя в

отдельного потомка, который увеличивает шанс детеныша на выживание, снижая возможности родителя вкладывать в другого потомка. Помимо этого, существует несколько других ключевых терминов, используемых в зарубежной литературе при изучении родительской заботы (Clutton-Brock, 1991; Smiseth et al., 2012):

- *родительская забота (parental care)* – любой признак родителя, который увеличивает приспособленность его потомка и, скорее всего, был выработан и/или существует именно для выполнения этой функции;
- *родительские затраты (parental expenditure)* – любые затраты ресурсов родителя (включая время и энергию) на родительскую заботу об одном или нескольких потомках;
- *родительский вклад (parental investment)* – любой вклад родителя в отдельного потомка, который увеличивает выживаемость потомка и его репродуктивный успех за счет возможности родителя вкладывать в других существующих или будущих потомков;
- *родительское усилие (parental effort)* – объединенные платы приспособленности, которым подвергается родитель из-за производства потомства и заботы о нём в данный биологически значимый период, например, в текущий сезон размножения;
- *родительское влияние (parental effect)* – влияние, которое фенотип родителя оказывает на фенотип потомка, включая рост и выживаемость потомка, не считая прямого воздействия генов, унаследованных от родителей.

Примерно у 90% видов животных с внутренним оплодотворением родительский вклад самок значительно больше такового у самцов (Kleiman, Malcolm, 1981; Gross, 2005; Kokko, Jennions, 2012), поскольку благодаря физиологической связи с потомством, они в гораздо большей степени способны влиять на его судьбу (Kirkpatrick, Lande, 1989).

Беременность и лактация у млекопитающих – очень энергоемкие процессы (Gittleman, Thompson, 1988; Oftedal, Gittleman, 1989), и затраты на выкармливание детенышей обычно растут вместе с размером выводка (Kenagy et al., 1990). В среднем в период беременности расход энергетических ресурсов самки возрастает в 1.5-1.7 раз, а в течение лактации – в зависимости от количества детенышей – до 2.5-3.0 раз при большом выводке (Loveridge, 1986), хотя возможны существенные внутривидовые различия в этих показателях. Родительская забота самки обычно предполагает три потенциальных «платы»: ухудшение выживаемости, замедленное развитие и связанное с этим снижение плодовитости, малая вероятность вторичного спаривания в текущий сезон размножения (Gross, Sargent, 1985). Таким образом, оптимальное распределение ресурсов у самки происходит в двух направлениях: между существующим и будущим потомством, а также между количеством и качеством потомства (Stearns, 1989).

Наиболее часто оцениваемыми параметрами ресурсов являются энергия и время, поскольку они легко объединяются в единый термин «энергия на единицу времени» (Clutton-Brock, 1991). Распределение большей части энергии/времени на родительские обязанности уменьшает долю данных ресурсов, доступных для самосохранения особи и шанса на будущее потомство. Приобретение и распределение энергии, однако, зависит от многих факторов, в связи с чем их измерения крайне затруднительны. Животные могут обеспечивать свое размножение за счет накопленных энергетических запасов («capital breeders», например, многие виды сусликов) или внешних источников энергии, получаемой в период выращивания потомства («income breeders», например, большинство копытных и хищных) (Drent, Daan 1980; Jönsson, 1997; Bonnet et al., 1998). Если у первых репродуктивные платы относительно постоянны во времени и хорошо измеримы (поскольку зависят от

объема накоплений), то у вторых репродуктивные платы мало выражены в периоды обилия корма и существенны в моменты недостатка пищи (Stearns, 1989).

При оценке репродуктивных усилий необходимо рассматривать не только родительское поведение («время»), но и физиологическое состояние особи («энергия»). В последние годы появляется все больше исследований, которые рассматривают физиологические платы родителей (Stearns, 1989; Zera, Harshman, 2001; Harshman, Zera, 2007) не только с точки зрения распределения энергетических ресурсов, но также платы на гормональном уровне (Ketterson, Nolan, 1992, 1999; Sinervo, DeNardo, 1996; Sinervo, 1999; Zera, Cisper, 2001) и активности иммунной системы (Owens, Wilson, 1999; Moshkin et al., 2000).

Незрелорождающие млекопитающие, в т.ч. кошачьи, характеризуются сочетанием короткого периода эмбрионального развития (период беременности) и высокого уровня материнского вклада в постнатальный период (факторы роста плода) (Martin, MacLarnon, 1985). Факторы роста плода определяются в первые несколько дней жизни детенышей за счет среднесуточного прироста массы новорожденных, который оценивается с помощью деления их массы при рождении на продолжительность беременности, и текущего прироста массы в течение лактации (Martin, MacLarnon, 1985; Pontier et al., 1993). Общая масса и темпы роста выводка также являются показателями оценки степени передачи питательных веществ от самки к детенышам (Ofstedal, Gittleman, 1989).

Из теории жизненных циклов следует, что при прочих равных условиях более крупные животные дольше живут, позже начинают размножаться, приносят меньшие выводки и медленнее растут (Oli, 2004; Kraus et al., 2005), что делает изучение их репродуктивной биологии довольно трудоемким процессом. В связи с этим гораздо

больше исследований проводится на рыбах (Gittleman, 1981; Gross, Sargent, 1985; Goodwin et al., 1998; Mank et al., 2005), амфибиях (Crump, 1996; Summers et al., 2006), рептилиях (Lang, 1987; de Fraipont et al., 1996) и птицах (Silver et al., 1985; Wesołowski, 2004; Cockburn, 2006; Varricchio et al., 2008). Среди млекопитающих объектами изучения, как правило, становятся разнообразные грызуны (Бабицкий и др., 2006; Громов, 2013; González-Mariscal et al., 1996; Parent et al., 2005; Vasilieva, Tchabovsky, 2014) или более крупные виды, у которых рассматривается только родительское поведение (Овсянников, 1993; Крученкова, Гольцман, 1994; Чагаева, Найдено, 2012; Higgins et al., 1988; Maehr et al., 1989; Laurenson, 1993; Maestripieri, 1993; Brent et al., 2002; von Keyserlingk, Weary, 2007).

Отряд хищных представляет собой уникальную возможность сравнить разнообразие в использовании энергии в период размножения, поскольку они значительно различаются по таким параметрам, как масса тела самки (0.06-320 кг), масса новорожденных (3-1650 г), средний размер выводка (1-8.8 детенышей), темпы роста детенышей (1.5-161 г/сут) и продолжительность лактации (30-730 сут) (Ofstedal, Gittleman, 1989). При этом масса тела самки напрямую связана со всеми остальными параметрами.

2.2. Материнское поведение млекопитающих

Родительская забота встречается во многих таксонах животного мира, в том числе у беспозвоночных и низших позвоночных, но максимального развития оно достигает у птиц и млекопитающих (Kleiman, Malcolm, 1981). Выполняя универсальные задачи – обеспечение более высокой выживаемости и адаптивности потомков, она является формой родительского вклада (Gross, 2005; Klug et al., 2012).

Материнское поведение принципиально важно для выживания детенышей у абсолютно всех видов млекопитающих. Мать предоставляет детенышам питание, тепло, убежище и защиту. Первый опыт социальных взаимодействий детеныш также получает при общении с матерью, которая затем помогает детенышам интегрироваться в социум, обучает их добывать пищу и защищаться от хищников (Крученкова, 2009; Poindron, 2005). Материнское поведение млекопитающих детально описано у самых разных представителей класса (Крученкова, 2009; Громов, 2013).

Материнскую заботу млекопитающих обычно делят на прямую и косвенную. Если действия направлены на детенышей (кормление, вылизывание и др.), то это прямая забота; а если на другие объекты (строительство гнезда, защита от хищников и др.), заботу называют косвенной (Крученкова, 2009). Материнское поведение проявляется в ряде форм, часть которых является общей для всех видов млекопитающих, а часть – более или менее специфичны и определяются социальной структурой вида, его экологией, а также тем, насколько зрелым рождается детеныш (Крученкова, 2009).

У разных представителей класса млекопитающих детеныши рождаются с разным уровнем моторного и сенсорного развития, а также способностью к самостоятельной терморегуляции, то есть с разной степенью «зрелости». Детеныши могут появляться на свет как полностью беспомощными (грызуны, насекомоядные, хищные и пр.), так и вполне самостоятельными (копытные, ластоногие, некоторые грызуны (в частности, представители семейства *Caviidae*), даманы и др.). В широком диапазоне между незрелыми и зрелыми новорожденными располагается множество «промежуточных» вариантов (Крученкова, 2009). Соответственно, поведение матери, которое должно быть направлено на удовлетворение потребностей новорожденных,

различается в зависимости от степени развитости детенышей при рождении (Gubernick, 1981; Nowak et al., 2000).

У представителей отряда хищных детеныши рождаются незрелыми – с ограниченными сенсорными возможностями, неспособными к активному передвижению, нормальной дефекации и мочеотделению, а также к нормальной терморегуляции (Nowak et al., 2000; Poindron, 2005). В выводке обычно более одного-двух детенышей одновременно (у песцов – до 19 щенков (Овсянников, 1993)). При таком типе материнско-детских отношений самка в период выращивания детенышей оказывается привязанной к месту, где они находятся.

Наиболее важными для детенышей прямыми формами материнской заботы, особенно на ранних этапах онтогенеза, являются кормление и вылизывание, а также время, которое самка проводит в контакте со своим потомством (Крученкова, 2009).

Кормление обычно происходит внутри убежища, особенно на ранних стадиях развития потомства. Достаточно длительное время единственным источником питания детёнышей является материнское молоко, которое кроме энергетической функции обеспечивает иммунологическую защиту новорожденных детёнышей (Hartsock, Graves, 1976; Hayssen, 1993; Nowak et al., 2000). Важнейшими функциями вылизывания являются чистка детёнышей и стимуляция аногенитальной области и области живота у незрелорождающих видов для обеспечения мочеотделения и дефекации (Moore, 1984). Кроме того, вылизывание обеспечивает тактильные контакты самки с потомством.

Время, которое самка проводит с потомством на ранних этапах онтогенеза, принципиально важно для несформированной еще терморегуляции детенышей (Olmstead et al., 1979). Кроме того, проводимое кормящими самками в контакте с детенышами время является устойчивой видоспецифической характеристикой

(Крученкова, 2009; Rosenblatt, Lehrman, 1963; Dwyer, Lawrence, 1998). У всех млекопитающих длительное пребывание самки в убежище служит показателем того, что произошли роды (Eisenberg, 1977). Обычно самка проводит в гнезде очень много времени, особенно в первые дни после родов, так как детёныши еще не способны к самостоятельному существованию. Например, самки крыс (*Rattus norvegicus*) в первую неделю после родов проводят в гнезде около 80% времени (Grota, Ader, 1969). Для самок гепардов (*Acinonyx jubatus*) было показано, что в первые два дня мать оставляет детёнышей менее чем на 1 час, и только на третий день на 2 часа. В дальнейшем, самка покидает убежище в среднем на 9.6 часов в сутки, однако возможно значительное варьирование этого показателя (3.8-27.8 часов) (Laurenson, 1993). Самки пум (*Puma concolor*) при этом удаляются от логова в среднем лишь на 1.3-2.6 км (Maehr et al., 1989). В отношении домашних кошек (*Felis catus*) известно, что самки проводят большую часть времени со своими котятами в течение первых 4-5 недель их жизни, оставляя их только для того, чтобы восстановить собственные силы за счет еды и сохранить возможность продуцировать молоко (Deag et al., 2000).

Однако среди незрелорождающих видов существуют и исключения. У кроликов (*Oryctolagus cuniculus*) для самки характерно ограниченное проявление заботы о потомстве, хотя крольчата рождаются с крайне низкой степенью «зрелости». После рождения выводка мать ограничивается лишь кормлением детёнышей в течение 3-4 минут один раз в сутки (Hudson et al., 1995). Таким образом, жизнеспособность детёнышей, особенно обладающих при рождении низкой степенью «зрелости», сильно зависит от поведения матери в период раннего постнатального онтогенеза.

Поведение самки по отношению к своим детенышам может зависеть от различных факторов: условий окружающей среды

(например, доступность корма для матери) (Schneider, Wade, 1989; Golla et al., 1999; Mumby et al., 2015) или характеристик самого выводка (размер и половой состав) (Moore, 1984; Clark, Galef, 2002; Baum et al., 1996), а также от физиологического состояния самки и ее материнского опыта (т.е. количества уже выращенных выводков) (Bronson, Marsteller, 1985; Bercovitch, 1987; Iverson et al., 1993; Tardif et al., 2001). Так, у домашней кошки показано, что в выводках с одним котенком, взаимодействия между матерью и детёнышем наблюдаются чаще, чем в больших выводках (Mendl, 1988b, 1994; Deag et al., 2000). Кроме того, самки проводят больше времени в убежище и больше времени отдыхают с маленькими выводками, чем с большими (Deag et al., 2000). Известна дифференцировка материнского вклада внутри выводка в зависимости от индивидуальных параметров детёнышей. В частности, было показано различное отношение самки к детёнышам разного пола у крыс и монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) (Moore, 1984; Clark, Galef, 2002).

У ряда грызунов самки, выращивающие маленькие выводки, как и домашние кошки, склонны проводить больше времени в убежище со своими детенышами, чем матери с большими выводками (Grota, Ader, 1969; Priestnall, 1972; Elwood, Broom, 1978). Предполагается, что при определенных условиях увеличение родительской заботы в ответ на маленький размер выводка может быть обосновано функционально, поскольку детеныши могут быть ограничены или лишены (в случае, если детеныш один) социального контакта со сверстниками (Mendl, 1994). В работах на макаках-резусах (*Macaca mulatta*) и домашней кошке также было показано, что недостаток контактов с детенышами того же возраста на ранних этапах онтогенеза может приводить к различным отклонениям в поведении (Spencer-Booth, Hinde, 1969; Guyot et al., 1980). Соответственно увеличение заботы со стороны самки может носить

компенсаторный характер, обеспечивая адекватное развитие детеныша. Кроме того, когда в выводке мало детенышей, перед ними встает проблема терморегуляции. В этой ситуации адекватным ответом со стороны матери будет увеличение времени, которое она проводит в контакте со своим выводком. Помимо «компенсаторных действий» также вероятно, что увеличение заботы (в т.ч. кормления) о маленьких выводках может приводить к выращиванию детенышей «более высокого качества», чья репродуктивная ценность существенно выше, чем у детенышей из больших выводков (Mendl, 1994).

Способность матери проявлять заботу о потомстве также зависит от ее материнского опыта. Самки, размножающиеся впервые, независимо от возраста, в котором они рожают, как правило, имеют более маленькие выводки, и среди их детенышей уровень смертности зачастую более высокий, особенно у домашней кошки (Deag et al., 2000). Однако для евразийской рыси подобная тенденция не была подтверждена (Найденко, Ерофеева, 2004). Существуют индивидуальные различия в материнском поведении самок, например, относительно кормления детенышей молоком сразу после родов: насколько удобную для детенышей позу принимает самка в ответ на их вокализацию и после обнюхивания потомства (Deag et al., 2000). Возможно, это объясняется сочетанием различных факторов, воздействующих на самку в этот период (размер выводка, физиологическое состояние самки, материнский опыт), а также различиями в темпераменте и врожденной индивидуальностью животных. Характер материнского поведения в определенной степени также ограничивается физиологическим состоянием самки и ее потребностями для того, чтобы выжить. Проявляя излишнюю заботу о потомстве, она рискует сократить продолжительность своей жизни и собственный репродуктивный успех. Такой подход лежит в основе

понимания взаимосвязи между материнским поведением, ростом детенышей и их смертностью (Deag et al., 2000).

Поскольку взаимодействия между матерью и потомством представляют собой первый социальный опыт детенышей, они могут существенно влиять на их развитие (Mateo, 2009, 2014). Согласно многим исследованиям, поведение самки, выращивающей детеныша, имеет большее значение, чем генетическая связь между ними (Амстиславский, 2006; Bardi, Huffman, 2002; Bardi et al., 2005; Parent et al., 2005). У некоторых видов млекопитающих, живущих группами, иерархическое положение матери может наследоваться ее потомством, тем самым определяя социальный статус детеныша во взрослом состоянии (East et al., 2009; Maestripieri, 2009). Самка может также оказывать существенное влияние на приобретение детенышем навыков поведения выживания таких, как стратегии защиты от хищника и мастерство охоты (Caro, 1980; Mateo, 2009), предпочтения в пище (Mirza, Provenza, 1992) и выбор полового партнера (Kendrick et al., 1998). Таким образом, материнское поведение необходимо для формирования целого комплекса поведенческих признаков и реакций на изменения окружающей среды у детенышей.

2.3. Онтогенез поведения у млекопитающих

Будучи первым и самым ранним социальным фактором, действующим на детеныша, взаимодействия с матерью играют ключевую роль в эволюции онтогенеза млекопитающих (Крученкова, 2009; Maestripieri, Mateo, 2009). Однако по мере роста детеныши одного выводка все более активно взаимодействуют между собой, формируя постепенно иерархическую структуру собственной группы (Hudson, Trillmich, 2008), и тем самым представляют друг для друга важнейший социальный фактор (Hudson et al., 2011). Параллельно с этим в жизни

детенышей происходят такие немаловажные события, как снижение материнской заботы и постепенный переход с молочного вскармливания на питание твердым кормом (Чагаева, Найдено, 2012; Акишина и др., 2014; Hudson, Altbäcker, 1994; Deag et al., 2000). Оба этих процесса могут оказывать существенное влияние на поведенческое и физиологическое развитие детенышей и приводить к снижению темпов роста (Naidenko, 2006; Rödel et al., 2008; Yerga et al., 2014) и активности иммунной системы (Ross et al., 1993; Toman et al., 2002; Jeklova et al., 2007; Keogh et al., 2010; Prager et al., 2010).

Наличие самки и доступ к молоку оказывают существенное влияние на развитие социальных взаимодействий между детенышами (Bateson, Young, 1981; Martin, Bateson, 1985; Janus, 1987; Bateson et al., 1990). Наибольшее значение в онтогенезе имеют конкурентные (Drummond, 2006; Hudson, Trillmich, 2008) и игровые (Naidenko, 2001; Spinka et al., 2001) взаимодействия. Опыт социальной игры необязателен для приобретения видоспецифичных социально-коммуникативных навыков детеныша (Baldwin, Baldwin, 1973). Тем не менее, наличие такого опыта приводит к увеличению гибкости индивидуального поведенческого репертуара (Miller, 1973), а также к более тонкому восприятию социальных сигналов, на которые животное может соответствующим образом реагировать (Baldwin, Baldwin, 1973).

Одна из важнейших функций социальной игры – приобретение социальных навыков и опыта, необходимых животным, как в будущем, так и в период раннего онтогенеза (Bekoff, 1974, 2001). Игра помогает устанавливать дружелюбные взаимоотношения внутри выводка, тем самым способствуя социальному сплочению детенышей (West, 1974), в то время как агрессия служит для формирования устойчивой иерархии в выводке и «тренирует» способности детенышей к конкуренции (Drea et al., 1996). Социальная игра важна также в формировании и сохранении

взаимоотношений между животными, которые в дальнейшем будут взаимодействовать друг с другом (Bekoff, 1974). С ее помощью животное может оценить силу, возможности и слабости своего противника, а также продемонстрировать и проверить свои собственные навыки (Thompson, 1996). В тренировке различных навыков используются разные типы игровых взаимодействий. Сходство элементов социальной игры (в первую очередь, борьбы) с поведением во время конкурентных взаимодействий обеспечивает животным приобретение навыков, необходимых для выживания и достижения репродуктивного успеха (Caro, 1981; Thompson, 1996; de Oliveira et al., 2003).

Проявление различных элементов игры также существенно меняется с возрастом животных (Mendoza, Ramirez, 1987; Gomendio, 1988; Feddersen-Petersen, 1991; Harcourt, 1991) и может отражать развитие разных типов поведения, адаптивных именно в момент развития (West, 1974; Burghardt, 2005). Например, у гепардов локомоторная игра достигает пика до социальной игры и игры с предметом, что объясняется необходимостью убегать от хищников именно в этот период максимальной уязвимости детенышей (Caro, 1995).

Таким образом, несмотря на существование различных теорий о функциональном значении и социальных аспектах игры, важность данного типа поведения для выживания и нормального развития детенышей млекопитающих несомненна. Взаимодействия между матерью и потомством на сегодняшний день также рассматривают главным образом с точки зрения развития детенышей: какие преимущества они получают, благодаря наличию материнской заботы. Однако состояние самки в этот период, как правило, не учитывается, т.е. остается неясным, какие усилия ей необходимо предпринимать, чтобы

обеспечивать материнскую заботу, и каковы ее затраты в связи с этим на разных этапах выращивания потомства.

2.4. Изменения гормонального статуса и массы тела самок в период беременности и лактации

Предоставляемый уровень родительской заботы отражает баланс между затратами на ее осуществление и преимуществами, получаемыми в данных условиях. Чтобы достичь подобного равновесия, организм развивает систему контроля, которая переводит окружающие сигналы, полученные органами чувств, в нейроэндокринные, оказывая тем самым влияние на физиологические процессы и поведение (Harshman, Zera, 2007; Hau, Wingfield, 2011).

В классических работах физиологические затраты, как правило, рассматриваются с точки зрения потери таких ограниченных ресурсов, как энергия и питательные вещества. Используя различные методики, расход ресурсов принято оценивать с помощью измерения энергетических затрат (потребление кислорода, уровень метаболизма, дважды меченая вода и т.д., Speakman et al., 2001). Возрастание энергетических затрат в период родительской заботы особенно важно для животных, которые получают энергию параллельно с выращиванием потомства (income breeders) (Houston et al., 2007). Поскольку большинство организмов накапливают энергию в собственных телах, изменения в общей массе тела можно также использовать как метод оценки энергетических потерь в период беременности и лактации (Speakman et al., 2001).

Беременность является физиологическим состоянием, которое характеризуется повышением метаболической активности в материнском организме. Характерное увеличение массы тела связано отчасти с ростом матки и плода, а отчасти с накоплением в теле матери

жидкости и запасов липидов, а также с ростом определенных органов, таких как печень и молочные железы. Накопление воды, белков и жиров в организме матери при беременности регулируется гормонами. Таким образом, увеличение массы тела матери при беременности нельзя рассматривать как простое накопление избыточных резервов, благодаря которым материнский организм способен обеспечивать непрерывно возрастающие потребности плода и подготовиться к ожидаемым потребностям новорожденного: оно является также следствием физиологических приспособлений беременности, контролируемых изменением гормонального баланса (Остин, Шорт, 1987).

Истощение энергетических запасов в период родительской заботы может приводить к физиологическому стрессу (Klug et al., 2012). Наиболее анализируемым показателем физиологического стресса у позвоночных является уровень глюкокортикоидов (кортизол и/или кортикостерон) в крови (McEwen, Wingfield, 2003; Hau et al., 2010). Изменения в уровне глюкокортикоидов также отмечаются при увеличении нагрузок на организм и необходимости мобилизации внутренних ресурсов (Brunton et al., 2008; Barcellos et al., 2010). Уровень глюкокортикоидов служит хорошим показателем интенсивности обмена в организме (Vegiopoulos, Herzig, 2007; Hau et al., 2010; Rivers et al., 2012). Эксперименты на птицах и рыбах подтвердили, что увеличение уровня глюкокортикоидов может быть следствием родительских усилий (Magee et al., 2006; Golet et al., 2004). Кроме того, была показана взаимосвязь концентрации кортикостерона/кортизола и интенсивности материнского поведения у самок крыс и макаков-резусов (Francis, Meaney, 1999; Rees et al., 2004, 2006; Maestripieri et al., 2008; Slattey, Neumann, 2008).

Система гипоталамус-гипофиз-гонады (ГГГС) может способствовать выбросу половых стероидных гормонов, стимулирующих половое поведение при чрезмерных затратах на выращивание потомства и выполняющих роль трейд-оффа между временем, которое посвящается родительской заботе, и временем для альтернативных возможностей размножения в текущий сезон (Alonso-Alvarez, Velando, 2012). У самок млекопитающих изменение уровня стероидных гормонов рассматривается в основном в период беременности и родов (Крученкова, 2009; Громов, 2013; Levy, Fleming, 2006). Особое внимание уделяется эстроген-прогестероновому сдвигу перед родами (Moltz et al., 1970; Numan, Insel, 2003). Вместе с тем, изменение концентрации стероидных гормонов в период лактации остается практически не описанным в литературе.

Эстрадиол обычно рассматривается как гормон, позитивно коррелирующий с проявлением материнского поведения у млекопитающих (Bridges, 1984; Shipka, Ford, 1991), в то время как прогестерон, наоборот, может подавлять проявление заботы о потомстве (Bridges, Ronsheim, 1990; Numan, Insel, 2003). Беременность сопровождается значительным ростом концентрации прогестерона в крови, обеспечивающим как общее, так и локальное подавление иммунитета, что является одним из условий успешной имплантации и последующего развития эмбрионов, отличающихся иммуногенетически от материнского организма (Munroe, 1971; Clemens et al., 1979; Siiteri, Stites, 1982). У многоплодных млекопитающих концентрация прогестерона в крови беременных самок, как правило, положительно коррелирует с размером выводка (Евсиков и др., 1991; Michael et al., 1975; Barkley et al., 1979), что позволяет ожидать более значительного подавления иммунитета у высокоплодовитых самок. Считается также, что прогестерон играет важную роль в увеличении массы тела самки

при беременности, однако механизм действия остается неясным (Остин, Шорт, 1987). Для рода рысей (*Lynx Kerr*, 1792) показан крайне высокий уровень прогестерона у самок в период лактации, и продолжительная активность желтых тел после родов рассматривается как механизм, препятствующий наступлению последующего эструса и определяющий размножение рысей один раз в год (Göritz et al., 2009; Dehnhard et al., 2010).

Известно, что тестостерон оказывает ингибирующее действие на проявление родительского поведения у самцов целого ряда млекопитающих (Громов, Вознесенская, 2009, 2010; Wingfield et al., 1990; Clark, Galef, 2000; Nunes et al., 2000; McGlothlin et al., 2007), однако его влияние на материнское поведение самок слабо изучено. Существуют лишь единичные работы по взаимосвязи уровня тестостерона в период беременности и материнского поведения млекопитающих (Fuller et al., 1970; Bridges, Russel, 1981; González-Mariscal et al., 1994), в том числе и для кошачьих (Чагаева, 2012). В последнем исследовании было показано, что уровень тестостерона в сыворотке крови самок в 15 дней беременности отрицательно коррелирует с интенсивностью материнского поведения самок в первый месяц лактации.

Таким образом, гормональный статус самок является одним из важных факторов, определяющих проявление материнского поведения. И хотя данная область биологии млекопитающих является одной из самых активно изучаемых, остается по-прежнему неясным, как стероидные гормоны регулируют интенсивность родительской заботы, особенно при наличии выводков разного размера.

2.5. Активность иммунной системы самок в период беременности и лактации

Родительская забота может приводить к существенному подавлению иммунитета, преимущественно вследствие других

физиологических затрат (Мошкин и др., 2003; Hamilton, Zuk, 1982; Klug et al., 2012). У позвоночных активность иммунной системы часто снижается в результате высоких энергетических затрат, снижения концентрации питательных микроэлементов, стресса и увеличения уровня глюкокортикоидов и окислительного стресса (French et al., 2007; McCallum, Trauth, 2007). Подавление иммунитета также связано с имплантацией и беременностью у млекопитающих (Lloyd, 1983; Schuurs, Verweul, 1990; Medina et al., 1993).

Основные доказательства взаимозависимости между репродуктивным успехом и подверженностью патогенам были получены при изучении птиц (Oppliger et al., 1996; Ots, Horak, 1996; Wiehn et al., 1997), а также выявлены в популяции диких кроликов и пятнистых гиен (*Crocuta crocuta*), в которой беременные и лактирующие самки в большей степени были заражены паразитами по сравнению с самками, не участвующими в размножении (Molina et al., 1999; East et al., 2015).

Сниженная активность иммунной системы может быть связана с гормональными изменениями, сопровождающими размножение (Bradley et al., 1980; Grossman, 1984; Homo-Delarche et al., 1991; Olsen, Kovacs, 1996), или с перераспределением ресурсов, которые используются для поддержания размножения (Deerenberg et al., 1996; Jones et al., 2011). Экспериментально показано, что даже увеличение физической (локомоторной) активности, связанной с родительскими усилиями, негативно влияет на реактивность антител родителей (Deerenberg et al., 1997).

Повышение уровня глюкокортикоидов связано, как правило, с высокими потребностями обмена веществ (Wingfield, 1984), метаболическим стрессом (Siegel, 1980) и истощением иммунной системы (Munck, Guyre, 1991; Marsh, 1992). Высокие концентрации

кортизола существенно подавляют иммунитет при различных условиях (Dhabhar, McEwen, 1999; Berger et al., 2005; Martin et al., 2005).

Активность иммунной системы также регулируют высокие концентрации тестостерона и эстрадиола, причем воздействие стероидных гормонов может иметь разнонаправленное влияние (Casto et al., 2000; Duffy et al., 2000; Bilbo, Nelson, 2001; Hughes, Randolph, 2001; McMurray, 2001). Снижение резистентности к различным патогенам взрослых самок может быть обусловлено негативным влиянием женских половых гормонов на механизмы врожденного иммунитета через подавление активности естественных клеток-киллеров и макрофагов, а также снижение цитокинового ответа на заражение (Pung, Luster, 1986; Roberts et al., 1996).

Иммуносупрессивный эффект тестостерона, хорошо известный для млекопитающих (Grossman, 1985; Furman et al., 2014), был показан и для других групп позвоночных. Введение тестостерона ящерицам (*Chalcides ocellatus*) приводило к уменьшению числа лимфоидных клеток крови и снижению гуморального иммунного ответа на антигенную стимуляцию (Saad et al., 1990). И хотя тестостерон обычно считается мужским гормоном, изменения в его уровне оказывают влияние на функционирование иммунной защиты и у самок (Ketterson et al. 2005; Zysling et al., 2006). Тестостерон может приводить к подавлению активности иммунной системы или прямо – воздействуя непосредственно на иммунные клетки, или косвенно – истощая ресурсы иммунной системы (Wedekind, Folstad, 1994).

Физиологические изменения, которые происходят в организме в период размножения (например, повышение концентрации половых стероидных гормонов), напрямую регулируют иммунную функцию, находясь в постоянной взаимосвязи между репродуктивной и иммунной системами (French et al., 2007). Гипотеза «облигатной регуляции»

предполагает, что у всех репродуктивно активных особей будет снижен иммунитет, в то время как гипотеза «факультативной регуляции» говорит о том, что подавление иммунитета будет происходить только при условии ограниченного доступа к ресурсам (French et al., 2007). Если ресурсов достаточно, самка способна обеспечивать необходимой энергией и размножение, и поддержание иммунной функции с помощью более интенсивного потребления пищи. В таких условиях возможно успешное выращивание большего количества детенышей. Однако в связи с этим иногда невозможно разделить влияние повышенных концентраций половых стероидов и ограниченных ресурсов на активность иммунной системы (French et al., 2007).

Подавление иммунной системы у самок наиболее отчетливо проявляется в период беременности и лактации, что обусловлено прежде всего огромными энергетическими затратами на вынашивание и выкармливание потомства (Stefanski et al., 2005; Graham et al., 2010). Существенный вклад в перераспределение ресурсов в пользу размножения вносит прогестерон, концентрация которого возрастает в период беременности, особенно при большом числе эмбрионов (Евсиков и др., 1991).

Более значительного подавления иммунитета можно ожидать у высокоплодовитых особей (Мошкин и др., 2003). Так, у самок полевых мышей и полевок рода *Clethrionomys* величина гуморального иммунного ответа на введение чужеродных антигенов (эритроцитов барана) снижалась во время беременности, и это снижение было тем значительнее, чем больше был размер выводка (Лохмиллер, Мошкин, 1999; Deerenberg et al., 1996). Таким образом, эндокринные механизмы беременности обеспечивают обратную зависимость между плодовитостью и иммунореактивностью. Затраты, связанные с защитой от патогенов, отражаются на реализации репродуктивного потенциала

самок. Животные, выращенные в стерильных условиях, характеризуются большей фактической плодовитостью по сравнению с особями, выращенными в обычных условиях (Lochmiller, Deerenberg, 2000). Роль затрат на образование антител в конкуренции за ресурсы между размножением и защитой от инфекций иллюстрируют исследования, выполненные на европейских скворцах (*Sturnus vulgaris*) (Williams, 1999). Сразу после откладки яиц самкам вводили эритроциты барана и одновременно сокращали размер кладки. Оказалось, что количество дополнительно отложенных яиц отрицательно коррелирует с силой иммунного ответа.

У млекопитающих количественный анализ состояния иммунной системы, помимо измерения количества антител, обычно включает также подсчет общего числа лейкоцитов и определение соотношения различных их типов (нейтрофилы, лимфоциты, моноциты, эозинофилы) (Nunn et al., 2003). Нейтрофилы и моноциты отвечают за врожденный иммунитет, в то время как лимфоциты – за приобретенный иммунитет и распознавание паразитов и патогенов (Thrall et al., 2012). Нейтрофилы являются основными фагоцитарными лейкоцитами и распространяются в циркулирующей крови в ответ на инфекции, воспаление и стресс (Campbell, 1995; Harmon, 1998; Thrall et al., 2012). Лимфоциты выполняют различные иммунные функции, в том числе производство иммуноглобулинов и модуляция иммунной защиты (Campbell, 1995). Около 20% лейкоцитов представляют собой эозинофилы, моноциты и базофилы (Thrall et al., 2012). Эозинофилы связаны с процессами воспаления и защитой против макропаразитов, например, гельминтов (Maxwell, 1987; Kiesecker, 2002). Моноциты являются долгоживущими фагоцитарными клетками, которые связаны с защитой от инфекций и бактерий (Campbell, 1995; Davis, Cook, Altizer, 2004). Функции базофилов до сих пор не ясны, однако предполагается, что они участвуют в

регуляции процессов свертываемости крови и проницаемости сосудов, а также связаны с воспалением (Бажибина и др., 2005; Campbell, 1995; Thrall et al., 2012).

Показано, что существует сильная связь между общим числом лейкоцитов и различными поведенческими и экологическими характеристиками у хищных млекопитающих (Nunn et al., 2003). Такие показатели, как размер тела, степень социальности, жизненная история и система спариваний (промискуитет/моногамия) коррелируют с количеством лейкоцитов, а масса тела – с количеством нейтрофилов (Nunn et al., 2003).

Подсчет количества лейкоцитов (лейкоцитарной формулы) на мазках крови считается доступным способом измерения стресса у животных, поскольку в зоологических исследованиях описана связь между лейкоцитарной формулой и уровнем глюкокортикоидов (Davis et al., 2008). Эти гормоны активируют увеличение количества нейтрофилов и уменьшение количества лимфоцитов в крови, поэтому повышенное соотношение нейтрофилов к лимфоцитам на мазках крови часто свидетельствует о высокой концентрации глюкокортикоидов (Davis et al., 2008).

Исследования сельскохозяйственных и лабораторных животных, а также человека показали, что после введения кортизола или синтетических глюкокортикоидов (гидрокортизон, дексаметазон, преднизолон) происходит заметное увеличение абсолютного числа лейкоцитов в течение 1-2 часов (Dougherty, White, 1944; Gordon, 1955; Dhabhar et al., 1995). Эти агенты провоцируют нейтрофилию или лимфопению, или оба явления одновременно у крупного рогатого скота (Anderson, Watson, Colditz, 1999), лошадей (Burguez et al., 1983), дельфинов-бутылконосов (Reidarson, McBain, 1999), крыс (Cox, Ford, 1982), мышей (van Dijk et al., 1979), морских свинок (Fauci, 1975) и

человека (Fauci, Dale, 1974; Dale et al., 1975). Подобные опыты также были проведены с использованием адренокортикотропного гормона (АКТГ) и его синтетического аналога, который стимулирует выброс глюкокортикоидов из надпочечников. Воздействие АКТГ увеличивало соотношение нейтрофилов и лимфоцитов у свиней (Bilandžić et al., 2006) и лошадей (Rossdale et al., 1982), вероятно, благодаря эффекту секреции глюкокортикоидов.

Кроме того, существуют многочисленные исследования 1950-х гг., выполненные на грызунах и человеке, в которых индикатором стресса служит количество эозинофилов: их число в крови снижается под воздействием глюкокортикоидов (Dreyfuss, Feldman, 1952; Louch et al., 1953; Panzenhagen, Speirs, 1953; Uhrbrand, 1958). В современных работах этот показатель, как правило, не учитывается, хотя было показано уменьшение количества эозинофилов в ответ на стресс-гормоны у рыб и амфибий (Wojtaszek et al., 2002; Belden, Kiesecker, 2005).

Поскольку беременность и лактация связаны с большими энергетическими затратами, что может приводить к физиологическому стрессу и увеличению уровня глюкокортикоидов, активность иммунной системы самок должна существенно изменяться, что отражается не только в количестве антител, но и на картине крови.

Физиологическое состояние самки в период размножения впоследствии оказывает значительное влияние на развитие иммунной системы детенышей, что сказывается и на показателях их крови (Prager et al., 2010). Иммунная защита потомства подвергается материнскому воздействию с помощью передачи от матери к детенышам компонентов иммунной системы как внутриутробно через плаценту, так и после рождения с молоком (Zhou et al., 2000; Baintner, 2007). В молочных железах имеются плазматические клетки, которые синтезируют иммуноглобулины класса G (IgG) – преобладающего класса антител,

контролирующих широкий спектр патогенов, а также иммуноглобулины класса А (IgA) (le Jan, 1993, Sheoran et al., 2000; Baintner, 2007). Помимо них молоко и молозиво содержат ряд веществ, обладающих бактерицидным действием, таких как лизоцим, лактоферрин и лактопероксидазная система (Остин, Шорт, 1987).

Пассивная передача антител от самки к новорожденным обеспечивает им защиту от инфекций до того, как сформируется их собственная иммунная система (Simpson-Morgan, Smeaton, 1972). Способность к естественному всасыванию иммуноглобулинов молозива быстро снижается и практически прекращается в течение 24 часов после родов (Casal et al., 1996), что сопровождается уменьшением концентрации иммуноглобулинов при смене молозива молоком в первые 3 дня лактации (le Jan, 1993; Sheoran et al., 2000; Claus et al., 2006). Таким образом, количество полученных детенышем антител полностью зависит от качества и количества молозива, а также времени, в течение которого он может его получить от самки, пока она находится рядом с потомством.

2.6. Характеристика объектов исследования

Семейство кошачьих (Felidae) в настоящий момент насчитывает 39 видов, включая домашнюю кошку (Nowell, Jackson, 1996; Wilting et al., 2007; Trigo et al., 2013), и является наиболее специализированной группой в отряде хищных млекопитающих (Гептнер, Слудский, 1972; Kleiman, Eisenberg, 1973). Большинство диких кошачьих ведут одиночный образ жизни, за исключением льва (*Panthera leo*) (Bertram, 1975), гепарда (Eaton, 1970) и домашней кошки (Panaman, 1981). У остальных видов социальные группы, как правило, формируют только взрослые особи в период размножения и самки с детенышами.

2.6.1. Домашняя кошка

Домашняя кошка – наиболее широко распространенный представитель семейства кошачьих на Земле, населяющий практически все типы биотопов, встречающийся и за полярным кругом, и в пустынных районах планеты. Плотность популяций может превышать 2000 особей/км² при доступности пищевых ресурсов (Liberg et al., 2000). Средний размер участка обитания самки варьирует от 0.27-0.29 до 170 га в зависимости от количества и распределения корма, а средний размер участка самца составляет 80-380 га в соответствии с его социальным статусом (Liberg et al., 2000).

Будучи одним из немногих представителей семейства, ведущих социальный образ жизни, домашние кошки формируют колонии, внутри которых преобладают дружелюбные взаимоотношения между членами группы (Crowell-Davis et al., 2004). В зависимости от плотности группировки может изменяться не только социальная структура (Natoli et al., 2001), но и индивидуальные стратегии особей (Pontier et al., 2000). Так, при сравнении двух сходных по размеру и параметрам выживаемости популяций оказалось, что наибольшее значение имеет система спариваний (Kaeuffer et al., 2004). В городской колонии, состоящей из множества самцов и самок (multimale-multifemale group), которые поддерживали между собой дружелюбные взаимоотношения, высокий репродуктивный успех достигался за счет промискуитетной системы спариваний (Say et al., 2001). В сельской колонии кошки вели одиночный образ жизни или формировали маленькие группы, самцы были агрессивны и монополизировали доступ к рецептивным самкам, т.е. системой спаривания являлась полигиния, которая приводила к меньшему репродуктивному успеху животных (Say et al., 1999).

Иерархические взаимоотношения внутри социальной группы домашних кошек во многом зависят от доступа к пищевым ресурсам.

Взрослые самки с потомством формируют ядро группы, занимая доминирующие позиции в пределах кормовой территории. Самцы доминируют в социальных взаимодействиях, не связанных с пищей. При этом котята в возрасте 4-6 месяцев едят первыми значительно чаще взрослых особей, что свидетельствует о большом уровне толерантности по отношению к ним (Bonanni et al., 2007).

Успех домашней кошки как вида во многом определяется не только ее социальной пластичностью, но и интенсивным размножением (по сравнению с другими кошачьими и хищными в целом) – до 3-х раз в году при размере выводка до 8 котят (Liberg, 1983; Deag et al., 1987; Turner, 2014). В северных широтах начало эстрального цикла самок приходится на период с февраля по апрель с последующим повтором в июле-августе. Если во время первого эструса не произошло оплодотворение, через 2-3 недели течка может повториться. Для овуляции необходимо спаривание с самцом и стимуляция влагалища во время спаривания (индуцированный тип овуляции), как и у большинства кошачьих (Brown, 2006). Половое поведение самок домашней кошки неоднократно описывалось ранее (например, Michael, 1961), и считается, что ухаживание и спаривание состоят из довольно стереотипных, привлекающих внимание партнера действий. Частота спариваний у кошек достаточно высокая – 15-20 раз за сутки в течение 4-5 дней эструса (Yamane, 1998; Ishida et al., 2001). Каждый день за самкой может ухаживать до 20 самцов (16 постоянных), и спаривается она при этом с 3-9 из них (Liberg et al., 2000; Natoli et al., 2000; Ishida et al., 2001), так что в одном выводке могут быть котята от 5 самцов (Say et al., 1999). Тем не менее, домашние кошки крайне избирательны в выборе партнеров и контролируют отцовство своих детенышей с учетом таких факторов, как возраст, масса тела и продолжительность эструса самок, а также количество партнеров и степень родства с ними (Ishida et al., 2001).

Самцы могут спариваться с 1-9 самками за весь период размножения (Yamane, 1998), причем их репродуктивный успех напрямую связан с синхронизацией эстрального цикла у самок. Самцы, особенно доминантные, в четыре раза успешнее, когда самки приходят в эструс не одновременно (Say et al., 2001).

Социальный образ жизни домашних кошек способствует их уязвимости по отношению к различным заболеваниям (Macdonald et al., 2000). В сезон размножения с учетом превалирующей промискуитетной системы спариваний пресс паразитов становится сильнее, что согласуется с теорией иммунного гандикапа (Moshkin et al., 2000).

Самки становятся половозрелыми в возрасте 7-12 месяцев, а самцы – в 9-12 месяцев. Продолжительность беременности составляет, как правило, 63-66 дней (Nemmer, 1980). Когда время родов приближается, самка становится менее активной, часто вылизывает живот в области молочных желез и сосков для последующего облегчения их поиска детенышам. Желудочно-кишечный тракт новорожденных крайне восприимчив к бактериям, так что впоследствии чистка этих мест и обработка антибактериальной слюной также помогает избежать болезней детенышей (Hart, Hart, 2014). В норме роды у домашних кошек продолжаются 30-60 минут, от начала схваток до появления детеныша проходит от нескольких секунд до часа (Schneirla et al., 1963). После того, как новорожденный проходит родовый канал, самка съедает плодные оболочки и начинает интенсивно вылизывать котенка, чтобы стимулировать дыхание.

Взаимоотношения самки и детенышей крайне важны для развития последних, поскольку котята относительно медленно растут и сильно зависят от материнской заботы в течение длительного периода (Deag et al., 2000). Потребление молозива и молока с целью пассивной передачи материнских антител способствует снижению возможности

инфекционных заболеваний у новорожденных. Больше всего риску подвержены маленькие и слабые, осиротевшие или отвергнутые самками котята, а также котята из больших выводков и те, у чьих самок пропало молоко в день родов (Claus et al., 2006).

В выводке обычно рождается от 3 до 6 котят, реже 1-2 или 7-8, размером около 12 см и весом 90-110 г. Котята рождаются глухими и слепыми, однако с хорошо развитым тактильным чувством и вестибулярной системой. В течение первых двух недель жизни окружающий мир детеныша складывается из тепловых, тактильных и обонятельных стимулов (Bateson, 2014). Несмотря на то, что даже однодневные котята могут определять температурный градиент и двигаться к источнику тепла, способность к самостоятельной терморегуляции относительно развивается только к возрасту трех недель (Jensen et al., 1980), а уровня, характерного для взрослого животного, достигает только на седьмой неделе жизни (Olmstead et al., 1979). Обоняние играет центральную роль в поиске сосков самки: новорожденные котята успешно находят дорогу к ним и начинают сосать в течение нескольких минут после родов (Raihani et al., 2009). Слуховые проходы у котят открываются не раньше, чем на 5-й день жизни, а ориентация по естественным звукам наблюдается только к двухнедельному возрасту, достигая полного развития слуха к 4 неделям (Olmstead, Villablanca, 1980). Зрительная система развивается последней. Глаза у котят открываются примерно в 7-10 дней, хотя могут и в интервале от 2 до 16 дней (Villablanca, Olmstead, 1979). Когда глаза начинают открываться, обычно проходит еще 2-3 дня, прежде чем это произойдет полностью (Braastad, Heggelund, 1984). Однако ориентироваться по визуальным сигналам котята начинают только на третьей неделе жизни (Bateson, 2014).

В течение первых трех недель самка интенсивно вылизывает котят. Приводя в порядок шерсть детенышей, она тем самым удаляет эктопаразитов, таких как блохи, куколки которых могут содержаться в подстилке гнезда (Eckstein, Hart, 2000). Глазные инфекции у детенышей, например, конъюнктивит, могут также контролироваться материнским аллогруммингом за счет обработки антибактериальной слюной. Вылизывание аногенитальной области у новорожденных способствует дефекации и уринации (Bateson, 2014).

Поскольку сосание у новорожденных обычно начинается почти сразу после рождения, следующие 12 часов самка, как правило, находится с котятами (Bateson, 2014). Первые 2-3 дня она проводит довольно много времени со своим выводком, покидая его ненадолго, чтобы восстановить силы. По мере взросления детенышей эти перерывы становятся более частыми и продолжительными. При этом количество времени, которое самка посвящает кормлению своих котят, зависит от размера выводка и составляет около 70% ее времени, если выводок большой (например, 6 котят) (Hart, Hart, 2014).

В течение первых двух недель после рождения котят практически неподвижны и полностью зависят от питания материнским молоком. Периоды сосания инициируются самкой, которая принимает наиболее удобную в плане доступности сосков позу и вылизывает детенышей, провоцируя их тем самым на сосание (Martin, 1986; Deag et al., 2000). Некоторые котята предпочитают все время одну и ту же пару сосков, в то время как другие в этом же выводке не имеют подобных привязанностей (Hudson et al., 2009). На третьей неделе жизни котята становятся более подвижными, и сами активно инициируют попытки сосания. В возрасте примерно одного месяца детеныши переходят на питание твердой пищей, и хотя самка продолжает кормить детенышей молоком, она начинает активно препятствовать их попыткам сосания,

блокируя доступ к соскам или уходя от котят (Martin, 1986; Deag et al., 2000). В условиях свободного проживания самки начинают приносить котят добычу примерно в этом же возрасте, и они могут начать убивать мышей уже на пятой неделе жизни (Baerends-van Rooy, Baerends, 1979). Пока длится период отъема (отлучения), котята все чаще сами иницируют сосание (Schneirla et al., 1963; Deag et al., 2000). Кормление детенышей молоком прекращается практически полностью к одиннадцатой неделе жизни котят, однако отдельные случаи кормления отмечаются и после этого, особенно, если у матери только один котенок (Leyhausen, 1979).

Отъем (отлучение детенышей) у домашней кошки характеризуется постепенным уменьшением материнской заботы, вплоть до полного отказа самки от детенышей. Это период, в течение которого уровень родительского вклада падает довольно резко. При неблагоприятных условиях самки могут сокращать вклад в потомство, ускоряя отъем, чтобы сохранить силы для будущего размножения (Bateson, 1994). Однако существует также и другая тенденция: самки с большими выводками при недостатке пищи могут кормить котят дольше, чтобы они могли достигнуть минимальных размеров и массы, при которых могут стать самостоятельными. В этих случаях ради собственного выживания следующее размножение отодвигается на более поздний срок (Hart, Hart, 2014).

Вместе с тем, физиологическое состояние домашних кошек в течение лактации и его изменения по мере взросления детенышей описано не было, прослежена была лишь динамика массы тела кормящих самок (Deag et al., 1987). Изменения уровня стероидных гормонов были описаны для домашней кошки в период беременности (Swanson et al., 1995), а также в ходе годового цикла (Павлова и др., 2014).

2.6.2. Евразийская рысь

Евразийская рысь – вид с самым большим ареалом обитания среди диких кошачьих, по размерам он уступает только ареалу домашней кошки (Nowell, Jackson, 1996). Современный ареал простирается от Атлантики до Тихого океана и от северных морей до южной окраины высокогорья Тибета (Матюшкин, Вайсфельд, 2003). Взрослые особи имеют индивидуальные участки, размер которых в среднем около 100-250 км² у самцов и 70-170 км² у самок с детенышами (Желтухин, 1984; Найденко, 2005). Обычно на участок обитания самца накладывается 1-3 участка самок, степень их перекрывания может достигать 86% (Jedrzejewski et al., 1996). В зависимости от сезона размеры участков изменяются, увеличиваясь на 40-90% перед сезоном размножения у самцов и уменьшаясь почти вдвое весной-летом по сравнению с осенне-зимним периодом у самок (Schmidt et al., 1997). Размер участка и характер распределения в пространстве самцов зависит от распределения самок, которое, в свою очередь, зависит от факторов, связанных с питанием (Schmidt et al., 1997). Самки с рысятами концентрируют свои перемещения на меньшем, чем обычно участке (Jedrzejewski et al., 2002) и используют минимальную территорию, способную обеспечить детенышей достаточным количеством еды (Schmidt et al., 1997).

Рыси ведут одиночный образ жизни, размножаются один раз в году и имеют узко очерченный временными рамками период гона. Им также присуща промискуитетная система спариваний и индуцированный тип овуляции (Найденко, Ерофеева, 2004). Самки достигают половозрелости в возрасте 1 год 10 месяцев, самцы – в 2 года 10 месяцев (Найденко, Ерофеева, 2004; Stehlik, 2000). На территории Евразии гон проходит с середины февраля до середины апреля. Средняя продолжительность беременности составляет 67-74 дня (Найденко, 2005; Stehlik, 2000),

детеныши рождаются с середины мая по первые числа июня (Найденко, Ерофеева, 2004). Количество котят в выводке обычно 1-3, иногда 4, в среднем 2-2.4 (Найденко, Ерофеева, 2004).

Котята у рыси рождаются слепыми с затянутыми кожей слуховыми отверстиями. Вес новорожденных 245-306 г, длина тела 22-25 см, а хвоста 4-6 см. Рысята, не имеющие сибсов, значительно крупнее, чем те, у которых они есть. Глаза открываются на 12-14 день, ушные проходы в возрасте 10-11 дней. Молочные зубы начинают появляться в возрасте 10-12 дней. Первыми прорастают клыки, затем резцы. Формирование молочной зубной системы заканчивается в 30-40 дней (Найденко, 2005). В возрасте около 20 дней котята часто выглядывают из убежища, но еще боятся покидать его. Примерно в возрасте около одного месяца котята начинают надолго покидать убежище, но двигаются медленно и нескоординированно. Защитный рефлекс в этом возрасте преобладает над исследовательским поведением (Найденко, 2005).

Лактация у рысей продолжается 70-85 дней. В полтора месяца рысята пробуют мясо, много играют, хорошо бегают (Найденко, 2005; Антоневиц и др., 2013). С переходом на мясной корм в возрасте 3-4 месяцев прирост массы увеличивается вдвое-втрое по сравнению с периодом, когда они только пробуют мясо (Акишина и др., 2014; Naidenko, 2006). В возрасте около трех месяцев самка начинает водить котят с собой, и обычно выводок не распадается до наступления течки у самки (Найденко, 1998; Schmidt, 1998).

Таким образом, несмотря на некоторые различия в биологии этих двух видов, домашняя кошка и евразийская рысь как наиболее широко распространенные виды кошачьих могут выступать в качестве модельных видов для этого семейства млекопитающих в области изучения пространственного распределения, социального поведения и репродуктивной биологии.

3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

(общие сведения)

В рамках данной работы применяли разные методы сбора и анализа полученных данных, подробнее они описаны в главах, посвященных рассмотрению конкретной проблемы.

3.1. Место проведения исследования

Работа была проведена в 2011-2014 гг. в ЦКП «Живая коллекция диких видов млекопитающих» ИПЭЭ РАН (НЭБ «Черноголовка»: 56°00' с.ш., 38°22' в.д.). Средняя годовая температура воздуха на НЭБ «Черноголовка» +3,5... -4,3°C; средняя температура воздуха в июле +19°C, в январе -11°C.

Объектами исследования были животные из популяций домашних кошек (*Felis catus*) и евразийских рысей (*Lynx lynx*), существующих на базе уже больше 10 лет. Как самки, так и самцы домашних кошек содержались в течение всего года в специальном уличном комплексе вольер, состоящем из 20-ти прямоугольных клеток, каждая площадью 2 м² (2х1х2 м). Вольеры были сконструированы из металлической сетки-рабицы, натянутой на деревянный каркас. Все клетки сообщались друг с другом через общий коридор, в который открывались их дверцы. В каждой из клеток находился деревянный домик размером 80х50х60 см. Животные содержались поодиночке, исключения составляли самки с выводками. Вольеры с самками и самцами чередовались, и животные в соседних клетках могли контактировать друг с другом через сетку. Основу рациона животных составляло мясо кур. Шесть раз в неделю каждая особь получала по 0.25-0.5 кг мяса. Водой животные были обеспечены *ad libitum*.

Самок евразийской рыси с детенышами содержали в вольерах восьмиугольной формы площадью 74 м², лишенных прямостоячих

деревьев и кустарников, что позволяло проводить визуальные наблюдения за поведением рысят. Каждая вольера соединялась с клеткой площадью 8 м², отделенной от нее металлическим шибером. В каждой вольере и клетке также находились искусственные убежища (деревянные домики) и конструкции из бревен и пней, обогащавшие среду и использовавшиеся животными в играх. Основу рациона животных составляло мясо кур. Каждые сутки, кроме 1 раза в неделю, самки с рысятами получали по 1.5-2 кг мяса. Водой животные были обеспечены *ad libitum*.

3.2. Объем анализируемого материала

Самки домашних кошек могут размножаться до трех раз в году (Liberg, 1983), но в настоящей экспериментальной работе ссаживания самок с самцами проводили один раз в год – в феврале-марте (чтобы избежать влияния предыдущего выводка на материнский вклад самок). Детеныши рождались в мае-июне. Наблюдения за поведением, сбор образцов крови и взвешивания животных проводили с мая по август, что способствовало минимизации влияния различий в климатических условиях на выращивание молодняка.

В данной работе использовали данные о 21 выводке, полученном от 11 самок домашней кошки. Возраст самок варьировал от 1 до 5 лет в период сбора материала. Размер выводков после родов составлял от 1 до 7 котят (всего 75 котят – 46♂ и 28♀), в среднем 3.57 котят в выводке, что соответствует литературным данным (3.88 – Hall, Pierce, 1934; 3.0 – Nutter et al., 2004; искл. 4.4 – Deag et al., 1987). В ходе анализа данных выводки были разделены на две группы согласно среднему значению в данной работе (Deag et al., 1987): 1-3 котенка – мелкие выводки и 4-7 котят – крупные выводки. Половое соотношение в выводках разного

размера различалось: 1:1 в мелких выводках и 2:1 в крупных выводках в пользу самцов.

Общая информация по объему материалов представлена ниже в таблице (Таблица 1).

Таблица 1. Объем материалов, использованных в работе.

Показатели	Самки с котятами	Котята	Самки без котят	Самцы
Материнское поведение (n – часы видеозаписей)	1980	–	–	–
Масса тела (n – взвешивания)	273	444	26	60
Уровень стероидных гормонов в плазме крови (n – пробы крови)	189	–	–	–
Клинический анализ крови (n – пробы крови)	189	–	–	–
Лейкоцитарная формула (n – пробы крови)	189	–	–	–
Величина иммунного ответа в плазме крови (n – пробы крови)	96	171	26	60
Игровое поведение (n – часы наблюдений)	домашняя кошка		евразийская рысь	
	479		1654	

3.3. Методы проведения исследования

При сборе необходимого материала и его анализа были использованы комплексно следующие методы:

- 1) этологические – наблюдения за материнским поведением самок домашней кошки и за развитием социального игрового поведения у детенышей домашней кошки и евразийской рыси;
- 2) иммунохимические – определение концентрации стероидных гормонов в крови самок домашней кошки, а также концентрации

антител к патогенам в крови взрослых особей и детенышей домашней кошки;

- 3) гематологические – проведение клинического анализа крови и определение лейкоцитарной формулы у самок домашней кошки;
- 4) физиологические методы – измерение массы тела у самок и детенышей домашней кошки.

Видеосъемку материнского поведения, а также сбор образцов крови и взвешивания самок и детенышей домашней кошки проводили до спаривания, с момента родов и до 10 недель лактации. Наблюдения за развитием социального игрового поведения детенышей двух видов кошачьих осуществляли с 4 до 12 недель их жизни.

3.4. Статистическая обработка данных

Статистический анализ проводили в программе Statistica 8.0. В связи с ненормальным распределением данных (Shapiro-Wilk's W test, $p < 0.05$) использовали методы непараметрической статистики. Данные на диаграммах представлены в виде средних значений и стандартной ошибки среднего ($M \pm SE$).

Общие изменения в динамике параметров, характеризующих материнское поведение и физиологическое состояние самок и котят домашней кошки, анализировали с помощью критерия Фридмана (Friedman ANOVA = F).

Для выявления взаимосвязи между отдельными параметрами применяли корреляцию Спирмана (Spearman rank order correlations = S). При анализе связи в динамике (т.е. в течение всей лактации) использовали средние значения показателей по всем животным во всех точках. При анализе связи на индивидуальном уровне в каждой конкретной точке (т.е. по неделям) сравнивали значения различных показателей у каждой особи.

Различия между параметрами при делении выборки на мелкие и крупные выводки выявляли с помощью U-теста Манн-Уитни (Mann-Whitney U Test = MW). В случае сравнения трех групп при оценке силы иммунного ответа у взрослых особей домашней кошки использовали тест Крускал-Уоллиса (Kruskal-Wallis test).

Общие изменения в развитии игрового поведения с сибсами у домашних котят и евразийских рысят, а также четырех различных типов социальной игры анализировали с помощью критериев Фридмана (Friedman ANOVA = F) и Вилкоксона (Wilcoxon Matched Pairs Test = W). В случае общей частоты игровых взаимодействий рассчитывали среднюю частоту игровых взаимодействий за неделю для каждого детеныша. Для выявления различий в динамике каждого из четырех типов социальной игры рассчитывали среднюю частоту игровых взаимодействий за период (15 дней) для каждого детеныша.

Для выявления различий в частоте игровых взаимодействий между детенышами из выводков разного размера использовали корреляцию Спирмана (Spearman rank order correlations = S).

Различия в общей частоте игровых взаимодействий и четырех типах социальной игры выявляли с помощью U-теста Манн-Уитни (Mann-Whitney U Test = MW).

4. ПОВЕДЕНИЕ САМОК И ДЕТЕНЫШЕЙ В ПЕРИОД РАЗВИТИЯ ПОТОМСТВА

4.1. Материнское поведение самок

Существующие исследования о родительской заботе млекопитающих предполагают, что размер выводка является одним из факторов, определяющих интенсивность и продолжительность проявления материнского поведения (Dwyer, Lawrence, 1998; Millesi et al., 1999; Tardif et al., 2001; Pitts et al., 2002). Самки с мелкими выводками склонны проводить больше времени со своими детенышами, чем матери с крупными выводками (Grotta, Ader, 1969; Priestnall, 1972; Elwood, Broom, 1978; Mendl, 1988a, 1994; Deag et al., 2000). На количество времени, в течение которого самки находятся в контакте со своим выводком, также может влиять общая активность детенышей. Крупные выводки могут беспокоить самок больше, чем мелкие, поэтому самки проводят больше времени отдельно от них (Priestnall, 1972; Elwood, Broom, 1978). Увеличение заботы о мелких выводках может приводить к выращиванию детенышей «более высокого качества», чья репродуктивная ценность существенно выше, чем у детенышей из крупных выводков (Mendl, 1994). Однако, проявляя излишнюю заботу о потомстве, самка рискует сократить продолжительность своей жизни и собственный репродуктивный успех (Deag et al., 2000).

В связи с этим, мы предположили, что интенсивность материнского поведения у самок домашней кошки также будет различаться в зависимости от количества детенышей, поскольку забота о крупных выводках требует большего количества времени.

4.1.1. Материалы и методы

Видеорегистрацию материнского поведения проводили в 2011-2013 гг. Всего были получены данные о 15 выводках от 9 самок домашней кошки. Внутри каждого выводкового домика устанавливали камеру наблюдения PR-IR222C или PR-CL-CMD-619, или CMD E314 (Proline, Китай), при помощи которой осуществляли видеосъемку животных. В 2011 и 2013 гг. видеозапись вели на компьютер с помощью программы Live Center v10.1, а в 2012 г. – на 4-канальный цифровой видеорегистратор Solar SDRH-04E1 (Sam Myung Co., Корея). Для подсветки внутри выводковых домиков были установлены лампы мощностью 15 Вт. С пятой недели лактации, когда котята начинали покидать выводковый домик, внутри каждой вольеры также устанавливали камеру PR-IR132SHR4(W) или JK-574 (Proline, JMK, Китай). В темное время суток комплекс вольер освещался двумя лампами ДРЛ-400 мощностью 400 Вт.

Видеозапись материнского поведения проводили один раз в неделю в течение 24 часов в первые 1-2 суток с момента родов до 10 недель лактации. Впоследствии для анализа были использованы 12 часов из каждой видеозаписи в интервале от 10:00 до 02:00 часов. Всего в работе были использованы данные 1980 часов видеонаблюдений: 792 часа от 6 выводков (по 11 съемок от каждого) и 1188 часов от 9 выводков (по 6 съемок, которые соответствовали датам сбора крови).

Для анализа полученных видеозаписей использовали метод непрерывной регистрации данных (Martin, Bateson, 1993). В качестве оцениваемых параметров были выбраны время, которое самка проводила с котятками (мин/ч), а также продолжительность кормления и вылизывания детенышей (мин/ч) как показатели степени выраженности прямой материнской заботы на ранних этапах онтогенеза детенышей (Крученкова, 2009; Громов, 2013).

4.1.2. Результаты

В ходе анализа проявления материнской заботы (времени, проводимого с котятами, а также продолжительности вылизывания и кормления котят) у домашних кошек было выявлено, что ее интенсивность достоверно снижалась с момента родов и до окончания лактации (рис. 1) (Friedman ANOVA, «F»: N=6, df=10, T=27.76-48.27, $p=0.000-0.002$). Самки проводили с котятами почти в 2 раза меньше времени уже к 4-ой неделе лактации (с 54.5 ± 0.7 до 31.3 ± 6.5 мин/ч), минимальные значения приходились на 6 недель (22.7 ± 6.7 мин/ч). Продолжительность кормления и вылизывания котят также существенно сокращалась по мере взросления детенышей (с 12.8 ± 3.0 до 0.7 ± 0.2 и с 5.1 ± 0.8 до 1.5 ± 0.2 мин/ч соответственно).

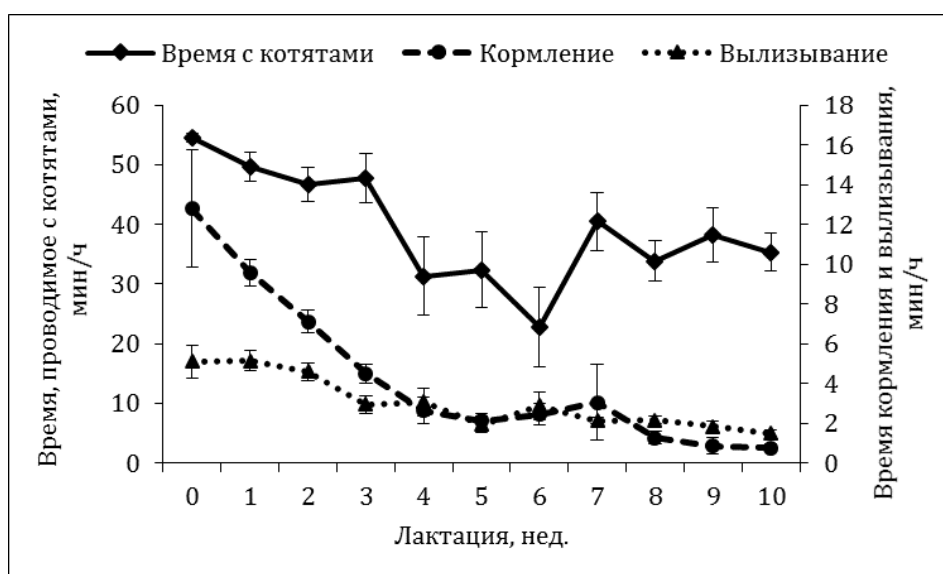


Рис. 1. Время, проводимое самками с котятами, а также время их кормления и вылизывания в период лактации.

При этом параметры материнской заботы были взаимосвязаны между собой. Время, проводимое самками с котятами, положительно коррелировало с продолжительностью кормления (Spearman rank order correlations, «S»: N=11, R=0.69, $p=0.02$), которая в свою очередь положительно коррелировала с продолжительностью вылизывания

самкой детенышей (S: N=11, R=0.90, p=0.000). Тем не менее, время, проводимое самками с котятами, не коррелировало достоверно с продолжительностью их вылизывания.

Согласно нашему предположению, продолжительность проявления материнской заботы может зависеть от количества детенышей. В случае с домашней кошкой на индивидуальном уровне была обнаружена тенденция к положительной корреляции между размером выводка и продолжительностью кормления котят после родов (рис. 2) (S: N=15, R=0.48, p=0.07).

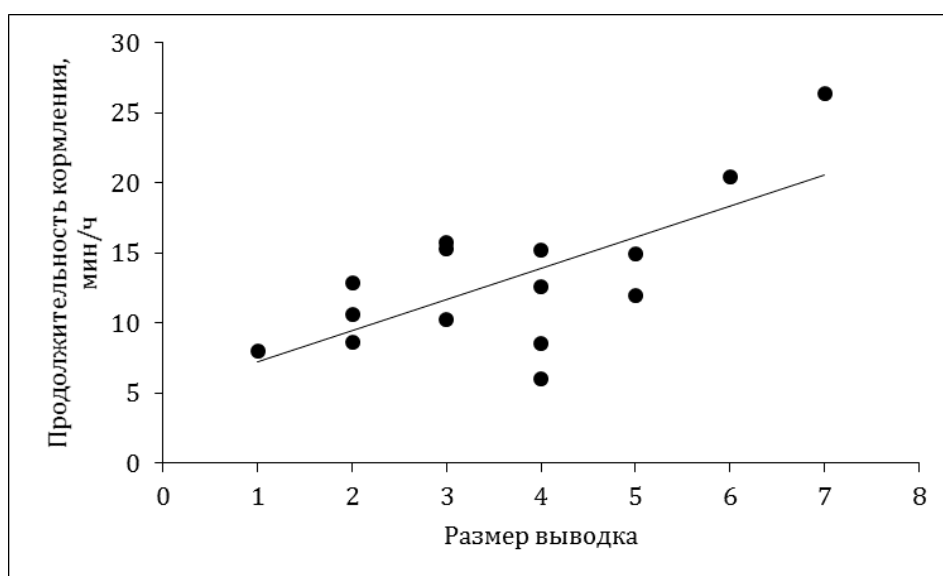


Рис. 2. Взаимосвязь продолжительности кормления котят с размером выводка после родов.

При проверке данной гипотезы с помощью разделения выборки на две группы (сравнение мелких и крупных выводков) достоверных различий в материнском поведении выявлено не было (Mann-Whitney U Test, «MW»: p>0.05). Тем не менее, в 4 недели лактации самки с крупными выводками проводили несколько меньше времени с котятами, чем самки с мелкими выводками (29.4 ± 4.8 и 43.4 ± 1.1 мин/ч соответственно) (рис. 3). Время, затрачиваемое на кормление детенышей в крупных выводках, в течение практически всего периода лактации было несколько выше, чем для самок с мелкими выводками,

хотя подобные различия были недостоверны (рис. 4). Сразу после родов самки тратили несколько больше времени на вылизывание выводков большего размера, хотя уже в возрасте двух недель эти различия имели противоположную направленность (рис. 5). В целом, достоверных различий в продолжительности вылизывания самками крупных и мелких выводков выявлено не было.

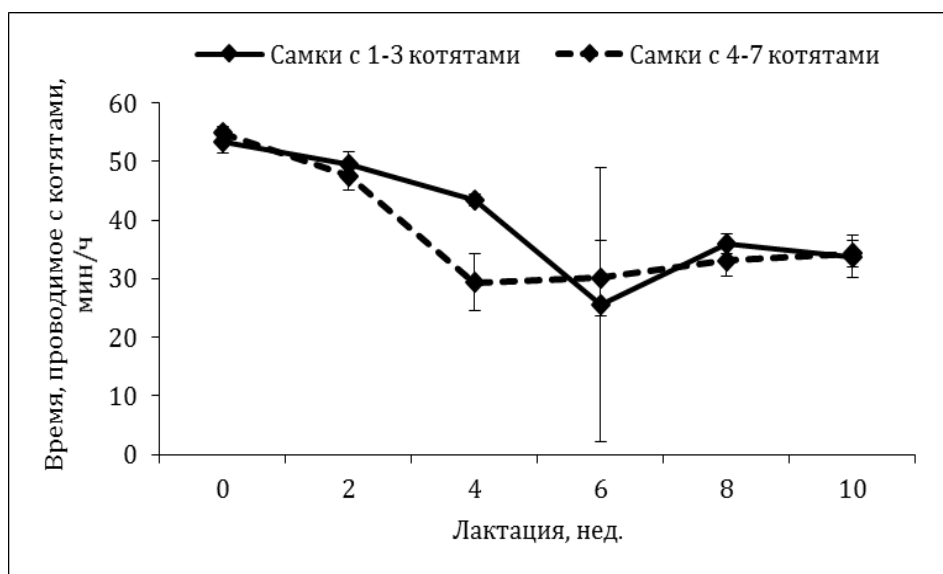


Рис. 3. Время, проводимое самками с котятами, в крупных и мелких выводках.

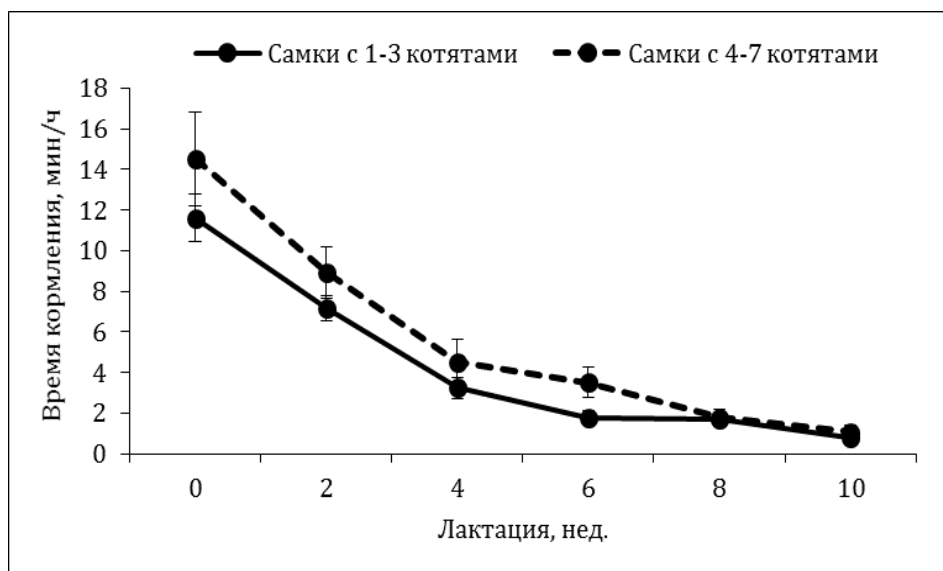


Рис. 4. Время кормления котят в крупных и мелких выводках.

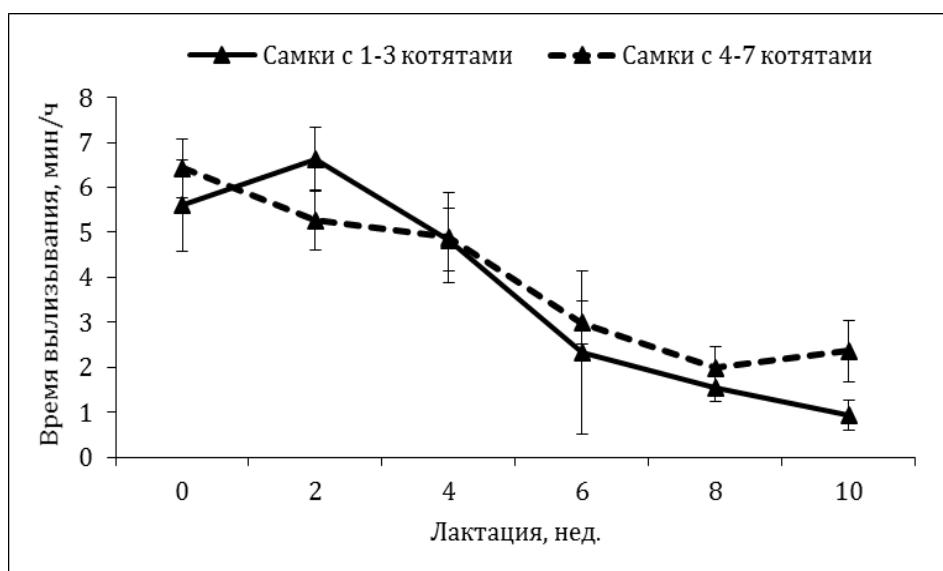


Рис. 5. Время вылизывания котят в крупных и мелких выводках.

4.1.3. Обсуждение

Забота о потомстве необходима для успешного выживания детенышей, поскольку у незрелорождающих видов они рождаются слепыми, без шерстного покрова, нуждаются в родительском тепле и абсолютно не готовы к самостоятельному существованию и добыванию корма. Кроме того, родительская забота необходима для формирования эмоциональных и поведенческих реакций, необходимых взрослым особям для успешной конкуренции с другими представителями своего вида, но закладывающихся в самом раннем возрасте – в период молочного вскармливания (Громов, 2013).

Продолжительность физических контактов самки с детенышами видоспецифична и является базовым параметром материнского поведения млекопитающих (Крученкова, 2009). Наблюдения за кормящими самками показывают, что время, в течение которого они находятся в гнезде с детенышами, служит надежным показателем материнской заботы, прямо пропорциональным времени кормления и вылизывания детенышей (Grota, Ader, 1974). Таким образом, основные формы материнского поведения имеют сходную динамику и

проявляются комплексно, как и в данной работе у домашней кошки, что позволяет говорить о «комплексе материнского поведения», и оценивать его по одному любому удобному для измерения параметру (Chiang et al., 2002; Champagne et al., 2007).

В настоящем исследовании показано, что у самок домашней кошки интенсивность материнской заботы снижается по мере роста детенышей, что было описано как в более ранних работах для этого вида (Leyhausen, 1979; Deag et al., 1987, 2000; Bateson, 2014), так и для многих других млекопитающих (Крученкова, 2005, 2009; Чагаева, Найдено, 2012; Громов, 2013; Grota, Ader, 1969, 1974; Ader, Grota, 1970; Rosenblatt et al., 1985; González-Mariscal et al., 1994, 2007; Mendl, 1994; Dwyer, Lawrence, 1998; Schmidt, 1998; Shen, Lee, 2000; Tardif et al., 2001; Rosenblatt, 2002; Barrett et al., 2006; Andersen et al., 2011). Меньше всего времени с котятами самки проводят с 4-ой по 6-ую недели лактации, что соотносится с более ранними исследованиями материнского поведения у домашних кошек (Deag et al., 1987, 2000) и совпадает по времени с постепенным переходом детенышей на питание мясным кормом. Причем при наличии большого выводка самки проводят с котятами уже к 4-ой неделе лактации гораздо меньше времени (в 1.5 раза), чем самки с мелкими выводками. После 6-ой недели время нахождения самок рядом с котятами вновь возрастает и в дальнейшем находится примерно на одном уровне, по-видимому, потому что котята уже способны повсюду следовать за матерью.

У большинства мышевидных грызунов естественный процесс угасания материнского поведения в нормальных условиях наблюдается при достижении детенышами 3-4-недельного возраста (Крученкова, 2009). Время, которое самка проводит с детенышами, постепенно снижается к возрасту 4-5 недель у песцов и евразийских рысей как в природе, так и в неволе (Крученкова, 2009; Чагаева, Найдено, 2012;

Schmidt, 1998). Время, на которое самки рысей покидают выводковый домик, где находятся детеныши, увеличивается почти в 2 раза уже по достижении рысятами трехнедельного возраста (Чагаева, Найдено, 2012). Хотя в отличие от домашних кошек, у рысей самки, выращивающие большие выводки, проводят меньше времени отдельно от рысят. Возможно, это связано с тем, что у домашних кошек изменчивость в размере выводка гораздо шире (от 1 до 7 котят в данной работе, тогда как у рысей обычно 1-3 детеныша), и рост подвижности детенышей может доставлять самке больше беспокойства.

Критическим фактором, который определяет продолжительность контактов между самкой и потомством внутри гнезда, может быть продолжительность кормления (González-Mariscal, 2006). Данный параметр материнской заботы зависит от скорости насыщения детенышей, а значит, и качества синтезируемого молока, на котором могут отражаться чрезмерные затраты на выращивание потомства, несогласующиеся с имеющимися у самки ресурсами. Например, в работе на обыкновенных игрунках (*Callithrix jacchus*), для которых характерно наличие 1-2 детенышей (Tardif et al., 2001), было показано, что у мелких самок, которые выращивали двойни, в пробах молока было более низкое содержание молочного жира и более низкая энергетическая ценность, а также более низкая частота подходов сосания, чем у крупных самок, выкармливающих двойни. Хотя относительное потребление энергии самками было сходным, независимо от размера самки и выводка, мелкие самки игрунок в большей степени зависели от ресурсов, что выражалось в потере веса в течение лактации. У самок каскадного суслика (*Spermophilus saturatus*) было описано возрастание энергетического метаболизма с увеличением размера выводка, что также отражалось на энергии, содержащейся в молоке (Kenagy et al., 1990). Кроме того, существуют индивидуальные различия в материнском поведении самок

относительно кормления детенышей молоком сразу после родов: насколько удобную для детенышей позу принимает самка в ответ на их вокализацию и после обнюхивания потомства (Deag et al., 2000).

В недавнем исследовании, посвященном лактации у пиренейской рыси (*Lynx pardinus*), была обнаружена четкая связь между продолжительностью сосания и размером выводка: конкуренция между детенышами в двойнях и тройнях приводит к сокращению времени сосания, хотя самки проводят больше времени за кормлением рысят (Yerga et al., 2016). В нашей работе продолжительность кормления у самок домашней кошки снижалась более, чем в 2 раза, независимо от количества детенышей уже к концу 4-ой недели лактации, т.е. к моменту, когда котята начинают пробовать мясной корм. Видимо, это связано с тем, что состав кошачьего молока постепенно становится менее питательным (Adkins et al., 1997), и детенышам необходимы дополнительные источники корма, чтобы удовлетворить возросшие потребности их организма.

В период перехода потомства от молочного вскармливания на твердые корма самки многих видов млекопитающих, в том числе и кошачьи, снабжают детенышей твердой пищей. Микрофлору, необходимую для нормального бактериального пищеварения, детеныши частично получают от матери с молоком, а частично – при вылизывании их самкой, т.к. в слюне содержится большое количество бактерий и простейших (von Keyserlingk, Weary, 2007). Наиболее часто и интенсивно самки вылизывают детенышей в первые дни после рождения, а к концу периода молочного вскармливания частота материнского груминга заметно снижается. Если груминг отмечается во взаимодействиях матери и подросших детенышей, то он выполняет уже в основном социальную функцию, способствуя укреплению социальных связей (Громов, 2013). В настоящей работе продолжительность

вылизывания детенышей самками домашней кошки менялась незначительно в ходе лактации. Хотя сразу после родов самки тратили несколько больше времени на вылизывание крупных выводков, уже в возрасте 2-х недель эти различия имели противоположную направленность. В целом, достоверных различий в продолжительности вылизывания в зависимости от количества детенышей выявлено не было. У евразийских рысей время вылизывания детенышей самками в течение первого месяца жизни рысят также оставалось практически неизменным (Чагаева, Найдено, 2012). Кроме того, самки с крупными выводками тратили меньше времени на вылизывание каждого из рысят, при этом время вылизывания всего выводка в целом у самок, имеющих разное число рысят, достоверно не различалось. Ранее было показано, что на втором месяце жизни рысят происходит еще большее снижение времени вылизывания их самками, связанное с полноценным развитием у детенышей автогруминга (Найдено, 1997), с чем согласуются и полученные нами результаты.

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

выводка была в целом невелика (мало очень крупных выводков с 6-7 котятами). Кроме того, взаимосвязь данных показателей может иметь нелинейный характер: существенные изменения в поведении матери могут проявляться только при достижении определенного порогового значения в размере выводка, т.е. в «очень крупных» выводках.

4.2. Социальное игровое поведение самок и детенышей

Взаимоотношения между матерью и потомством являются первым социальным опытом детенышей, который может существенно влиять на их развитие (Mateo, 2009, 2014). Однако с возрастом детеныши одного выводка начинают более активно взаимодействовать между собой (Hudson, Trillmich, 2008; Hudson et al., 2011). Ранее в экспериментальных работах было показано, что наличие самки и доступ к молоку оказывают существенное влияние на развитие социальных контактов между детенышами (Bateson, Young, 1981; Martin, Bateson, 1985; Janus, 1987; Bateson et al., 1990). Переход на питание твердым кормом с последующим отлучением считается одним из критически важных этапов раннего постнатального онтогенеза, поскольку в этот период снижаются темпы роста детенышей, формируются новые формы поведения и обостряется конкуренция между детенышами (Martin, 1984; Curley et al., 2009). В связи с этим предполагалось, что размер выводка должен влиять на частоту взаимодействий между детенышами (Mendl, 1988b), в т.ч. игровых контактов, поскольку различается количество возможных партнеров. В отношении домашней кошки известно, что самки могут способствовать отлучению котят, когда затраты энергии в период лактации становятся слишком высокими из-за недостатка корма или большого размера выводка (Bateson, Young, 1981; Deag et al., 1987).

На основании всего вышеизложенного, мы предположили, что продолжительность лактации и количество сибсов могут влиять на характер развития социального игрового поведения у кошачьих.

4.2.1. Материалы и методы

Выбор объектов для данного раздела исследования (домашней кошки и евразийской рыси) обусловлен различиями в биологии двух видов кошачьих. Продолжительность лактации у домашней кошки составляет 10 недель (Leyhausen, 1979), у евразийской рыси – в среднем 12 недель (Найденко, 2005). При этом домашние котята могут покидать самку сразу после перехода на питание мясным кормом (Deag et al., 2000), а рысята остаются с матерью примерно до возраста 10 месяцев (Schmidt, 1998). Размер выводка в данной работе составил 2-5 детенышей у домашней кошки и 2-3 детеныша у евразийской рыси, что позволяло предположить более интенсивные игровые взаимодействия у домашних кошек.

Трех- и шестичасовые наблюдения проводили летом с 17:00 до 1:00, так как в это время животные были наиболее активны (Найденко, 1997). За каждым выводком проводили наблюдения 1 раз в 3 суток с 30 до 90 дней жизни детенышей. Для индивидуального распознавания детенышей метили: выстригали или окрашивали специальной краской Нианзол Д (Nyanzol D fur dye, Greenville Colorants, США) небольшие участки шерсти. Во взаимодействиях детенышей различали инициатора (того, кто начинал взаимодействия) и объект (того, на кого были направлены действия). В случаях, когда социальные действия носили взаимный характер и роли инициатора и объекта невозможно было разделить, каждое животное в паре определяли и как инициатора, и как объект действия.

Наблюдения проводили с использованием метода непрерывной регистрации данных, фиксируя наблюдения в специальных протоколах (евразийская рысь, 2003-2007 гг.) или в программе EthoLog 2.2.5 (евразийская рысь и домашняя кошка, 2009–2012 гг.) (Martin, Bateson, 2007). Всего в работе были использованы данные по 19 выводкам евразийской рыси и 11 выводкам домашней кошки, т.е. 2133 часа наблюдений (1654 часов для рысей и 479 часов для кошек).

Во время наблюдений выделяли следующие элементы социальной игры (Алексеева, Найдено, 2014; Antonevich, Naidenko, 2008):

- приглашение – попытка привлечения внимания партнера (подскакивает и трогает лапой, подходит и, оглядываясь, отбегает и т.п.); элемент игры, с которого она обычно начинается, часто предваряется дружелюбной вокализацией;
- игра в «лапки» – один детеныш пытается поймать другого через сетку или корягу за лапу, которую тот отдергивает (или прячется сам);
- затаивание – элемент игры, характерный для охотничьего поведения взрослых животных, который состоит в замирании детеныша в напряженном сгруппированном состоянии, прижавшись к земле; обычно за ним следует напрыгивание, погоня или дальнейшее скрадывание;
- скрадывание – медленное и осторожное приближение к партнеру на полусогнутых лапах, прерывающееся затаиваниями;
- борьба – игровые взаимодействия, напоминающие драку: один детеныш переворачивается на спину и защищается, а второй нападает на него; детеныши часто меняются ролями, при этом (в отличие от драки) они не стремятся нанести удар, а пытаются повалить противника и бороться с ним; борьба никогда не сопровождается агрессивными вокализациями;

- обхват – обхватывание лапами партнера; часто сопровождает напрыгивание;
- напрыгивание – внезапный и резкий прыжок на партнера;
- погоня – бег вслед за партнером или убегание от него;
- набег – попытка привлечь внимание партнера: один детеныш подбегает к другому и резко останавливается; обычно не имеет ответной реакции;
- подход – движение в сторону партнера в напряженной позе с выпрямленными лапами и слегка выгнутой спиной.

У домашних кошек выделяли также следующие формы социальной игры:

- дуга – котенок выгибает спину наподобие арки при виде однопометника;
- боком – котенок движется на однопометника, выгнувшись дугой;
- стойка – котенок встает на задние лапы при приближении партнера.

При взаимодействиях с самкой также отмечали игровые элементы с частями тела матери – детеныш ловит (напрыгивает, трогает лапами, кусает) самку за хвост, морду, лапы.

Частоту встречаемости элементов игрового поведения детенышей пересчитывали на 1 час активности/бодрствования (N_a) животных, используя следующую формулу: $N_a = 60N/A$, где N – число элементов игры за наблюдение; A – время активности животного в течение наблюдения в минутах. Под частотой игровых взаимодействий подразумевали частоту игровых взаимодействий, инициированных каждой особью за одно наблюдение.

Для анализа игровых взаимодействий детенышей рассматриваемый возрастной период разделили на четыре интервала в соответствии с ключевыми этапами онтогенеза (Найденко, 2005):

- 1) 30-45 дней жизни – выход из родового убежища у обоих видов и проба мясного корма у домашних кошек;
- 2) 46-60 дней жизни – переход на питание мясным кормом у домашних кошек, и проба мясного корма у евразийских рысей;
- 3) 61-75 дней жизни – окончание лактации у домашних кошек и переход на питание мясным кормом у евразийских рысей;
- 4) 76-90 дней жизни – распад выводков у домашних кошек и окончание лактации у евразийских рысей.

Для каждого интервала рассчитывали среднюю частоту встречаемости элементов игрового поведения, объединяя их в группы в зависимости от степени двигательной активности детенышей (Алексеева и др., 2014): приглашение к игре («П»: собственно приглашение, игра в «лапки»), дистантная игра («Д»: затаивание, скрадывание), контактная игра («К»: борьба, обхват) и активная игра («А»: напрыгивание, погоня, набег, подход и дуга, боком, стойка у домашних кошек).

4.2.2. Результаты

Элементы социальной игры появлялись у детенышей изучаемых видов к концу первого месяца жизни. В последующие недели частота игрового поведения с сибсами (Д с С) достоверно изменялась в течение 2-ого и 3-его месяцев жизни и у домашних котят, и у евразийских рысят (рис. 6, 7) ($F: N=22, df=8, T=40.24, p=0.000$ и $N=15, df=8, T=49.71, p=0.000$ соответственно). Частота игры у домашних котят возрастала к 6 неделям жизни, достигая почти максимальных значений (с 15.4 ± 2.3 до 42.3 ± 5.1 актов/час активности) и сохраняя определенную стабильность до 10 недель жизни (45.4 ± 7.2 актов/час активности), после чего снижалась. Между 6 и 10 неделями при этом наблюдалось некоторое уменьшение частоты игры (например, 38.1 ± 5.6 актов/час активности в 8 недель жизни). В отличие от котят, развитие игровых взаимодействий у

рысят происходило гораздо медленнее, достигая четко выраженного пика только к 8-ти неделям жизни (с 7.4 ± 1.8 до 34.3 ± 2.4 актов/час активности), после чего также снижалась. При этом частота игры у домашних котят в среднем была примерно в 2 раза выше, чем у рысят, достоверно различаясь с 4-ой по 6-ую недели жизни детенышей (MW: $N_1=37$, $N_2=38-48$, $U=252-419.5$, $Z=-3.01-5.24$, $p=0.000-0.002$), а также с 10-ой по 12-ую недели (MW: $N_1=22-25$, $N_2=29-43$, $U=222-327$, $Z=-2.02-2.44$, $p=0.01-0.04$).

Частота игры домашних котят с матерью (Д с М) (рис. 6, 7) достоверно не изменялась в течение 2-ого и 3-его месяцев их жизни (F: $p>0.05$), хотя она постепенно возрастала к возрасту 10 недель (с 2.36 ± 0.57 до 5.87 ± 1.62 актов/час активности). У евразийских рысят частота игры с самкой в исследуемый период изменялась достоверно (F: $N=15$, $df=8$, $T=34.81$, $p=0.000$) и имела сходную динамику игры с сибсами, достигая пика также в 8 недель жизни детенышей (с 3.34 ± 0.69 до 7.35 ± 0.76 актов/час активности). Причем частота игры с самкой у рысят была достоверно выше, чем у котят, в 1.7 раз с 5 по 8 недели жизни (MW: $N_1=35-37$, $N_2=43-49$, $U=435-475$, $Z=-3.47-3.72$, $p=0.000$) и в 12 недель (MW: $N_1=25$, $N_2=29$, $U=214$, $Z=-2.58$, $p=0.01$).

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

При сравнении частоты игровых взаимодействий в выводках разного размера достоверных различий не было обнаружено ни у котят, ни у рысят (S: $p>0.05$). Соответственно, в дальнейшем анализе разных типов игры с сибсами размер выводка не учитывался.

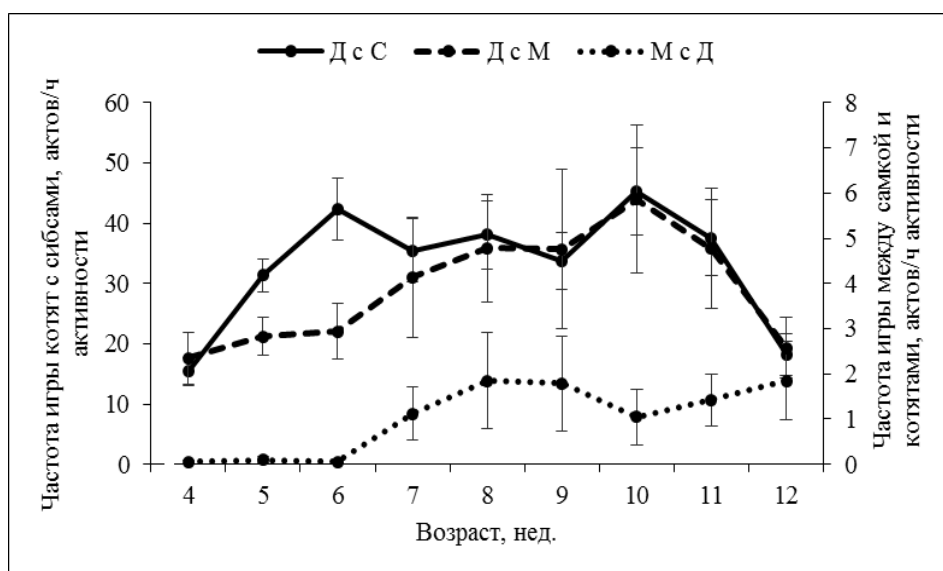


Рис. 6. Динамика частоты игровых взаимодействий между самкой и детенышами у домашних котят (Д с С – детеныши с сибсами; Д с М – детеныши с матерью; М с Д – самки с детенышами).

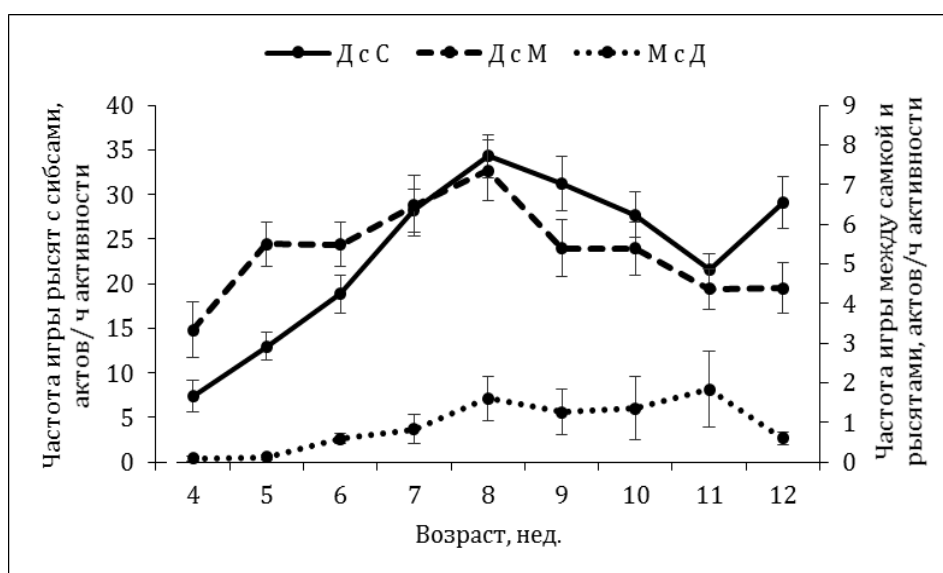


Рис. 7. Динамика частоты игровых взаимодействий между самкой и детенышами у евразийских рысят (Д с С – детеныши с сибсами; Д с М – детеныши с матерью; М с Д – самки с детенышами).

У домашних котят достоверно изменялась частота только трех типов социальной игры (приглашение к игре, дистантная и активная игра) в течение 2-ого и 3-его месяцев жизни ($F: N=25, df=3, T=13.56-20.62, p=0.000-0.003$), в динамике контактной игры различий обнаружено не было ($F: p>0.05$) (рис. 8). У евразийских рысят в течение

анализируемого периода достоверно изменялась частота всех четырех типов социальной игры ($F: N=41, df=3, T=16.17-70.88, p=0.000-0.001$) (рис. 9). По мере роста у детенышей обоих видов снижалась доля приглашения к игре (П) (с 64.9 до 37.8 % у котят и с 40.9 до 32.2 % у рысят) и возрастала доля активной игры (А) (с 20.0 до 44.4 % у котят и с 11.8 до 39.0 % у рысят). Доля дистантной игры (Д) у котят достоверно возрастала (с 6.5 до 10.5 %), а у рысят колебалась в меньших пределах (от 7.6 до 9.1 %). В то время как доля контактной игры (К), наоборот, практически не изменялась у котят, но снижалась у рысят вдвое (с 38.8 до 20.9 %).

При сравнении развития разных типов социальной игры у детенышей двух видов кошачьих (рис. 8, 9) было обнаружено, что доля приглашений к игре у домашних котят была достоверно выше с первого до третьего периодов (т.е. с 30 до 75 дней жизни) ($MW: N_1=32-37, N_2=46-49, U=171-547, Z=-2.17-6.23, p=0.00-0.03$), а также в четвертом периоде (с 75 до 90 дней жизни) на уровне тенденции ($MW: N_1=25, N_2=45, U=410, Z=-1.87, p=0.06$) – в среднем примерно в 1.5 раза.

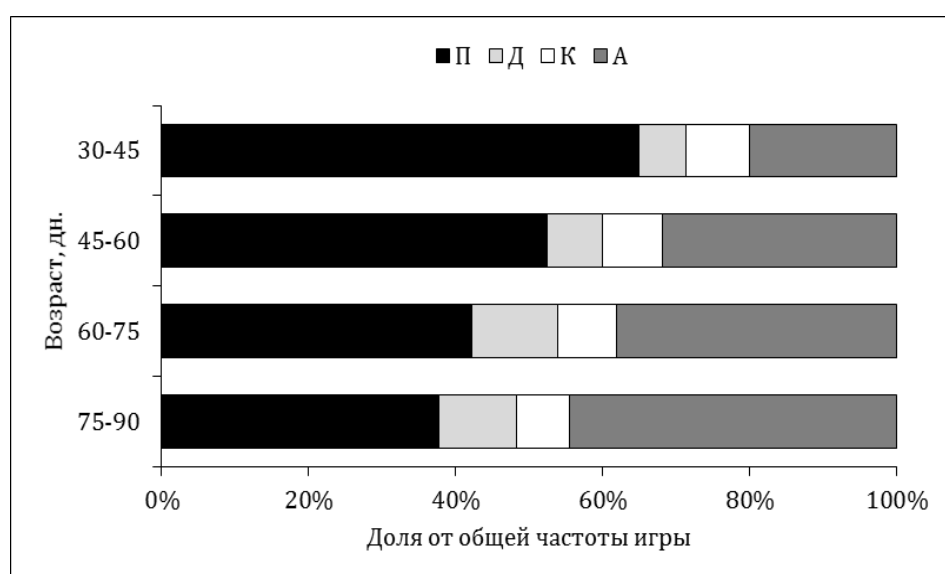


Рис. 8. Динамика соотношения игровых взаимодействий разного типа у домашних котят.

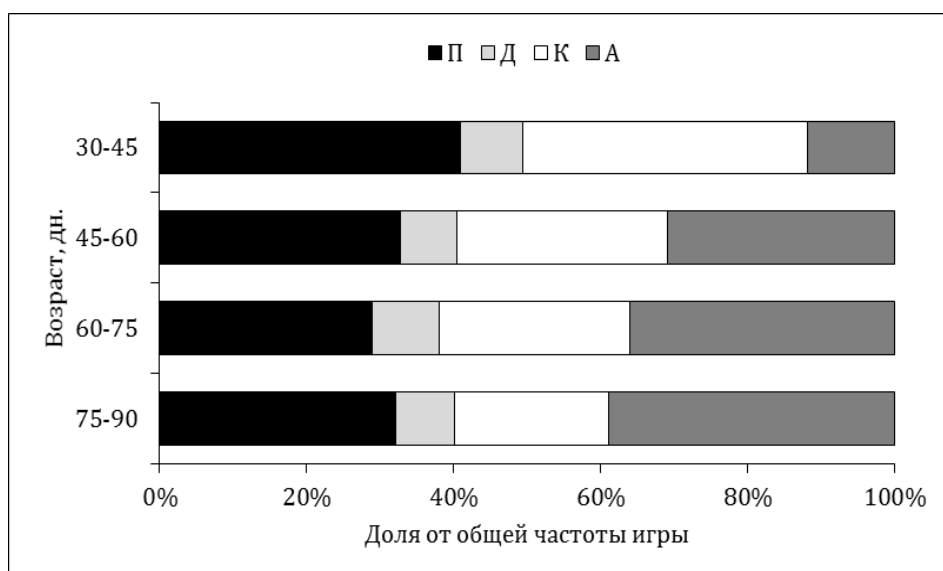


Рис. 9. Динамика соотношения игровых взаимодействий разного типа у рысят.

Доля дистантной игры достоверно различалась у двух видов только в первом и четвертом периодах. Причем если в первом периоде значения были выше у рысят (MW: $N_1=37$, $N_2=46$, $U=485$, $Z=-3.35$, $p=0.001$), то в четвертом периоде, наоборот, у котят (MW: $N_1=25$, $N_2=45$, $U=375.5$, $Z=-2.29$, $p=0.02$).

Доля контактной игры была более, чем в 3.5 раза выше у рысят в течение всего анализируемого периода (MW: $N_1=25-37$, $N_2=45-49$, $U=158-504$, $Z=3.18-5.99$, $p=0.000-0.001$). Доля активной игры у двух видов достоверно различалась только в первом периоде и была почти в 2 раза выше у котят (MW: $N_1=37$, $N_2=46$, $U=167$, $Z=-6.27$, $p=0.000$).

4.2.3. Обсуждение

В первые недели жизни детеныши млекопитающих полностью зависимы от самки, поскольку материнское молоко является для них единственным источником пищи и энергии (Gittleman, Thompson, 1988; Oftedal, Gittleman, 1989). В серии экспериментов на крысах и домашних кошках было показано, что подавление лактации и преждевременное отлучение от самки сопровождаются повышением игровой активности детенышей (Bateson, Young, 1981; Martin, Bateson, 1985; Janus, 1987;

Bateson et al.,1990), причем это не связано с общим увеличением их активности (Bateson et al., 1990). Естественный процесс отлучения детенышей от матери у других видов млекопитающих также сопровождается возрастанием частоты игрового поведения (Cameron et al., 2008; Lee, Moss, 2014; Théoret-Gosselin et al., 2015).

Большинство млекопитающих растут в компании сибсов (или полусибсов) и проводят с ними больше времени, чем с родителями, тем самым оказывая влияние на физиологическое, психологическое и поведенческое развитие друг друга (Nicolas et al., 2010). Игровое поведение является типичным компонентом онтогенеза у многих видов, и как правило, его рассматривают с точки зрения гипотез о краткосрочных и долгосрочных преимуществах, получаемых животными от данного типа активности, или о затратах, обусловленных игрой, поскольку она требует большого количества времени и энергии и иногда приводит к травмам (Martin, Caro, 1980). Обычно рассматривают три основные группы функциональных гипотез: тренировку физических навыков (Caro, 1995; Nunes et al., 2004a,b; Cameron et al., 2008; Berghänel et al., 2015), тренировку социальных навыков (Bekoff, 1974; Mendoza, Ramirez, 1987; Drea et al., 1996; Thompson, 1996) и тренировку когнитивных навыков (Baldwin, Baldwin, 1973; de Oliveira et al., 2003; Nunes et al., 2004a,b; Palagi et al., 2004), которые впоследствии необходимы для решения возникающих перед взрослым животным задач (Bekoff, Byers, 1981; Chick, 2001). Вместе с тем эти гипотезы не противоречат одна другой, так как игра, по-видимому, способствует тренировке всех перечисленных навыков. Возможно, шанс взаимодействовать и развивать отношения с большим количеством детенышей в крупных выводках и сложность этого многогранного социального окружения также увеличивают развитие всех необходимых навыков (Nicolas et al., 2010).

В данной работе игровая активность детенышей с самкой и сибсами постепенно увеличивалась и у домашней кошки, и у евразийской рыси, однако динамика поведения различалась между видами. У котят частота социальной игры с сибсами была максимальной в возрасте 6-10 недель, а частота игровых контактов с самкой возрастала только к 10 неделям жизни детенышей. В отличие от котят, развитие игровых взаимодействий у рысят происходило гораздо медленнее, достигая одновременно четко выраженного пика игры с самкой и сибсами в 8 недель их жизни. При этом у домашних котят в среднем была в 2 раза выше частота социальной игры с сибсами, а у рысят, наоборот, почти в 2 раза была выше частота социальной игры с самкой. Элементы социальной игры по отношению к потомству у самок обоих видов кошачьих активно проявлялись только к 6-7 неделям жизни детенышей, когда детеныши или начинали пробовать мясной корм (евразийская рысь), или уже активно его поедали (домашняя кошка). Причем частота игровых взаимодействий между самкой и детенышами была не связана с размером выводка. Последнее, вероятно, обусловлено тем фактом, что социальная игра в выводках кошачьих имеет преимущественно диадный характер. Существует также мнение, что игровое поведение зависит от фиксированного количества партнеров, а не от общего размера группы (de Oliveira et al., 2003).

Более ранние исследования предполагают, что наличие самки и доступ к молоку оказывают существенное влияние на развитие социальных взаимодействий у потомства (Bateson, Young, 1981; Martin, Bateson, 1985; Janus, 1987; Bateson et al., 1990; Fagen, Fagen, 2004, 2009; Cameron et al., 2008; Lee, Moss, 2014). По мере роста детенышей интенсивность лактации у самок млекопитающих постепенно снижается (Gittleman, Thompson, 1988; Oftedal, Gittleman, 1989), с чем согласуются и полученные нами в рамках данной работы результаты на

домашней кошке и имеющиеся данные по евразийской рыси (Найденко, 2005). В течение второго и третьего месяцев жизни потомства сокращение продолжительности кормления материнским молоком у двух видов кошачьих сопровождается возрастанием частоты игровых контактов не только между детенышами, но и взаимной игрой с самкой. Количество игровых взаимодействий детенышей с сибсами гораздо больше, чем с матерью, что подтверждает преобладание игры со сверстниками в социальном поведении потомства, как и у других видов (Bekoff, 1974; West, 1974; Thompson, 1996; Nunes et al., 2004b).

Игровое поведение развивается у большинства млекопитающих сходным образом (Bekoff, 1974; Owens, 1975; Mendoza, Ramirez, 1987; Thompson, 1996; Nunes et al., 2004a), тем не менее даже у таксономически близких видов существуют различия в развитии социальной игры (Bekoff, 1974; Biben, 1983; Feddersen-Petersen, 1991). У детенышей гепарда частота всех типов игровых взаимодействий достигает пика в возрасте 12 недель, после чего постепенно сокращается (Caro, 1995). У рысят частота всех типов социальной игры достигает максимальных значений раньше (в возрасте 8 недель), затем снижается. В выводках домашней кошки пик большинства игровых контактов котят наступает в возрасте 6-7 недель жизни (Barrett, Bateson, 1978; наши данные). Однако некоторые исследователи считают, что социальная игра у домашних котят наиболее интенсивна в возрасте 9-14 недель, а ярко выраженный пик игровой активности в онтогенезе домашней кошки отсутствует (West, 1974; Mendoza, Ramirez, 1987). Учитывая сроки развития детенышей у домашней кошки, рыси и гепарда, можно заключить, что пик социального игрового поведения приходится примерно на один и тот же период онтогенеза.

У млекопитающих игра часто демонстрирует двойной пик частоты: первый вскоре после того, как у детенышей появляются игровые

элементы, а второй – в период их отлучения (Graham, Burghardt, 2010). Существует гипотеза (Groos, 1898, цит. по Graham, Burghardt, 2010), согласно которой игра более важна для видов с длительными периодами развития. Детеныши относительно зрелорождающих видов с медленным онтогенезом и большой продолжительностью жизни играют более активно. Однако хищные, будучи типичными незрелорождающимися млекопитающими, при этом очень часто проявляют игровое поведение, возможно, благодаря развитой социальной организации (Graham, Burghardt, 2010).

Реорганизация игрового поведения детенышей является вполне естественным процессом, поскольку они начинают осваивать территории, которые находятся гораздо дальше от их родового убежища (Bateson, Young, 1981). Этим также отчасти можно объяснить полученные в нашей работе различия в частоте игровых взаимодействий с самкой и с сибсами у двух исследуемых видов кошачьих. Для домашней кошки характерно интенсивное размножение – до трёх раз в году при размере выводка до 8 котят (Liberg, 1983). Более сжатые сроки развития детенышей связаны с вступлением самок в следующий цикл размножения в текущем году (Liberg, 1983), что может быть причиной активных взаимодействий детенышей именно с сибсами. У евразийской рыси детеныши остаются с самкой в течение 10 месяцев до наступления нового периода размножения в следующем году (Schmidt et al., 1997). Вероятно, это способствует большему количеству социальных контактов между потомством и самкой для поддержания дружелюбных отношений между особями (West, 1974).

Проявление различных элементов игры существенно меняется с возрастом животных (Mendoza, Ramirez, 1987; Gomendio, 1988; Feddersen-Petersen, 1991; Harcourt, 1991). Обычно изучение игрового поведения сводится лишь к определению его количественных

характеристик. Различия в типологизации игровых взаимодействий животных существенно затрудняют сравнение полученных результатов, однако качественные изменения в развитии игрового поведения можно проследить у некоторых видов млекопитающих. Например, в онтогенезе социальной игры у волка (*Canis lupus*) дистантные взаимодействия сменяются контактными и активными игровыми элементами, когда происходит формирование иерархических отношений в группе, предшествующих интеграции в стаю (Feddersen-Petersen, 1991). У детенышей кювьеровой газели (*Gazella cuvieri*) доля элементов игры, имитирующих половое поведение, постепенно снижается, а доля игровых взаимодействий, тренирующих боевые навыки, существенно увеличивается к моменту вступления этих детенышей в социальную группу матери (Gomendio, 1988). У домашних кошек смену интенсивной игры с однопомётниками одиночной игрой с предметами связывают со снижением необходимости в сплоченности выводка и подготовкой к развитию индивидуального охотничьего поведения (West, 1974; Mendoza, Ramirez, 1987). Последовательность развития определенных типов игры и особенностей игрового поведения в онтогенезе, по-видимому, связана с необходимостью совершенствовать навыки, актуальные в ближайшем будущем (Mendoza, Ramirez, 1987; Gomendio, 1988; Feddersen-Petersen, 1991).

Мы показали, что по мере роста детенышей у двух видов кошачьих снижалась доля приглашения к игре и возрастала доля активной игры, причем доля этих типов игры у домашних котят была в 1.5-2 раза выше, чем у рысят. Значения контактной игры, наоборот, практически не изменялись у котят, но постепенно снижались у рысят и были выше, чем у домашних котят, в 3.5 раза в течение второго и третьего месяцев жизни детенышей. Дистантная игра мало различалась между видами.

Развитие типов игры может отражать развитие разных типов поведения (Palagi et al., 2016), адаптивных именно в момент развития. У гепардов локомоторная игра достигает пика до социальной игры и игры с предметом, что объясняется необходимостью убежать от хищников именно в этот период максимальной уязвимости детенышей (Caro, 1995). В социальной игре детенышей домашней кошки и евразийской рыси по мере их взросления происходит смена игровых взаимодействий, требующих тесного физического контакта, элементами игры, которые характеризуются повышенной двигательной активностью. Постепенная смена типов игровых взаимодействий, наблюдаемая по мере взросления детенышей, может отражать изменение приоритетов в развитии их навыков. Контактная игра, напоминающая драку, и приглашение к игре, тип поведения, отрабатывающий понимание намерений партнера, дают навыки, необходимые в период возможных спонтанных внутривыводковых драк у рысей и установления отношений между детенышами. Однако по мере перехода на мясной корм все более актуальными становятся моторные и когнитивные навыки, необходимые для охоты, которые более всего развивает активная игра. Отсюда и увеличение по мере взросления детенышей доли активной игры, погонь и напрыгиваний на партнера. Сходные закономерности были описаны ранее и для гепарда, в выводах которого контактные игровые взаимодействия также с возрастом становятся гораздо более редкими по сравнению с неконтактной социальной игрой детенышей (Caro, 1995). Скорее всего, смена различных типов игры в онтогенезе отражает изменения физических возможностей и актуальности навыков в онтогенезе детенышей (Palagi et al., 2016).

Таким образом, социальная игра приносит детенышам немедленные физиологические выгоды и долгосрочные адаптации, улучшая их текущее и будущее благополучие и выживаемость (Fagen,

Fagen, 2004, 2009; Cameron et al., 2008; Théoret-Gosselin et al., 2015). Игровая активность может повышаться в стрессовых ситуациях, в ответ на снижение родительской заботы или для восстановления связи между особями после периода депривации (Held, Spinka, 2011). Вероятно, игровое поведение представляет собой параметр, увеличивающий материнский вклад, который способствует и физическому, и социальному развитию потомства (Palagi et al., 2016). Полученные нами данные показывают, что продолжительность лактации и поддержание контактов между самкой и потомством имеет гораздо большее значение, чем размер выводка, для характера развития социального игрового поведения у двух видов кошачьих.

5. ГОРМОНАЛЬНЫЙ СТАТУС САМОК

Гормональный статус самок млекопитающих является одним из важных факторов, определяющих проявление материнского поведения, однако динамика стероидных гормонов в период лактации практически не изучена. Наиболее значимыми являются половые стероиды (эстрадиол, прогестерон, тестостерон), а также глюкокортикоиды (кортизол/кортикостерон).

Эстрадиол обычно рассматривается как гормон, позитивно коррелирующий с проявлением материнского поведения у млекопитающих (Bridges, 1984; Shipka, Ford, 1991), в то время как прогестерон, наоборот, может подавлять проявление заботы о потомстве (Bridges, Ronsheim, 1990; Numan, Insel, 2003). Тестостерон оказывает ингибирующее действие на проявление родительского поведения у самцов целого ряда млекопитающих (Громов, Вознесенская, 2009, 2010; Wingfield et al., 1990; Clark, Galef, 2000; Nunes et al., 2000; McGlothlin et al., 2007). Относительно самок существуют лишь единичные работы по взаимосвязи уровня тестостерона в период беременности и материнского поведения млекопитающих (Fuller et al., 1970; Bridges, Russel, 1981; González-Mariscal et al., 1994), в том числе и для кошачьих (Чагаева, 2012).

Изменения в уровне глюкокортикоидов отмечаются при увеличении нагрузок на организм и необходимости мобилизации внутренних ресурсов (Brunton et al., 2008; Barcellos et al., 2010), а также служат хорошим показателем интенсивности обменных процессов в организме (Vegiopoulos, Herzig, 2007; Hau et al., 2010; Rivers et al., 2012). Кроме того, была показана взаимосвязь концентрации кортикостерона/кортизола и интенсивности материнского поведения у самок крыс и макак-резусов (Francis, Meaney, 1999; Rees et al., 2004, 2006; Maestripieri et al., 2008; Slattey, Neumann, 2008).

На основании всего вышеизложенного, была поставлена задача – изучить динамику уровня стероидных гормонов у самок домашней кошки в период лактации и определить, имеется ли взаимосвязь между их концентрациями, размером выводка и проявлением материнского поведения.

5.1. Материалы и методы

Заборы крови у самок проводили в период беременности и лактации: до спаривания, в 15 дней беременности, после родов (1-2 сутки) и затем каждые 2 недели в течение 10 недель. Сбор крови (0.5-1 мл) проводили из паховой вены для определения уровня четырех стероидных гормонов (эстрадиола, прогестерона, тестостерона и кортизола). Продолжительность временного интервала с момента отлова животного до взятия крови составляла не более 3 минут, что позволяет рассматривать уровень кортизола в плазме крови как базальный (Romero, Romero, 2002). Забор крови проводили в утренние часы (9-12 часов) для минимизации влияния на результат суточных колебаний концентрации гормонов. Для определения концентрации стероидных гормонов плазму крови отделяли центрифугированием при 6000 об/мин на протяжении 20 минут и отбирали микропипеткой в чистую пробирку Эппендорфа. Плазму замораживали при температуре – 18°C и хранили при этой температуре до проведения измерений. Перед измерениями образцы размораживали и доводили до комнатной температуры.

Определение уровня стероидных гормонов проводили методом иммуноферментного анализа с использованием наборов компании «Иммунотех» (Москва, Россия) для прогестерона, тестостерона и кортизола и компании «Хема-Медика» (Москва, Россия) для эстрадиола.

Оценку концентрации гормонов проводили с помощью планшетного спектрофотометра «Multiscan EX» с программным обеспечением «Multiscan Magic», измеряя оптическую плотность в ячейках планшета при длинах волн 450 и 620 нм и сравнивая ее со стандартными значениями. Измерения проводились в дубликатах, определяя коэффициент вариации. При коэффициенте вариации (CV) более 10% измерения проводили повторно, при CV менее 10% принималось значение концентрации гормонов для дальнейшего анализа. Межпланшетные коэффициенты вариации составили: для эстрадиола с концентрацией образца 0.27 нг/мл – 21.51 % (n=11), для прогестерона с концентрацией образца 0.94 нг/мл – 14.57 % (n=9), для тестостерона с концентрацией образца 0.87 нг/мл – 21.54 % (n=10), для кортизола с концентрацией образца 54.30 нг/мл – 27.63 % (n=12) (n – количество использованных планшетов). Средний внутрипланшетный коэффициент вариации парных образцов составил для эстрадиола 2.33 ± 0.17 % (n=175), прогестерона – 2.86 ± 0.18 % (n=171), тестостерона – 2.14 ± 0.15 % (n=171), кортизола – 2.75 ± 0.18 % (n=175) (n – количество измеренных образцов).

Кросс-реактивность использованных антител к эстрадиолу составила 0.6% для эстриола, 0.2% для эстрона, 0.09% для преднизолона, 0.06% для кортизола, для прегненолона и 17-ОН прогестерона – менее 0.05%, для остальных протестированных стероидов – менее 0.01%. Кросс-реактивность использованных антител к прогестерону составила 0.07% для дезоксикортикостерона, 0.03% для кортикостерона, 0.01% для кортизола, для всех других протестированных стероидов – менее 0.01%. Кросс-реактивность использованных антител к тестостерону составила 9% для 5-дигидротестостерона, 1% для 11-гидрокситестостерона, 1% для 5-андростен-3,17-диола, для всех других протестированных стероидов –

менее 0.1%. Кросс-реактивность использованных антител к кортизолу составила 6% для преднизолона, для всех остальных протестированных стероидов – менее 1%.

5.2. Результаты

В период лактации у самок домашней кошки была прослежена динамика уровня четырех основных стероидных гормонов, которые могут отражать состояние материнского организма в период выращивания потомства (рис. 10, 11). Концентрации трех гормонов (кортизола, тестостерона и эстрадиола) в течение этого периода изменялись достоверно ($F: N=20, df=6, T=17.25-27.73, p=0.00-0.01$). При этом уровни тестостерона и эстрадиола у самок положительно коррелировали между собой в течение всей лактации ($S: N=7, R=0.93, p=0.01$). Концентрации обоих гормонов у самок постепенно возрастали с момента родов к 10-ой неделе жизни котят (с 0.69 ± 0.25 до 1.47 ± 0.35 нг/мл для тестостерона и с 0.58 ± 0.26 до 1.89 ± 0.58 нг/мл для эстрадиола) (рис. 10).

Уровень кортизола увеличивался с момента родов к 4-ой неделе лактации (с 161.2 ± 26.0 до 284.9 ± 47.3 нг/мл), после чего снижался через две недели (195.8 ± 32.0 нг/мл), сохраняя плато с 6 до 8 недель лактации (рис. 11).

Для концентрации прогестерона значимых различий обнаружено не было ($F: p>0.05$). Хотя за первые две недели лактации его уровень снижался (с 2.38 ± 0.50 до 1.53 ± 0.24 нг/мл), в дальнейшем он возвращался к первоначальному значению и сохранялся примерно на одном уровне с 4 по 8 недели лактации (2.58 ± 0.58 и 2.32 ± 0.42 нг/мл соответственно), после чего вновь уменьшался (рис. 11).

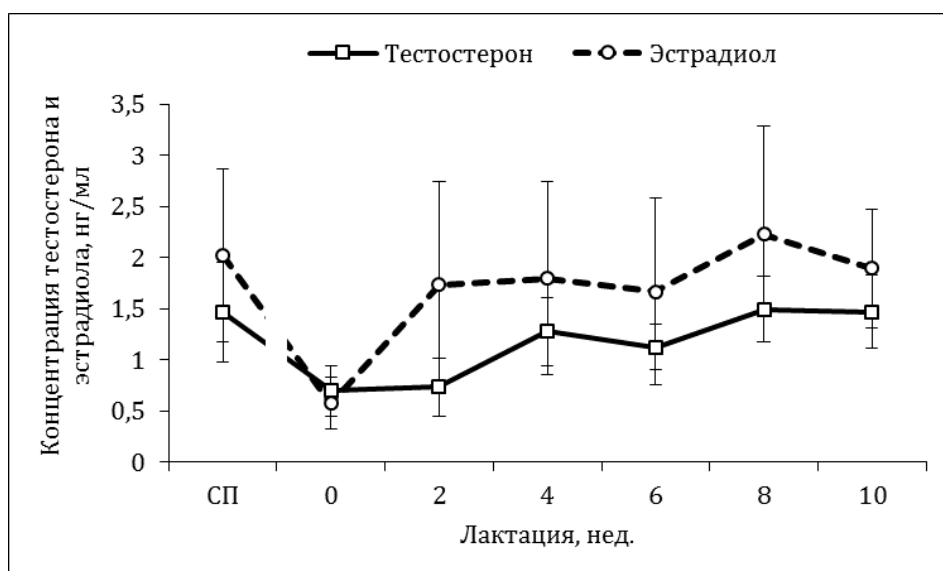


Рис. 10. Динамика уровня тестостерона и эстрадиола у самок в период лактации (СП – концентрация на момент спаривания).

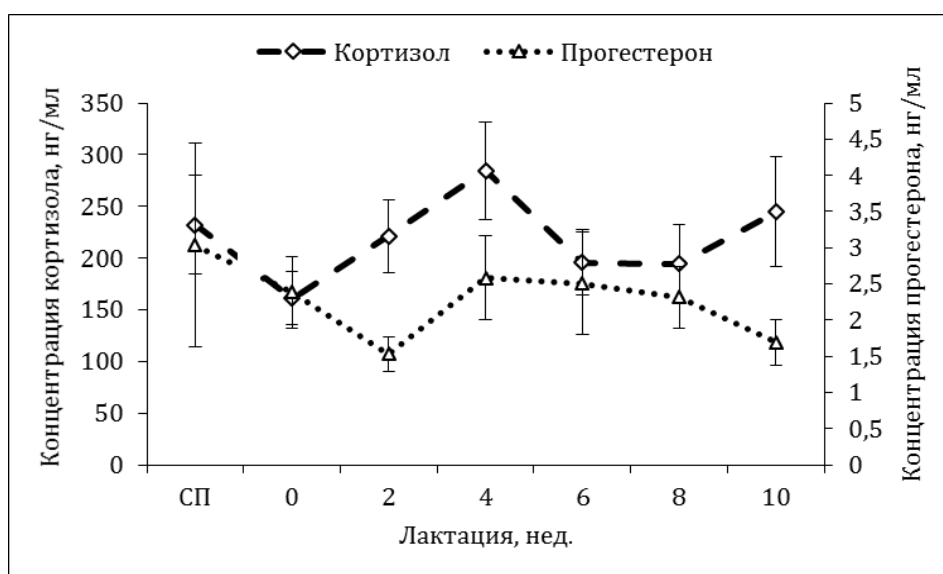


Рис. 11. Динамика уровня кортизола и прогестерона у самок в период лактации (СП – концентрация на момент спаривания).

Для того, чтобы выявить различия в гормональном статусе самок в зависимости от количества выкармливаемых детенышей, мы сравнили уровень стероидов в крови с размером выводка на индивидуальном уровне. Концентрации кортизола у самок были отрицательно связаны с количеством детенышей в выводке в 4 недели лактации (S: N=21, R=-0.48, p=0.03), а концентрации эстрадиола – после родов и в 4 недели (S: N=21, R=-0.46, p=0.03 и N=21, R=-0.44, p=0.048 соответственно). Уровень

прогестерона до спаривания у самок отрицательно коррелировал с размером выводка ($S: N=21, R=-0.51, p=0.02$).

При делении выборки по размеру выводка на две группы было также показано, что у самок с мелкими выводками уровень кортизола в среднем выше, чем у самок с крупными выводками (270.2 ± 51.0 и 172.4 ± 57.7 нг/мл соответственно) (рис. 12). Причем различия достоверны в ключевые этапы размножения и выращивания потомства – до спаривания (на уровне тенденции), после родов и в 4 недели лактации (311.0 ± 69.8 и 160.6 ± 59.5 ; 201.8 ± 31.1 и 124.2 ± 38.8 ; 382.1 ± 67.3 и 196.5 ± 56.6 нг/мл соответственно) (MW: $N_1=10, N_2=11, U=29, Z=1.83, p=0.07$; $N_1=10, N_2=11, U=26, Z=2.04, p=0.04$; $N_1=10, N_2=11, U=22, Z=2.32, p=0.02$ соответственно). Существенное увеличение уровня кортизола в 4 недели лактации отмечали только у самок с мелкими выводками.

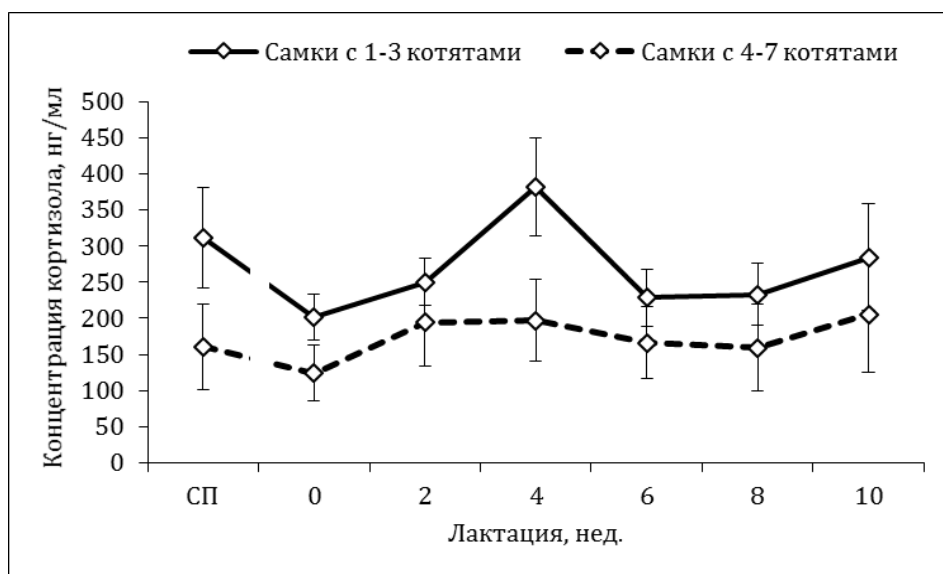


Рис. 12. Динамика уровня кортизола у самок с мелкими и крупными выводками.

Уровень эстрадиола у самок с мелкими выводками, наоборот, был в среднем ниже, чем у самок с крупными выводками (1.27 ± 0.46 и 2.10 ± 1.50) (рис. 13), но достоверно различался только после родов и на уровне тенденции в 4 недели лактации (0.58 ± 0.17 и 0.57 ± 0.48 ; 1.28 ± 0.48 и 2.26 ± 1.78 нг/мл соответственно для мелких и крупных выводков)

(MW: $N_1=10$, $N_2=11$, $U=24$, $Z=2.18$, $p=0.03$ и $N_1=10$, $N_2=11$, $U=28$, $Z=1.90$, $p=0.06$ соответственно).

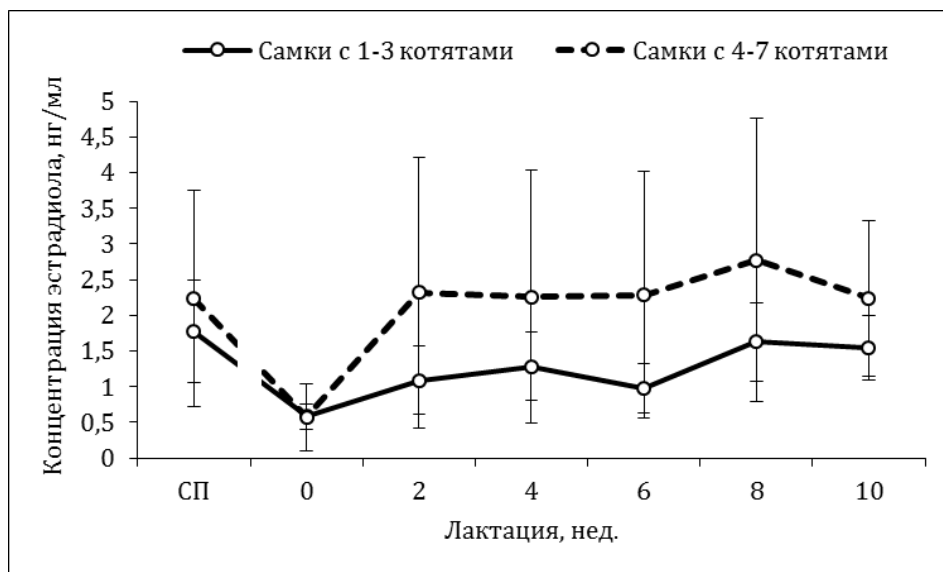


Рис. 13. Динамика уровня эстрадиола у самок с мелкими и крупными выводками.

Уровень прогестерона различался только до спаривания (рис. 14): у самок, которые впоследствии родили мелкие выводки, концентрация гормона была выше, чем у самок, родивших крупные выводки (4.89 ± 2.81 и 1.37 ± 0.66 нг/мл соответственно) (MW: $N_1=10$, $N_2=11$, $U=24$, $Z=2.18$, $p=0.03$). Подобная тенденция сохранялась также и в период лактации (в среднем 2.95 ± 1.06 и 1.70 ± 0.52 нг/мл для самок с мелкими и крупными выводками соответственно). В уровне тестостерона достоверных различий обнаружено не было (рис. 15) (MW: $p>0.05$).

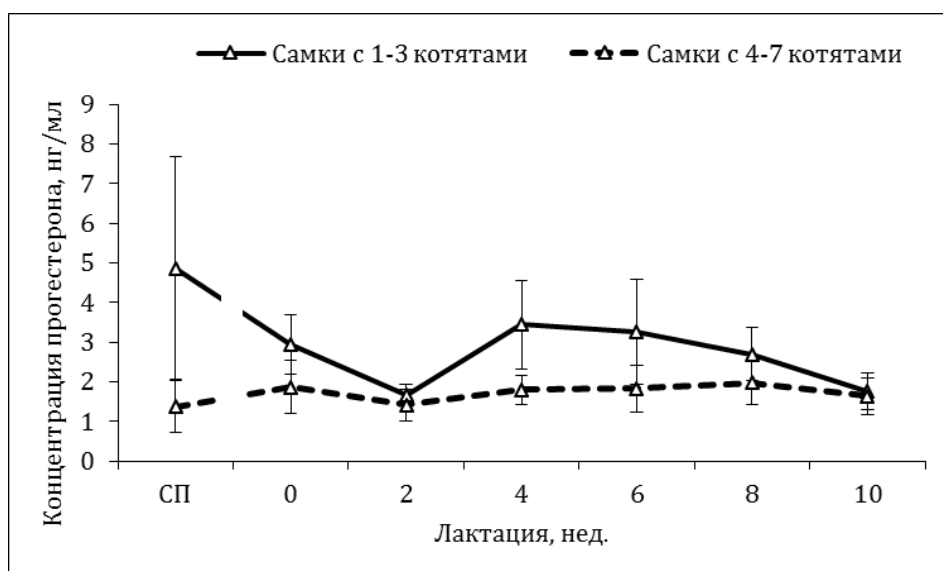


Рис. 14. Динамика уровня прогестерона у самок с мелкими и крупными выводками.

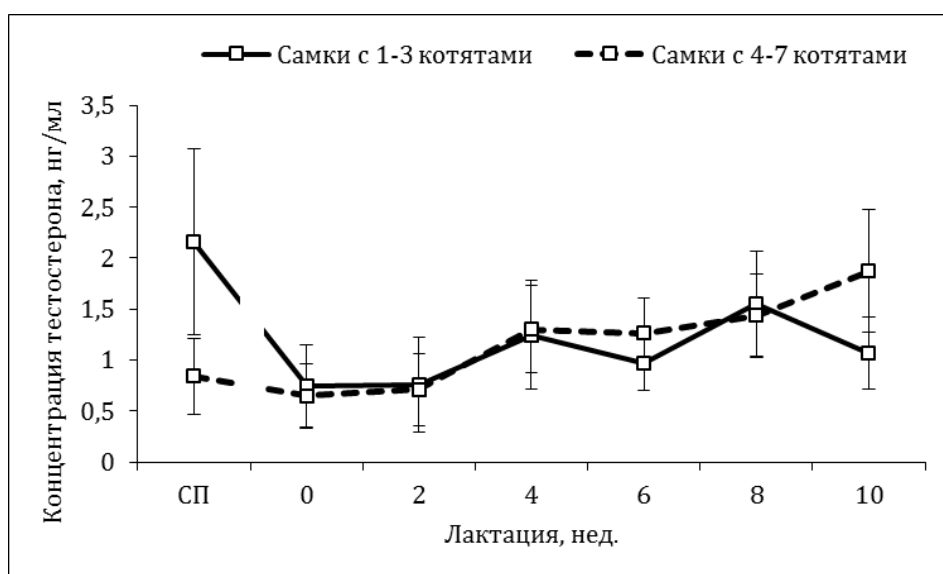


Рис. 15. Динамика уровня тестостерона у самок с мелкими и крупными выводками.

В процессе выращивания потомства происходят изменения как в интенсивности проявления материнской заботы, так и в регуляции гормонального статуса животных для последующего размножения в текущем году или периода покоя репродуктивной системы. В данной работе у самок домашней кошки продолжительность кормления и вылизывания котят отрицательно коррелировала с уровнем тестостерона и эстрадиола в течение всего периода лактации (S: N=6,

$R=-0.94$, $p=0.005$). По мере взросления детенышей интенсивность материнского поведения снижалась, в то время как концентрации тестостерона и эстрадиола возрастали (рис. 16, 17).

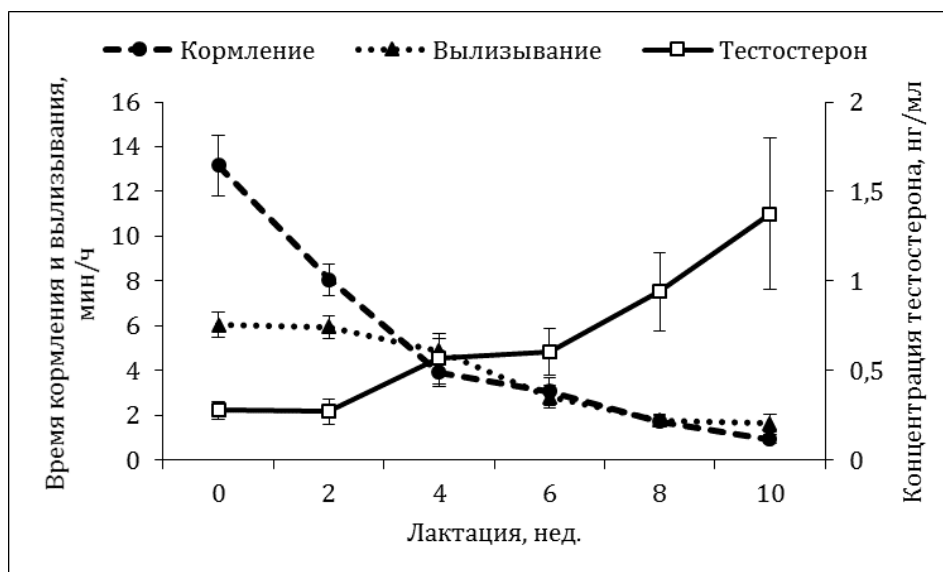


Рис. 16. Взаимосвязь времени кормления и вылизывания котят с уровнем тестостерона у самок в период лактации.

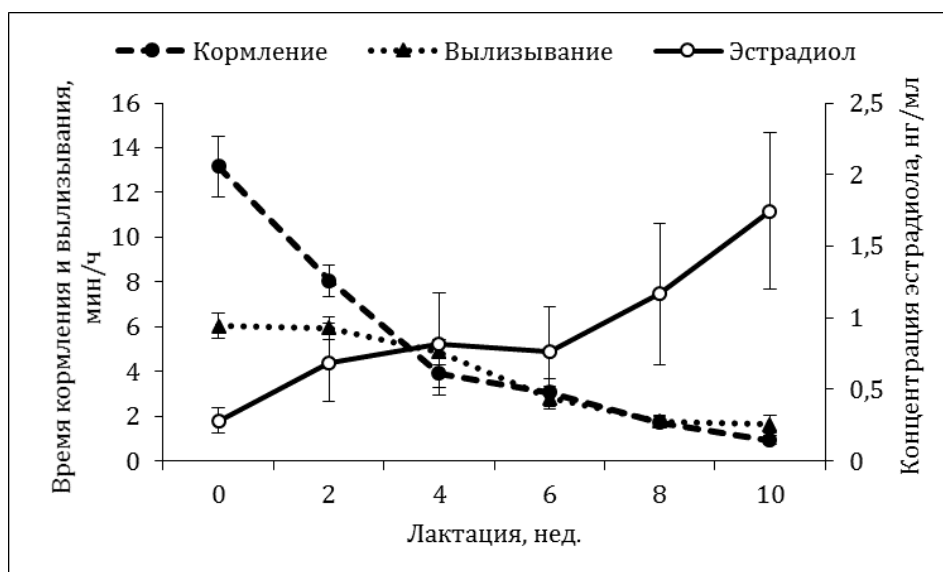


Рис. 17. Взаимосвязь времени кормления и вылизывания котят с уровнем эстрадиола у самок в период лактации.

Взаимосвязь материнского поведения с параметрами физиологического состояния самок у домашней кошки проявлялась и на индивидуальном уровне. В 2 недели лактации, когда нагрузка на материнский организм уже более четко выражена, продолжительность

кормления котят положительно коррелировала с уровнем кортизола у самок (S: N=14, R=0.59, p=0.03). Продолжительность вылизывания котят в этот период положительно коррелировала с уровнем кортизола и тестостерона у самок (рис. 18) (S: N=14, R=0.60, p=0.02 и N=14, R=0.69, p=0.01).

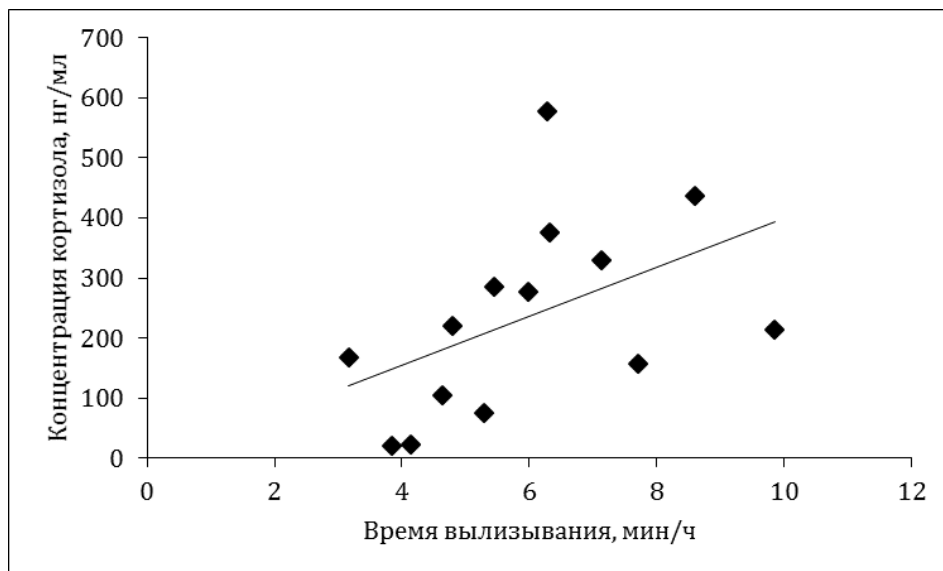


Рис. 18. Взаимосвязь времени вылизывания котят с уровнем кортизола у самок в 2 недели лактации.

5.3. Обсуждение

Изменения уровня стероидных гормонов у самок млекопитающих рассматриваются в основном в период беременности и родов (Крученкова, 2009; Levy, Fleming, 2006), особое внимание уделяется эстроген-прогестероновому сдвигу перед родами (Moltz et al., 1970; Rosenblatt, 2002; Numan, Insel, 2003). Множество исследований посвящено управлению материнским поведением путем удаления половых желез или инъекций половых гормонов (Крученкова, 2009; Громов, 2013; Rosenblatt, 2002). К настоящему моменту паттерны уровней половых стероидов репродуктивного цикла описаны более, чем для половины видов кошачьих (см. обзоры Brown, 2009, 2011). Вместе с тем, динамика уровня стероидных гормонов в период лактации у

млекопитающих остается малоизученной темой, в том числе и у домашних кошек.

В настоящей работе сериальные заборы крови в период беременности не проводились, что не позволяет отследить эстроген-прогестероновый сдвиг, в том числе увеличение уровня эстрадиола к родам. Существенное снижение его концентрации по сравнению с таковой перед началом спариваний объясняется тем, что в последнем случае самки были в состоянии эструса. Эстрадиол обычно рассматривается как гормон, позитивно коррелирующий с проявлением материнского поведения у млекопитающих (Bridges, 1984; Shipka, Ford, 1991). Вместе с тем, его временная динамика у домашней кошки не подтверждает подобный тезис: по мере взросления котят и уменьшения интенсивности материнского поведения у домашней кошки (Алексеева, Найдено, 2014), как и у других кошачьих (Чагаева, Найдено, 2012), уровень эстрадиола у самок постепенно возрастал. По-видимому, это связано в первую очередь с вступлением самок в следующий цикл размножения, наступлением эструса и увеличением среднего уровня эстрадиола, поскольку домашние кошки могут рожать до 3-х выводков в год (Liberg, 1983; Nutter et al., 2004). Причем по мере взросления котят доля самок, приходящих в охоту, увеличивается, что отражается и на среднем уровне эстрадиола. Известно также, что секреция эстрадиола особенно сильно возрастает при многоплодной беременности и надвигающихся родах (Верин, Иванов, 2012). Возможно, этот эффект сохраняется и в период лактации, что объясняет наличие некоторых различий в уровне эстрадиола у самок с мелкими и крупными выводками. Значительное увеличение концентрации эстрадиола во второй половине лактации было описано также у самок европейского суслика (*Spermophilus citellus*), однако более высокий уровень гормона наблюдался при выращивании мелких выводков (Huber et al., 1999). По

мнению авторов, это является способом сохранить баланс между текущими репродуктивными усилиями и будущим размножением, что подтверждает отсутствие подобного эффекта у годовалых самок, которые находятся в большей степени под влиянием структурного роста и созревания.

Средние концентрации прогестерона у самок домашней кошки были невелики и составляли всего 1.53-2.58 нг/мл, не изменяясь достоверно в период лактации. Для рода рысей (*Lynx Kerr*, 1792) крайне высокий уровень прогестерона у самок в период лактации и продолжительная активность желтых тел после родов рассматриваются как механизм, препятствующий наступлению последующего эструса и определяющий размножение рысей один раз в год (Göritz et al., 2009; Dehnhard et al., 2010). У домашней кошки почти сразу после родов концентрация прогестерона поддерживается на достаточно низком уровне, не препятствуя наступлению очередного эструса уже через 2-3 недели после родов (Wildt et al., 1978; Schmidt, 1986; Brown, 2006; наши наблюдения).

Уровень тестостерона у самок сразу после родов был минимальным для всего периода лактации, но по мере взросления детенышей его концентрации постепенно увеличивались (в 2-3 раза). Тестостерон известен как гормон, оказывающий ингибирующее действие на проявление родительского поведения у самцов целого ряда млекопитающих (Феоктистова, 2008; Громов, Вознесенская, 2009, 2010; Wingfield et al., 1990; Clark, Galef, 2000). Существует гипотеза, согласно которой увеличение секреции тестостерона, повышающее половую активность самцов, негативно отражается на экспрессии родительского поведения, а снижение уровня секреции этого гормона дает противоположный эффект (Ketterson, Nolan, 1992). Однако влияние тестостерона на материнское поведение самок изучено слабо.

Существуют лишь единичные работы о взаимосвязи уровня тестостерона в период беременности и материнского поведения млекопитающих (Fuller et al., 1970; Bridges, Russel, 1981), в том числе и для кошачьих (Чагаева, 2012). В последнем исследовании было показано, что уровень тестостерона в сыворотке крови самок в 15 дней беременности отрицательно коррелировал с интенсивностью материнского поведения в первый месяц лактации. В норме по мере роста детенышей у кошачьих интенсивность материнского поведения постепенно снижается (Чагаева, Найдено, 2012), что показано и в нашем исследовании на домашней кошке. Соответственно, полученные нами данные указывают на то, что уменьшение материнской заботы может быть связано с увеличением уровня тестостерона у самок.

Отдельного упоминания заслуживают сходные динамики уровней тестостерона и эстрадиола в период лактации. Столь высокая корреляция может объясняться тем, что в процессе синтеза эстрадиола тестостерон является его последним предшественником. Кроме того, тестостерон может образовываться и в результате метаболизма эстрадиола (Розен, 1994). Это, вероятно, может приводить к скоррелированности изменений уровней этих двух стероидных гормонов в течение лактации у самок домашней кошки.

Стоит отметить, что сходная динамика концентраций трех половых стероидных гормонов в период лактации была также описана у новозеландского белого кролика (González-Mariscal et al., 1994). Уровень прогестерона у самок кролика после родов значительно снижался, оставаясь очень низким в течение лактации, а концентрации эстрадиола и тестостерона, будучи также скоррелированными, в этот период постепенно возрастали. Авторы рассматривали подобные изменения уровня стероидов как прямое доказательство гормональной регуляции материнского поведения у кроликов.

Приближение родов у млекопитающих сопровождается повышением уровня гормонов стресса, которое наблюдается всегда, даже если самка не проявляет поведенческого беспокойства (Cockram, 1993; Liu et al., 1997; Bahr et al., 1998; Wigger et al., 1999). Активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (ГГНС) повышается в предродовой период, увеличивая таким образом, секрецию глюкокортикоидов (Mastorakos, Ilias, 2003). У самок лабораторных крыс, к примеру, перед наступлением родов в плазме крови повышается содержание кортикостерона (Neumann, 2001). Однако в дальнейшем концентрации глюкокортикоидов достаточно быстро снижаются в течение первых суток лактации (Bahr et al., 1998; Wigger et al., 1999). В нашей работе уровень кортизола в плазме крови лактирующих самок домашней кошки также был минимальным после родов (1-2 день лактации), но максимальным – в 4 недели лактации. Вероятно, нагрузка на организм самки к этому моменту становилась предельной, что приводило к необходимости мобилизации дополнительной энергии и, соответственно, увеличению концентрации глюкокортикоидов. Их усиленная секреция (в первую очередь, корой надпочечников) сопровождается снижением синтеза и секреции транскортина (кортикостерон-связывающего глобулина) печенью, что приводит к возрастанию свободной формы кортикостероидов (Розен, 1994). Ухудшения в состоянии здоровья в процессе выращивания потомства были описаны для домашней кошки и в более ранних работах. Так, симптомы стресса у самок (проблемы с координацией движений, невозможность устоять на ногах, плохое состояние шерсти) были выявлены в 27% выводков (Deag et al., 1987). Причем, с увеличением количества котят возрастала и вероятность подобных симптомов: их обнаруживали только у самок с более крупными выводками (Deag et al., 1987). В данной работе, напротив, было показано,

что уровень кортизола в среднем был выше у самок с мелкими выводками как после родов, так и в 4 недели лактации. Более того, концентрация кортизола у самок, которые впоследствии рожали мелкие выводки, была выше еще до спаривания. Возможно, такие самки (более стрессированные или с более высоким уровнем обмена) изначально вкладывали меньше в размножение, рождая меньше детенышей. Увеличение уровня нагрузки в ходе лактации для них имело более выраженные негативные последствия, чем для самок с более низким базальным уровнем кортизола. Сходные результаты были также получены при измерении уровня кортизола в молоке у макак-резусов: самки с меньшим количеством детенышей секретировали молоко с высокими концентрациями кортизола (Hinde et al., 2014). Вероятно, что меньшее количество детенышей способствует проявлению более тщательной материнской заботы, что в конечном счете оказывается более затратным. Известно, что секреция глюкокортикоидов уменьшается при утомлении вследствие снижения активности гормональных механизмов, ответственных за мобилизацию энергетических ресурсов организма (Розен, 1994). Однако подобное предположение для домашней кошки требует дальнейшего изучения.

За последние десятилетия были собраны доказательства о влиянии разнообразных факторов на материнское поведение, однако о физиологических коррелятах все еще известно относительно мало (Leckman, Nerman, 2002). Наиболее активно изучается влияние гормонов на материнское поведение, причем в основном на различных видах приматов. Первоначально Бар с коллегами (Bahr et al., 1998) обнаружили связь между концентрациями прогестерона, кортизола и материнской компетентностью у горилл (*Gorilla gorilla gorilla*), но их более поздние работы не подтвердили зависимость между гормональным уровнем и материнским поведением (Bahr et al., 2001, 2002). При сравнении

индивидуальных различий у жестоких и неагрессивных самок макак-резусов также не смогли обнаружить связь между концентрациями половых стероидов в период ранней лактации, хотя ранее была описана их роль в формировании материнского поведения (Maestripieri, Megna, 2000). В исследовании на игрунках Куля (*Callithrix kuhlii*) показано, что уровень эстрадиола до родов выше у самок, чьи детеныши не выживают в первые недели после родов (Fite, French, 2000). У самок гамадрила (*Papio hamadryas*), которые демонстрируют больше связанного со стрессом поведения и меньше времени проводят со своими детенышами, выявлены более высокие концентрации кортизола после родов, а также высокие концентрации прогестерона до родов и низкие после родов (Bardi et al., 2004). Кроме того, самки, наиболее часто проявляющие дружелюбное поведение по отношению к детенышам, имеют более высокий уровень кортизола до родов.

В нашей работе интенсивность материнского поведения у домашних кошек снижалась по мере взросления детенышей, в то время как концентрации тестостерона и эстрадиола возрастали. У новозеландского белого кролика была показана сходная взаимосвязь между уровнем половых стероидных гормонов и некоторыми паттернами гнездостроительной активности в течение лактации, которая в наибольшей степени отражает материнскую заботу для данного вида (González-Mariscal et al., 1994, 2007).

У домашних кошек мы также выявили положительную связь продолжительности кормления и вылизывания котят с уровнем кортизола и тестостерона (последний только с вылизыванием) у самок. Это согласуется с работами, в которых была проанализирована зависимость между уровнем глюкокортикоидов и сосанием (Flint et al., 1984; Walker et al., 1992; Casey, Plaut, 2007). Лактация является состоянием, при котором ГГНС обладает низкой реактивностью, но в

отличие от беременности, это происходит благодаря сосанию детенышей. Будучи мощным нейроэндокринным стимулом, сосание повышает секрецию пролактина и окситоцина, необходимых для производства молока, и увеличивает секрецию гонадотропина. Кроме того, сосание стремительно повышает секрецию АКТГ и кортикостерона. Функциональное значение этих ГГНС ответов на сосание, видимо, связано с важным воздействием глюкокортикоидов на клетки, секретирующие молоко, и регуляцией уровня метаболизма, при котором организм затрачивает большую часть энергии на производство молока (Walker et al., 1992). Исходя из всего вышеизложенного, авторы делают вывод, что адренокортикальная система лактирующих самок функционирует нормально, несмотря на возрастающие базальные концентрации АКТГ и кортикостерона, и притупляет ответы на стресс. Вероятно, это связано с частотой и/или интенсивностью сосательных стимулов от детенышей (Walker et al., 1992).

В другом исследовании проверяли влияние введения глюкокортикоидов на продлевание лактации у крыс (Flint et al., 1984). Импланты с кортикостероном предотвращали снижение объемов молока в конце лактации, когда ее удлиняли с помощью замены подросших выводков на детенышей младшего возраста. При этом оказалось, что кортизол сдерживает выход молока из молочных желез, что приводит к застою молока, а объем молока существенно увеличивается за счет инъекций окситоцина. Параллельно кортикостерон увеличивает общее содержание РНК в молочной железе и активность липопротеиновой липазы. Таким образом, кортикостероиды увеличивают количество молока в течение продленной лактации, особенно с помощью подавления анаболической активности в жировой ткани (Flint et al., 1984).

Кроме того, согласно анализу литературных данных о роли глюкокортикоидов в секреторной активации и секреции молока (Casey, Plaut, 2007), доказано, что глюкокортикоиды:

1. Стимулируют развитие ультраструктурных компонентов (гранулярная эндоплазматическая сеть и непроницаемые перегородки), необходимых для обильного синтеза и секреции компонентов молока, а также экспрессии рецепторов пролактина.
2. Играют прямую и косвенную роли в регулировании экспрессии генов молочных белков – WAP and β -casein.
3. Играют роль в регулировании экспрессии энзимов, которые контролируют липогенезис и синтез лактозы.
4. Регулируют производство и смену внеклеточного матрикса, возможно, влияя на сохранение жизнеспособности и функции молочных секреторных клеток.

Таким образом, уровень кортизола в период лактации является важным фактором, способствующим ее успешному протеканию, поскольку не только регулирует секрецию молока, но и способствует поддержанию контакта между самками и их потомством.

Физиологическая и поведенческая изменчивость особей характеризуется высокой степенью фенотипической пластичности, что делает довольно трудным обобщение результатов от выборок малого размера и между видами (Dufty et al., 2002). Зачастую подобные работы выполняются на одних и тех же видах и одними и теми же научными группами, что еще больше осложняет интерпретацию имеющихся данных и их сравнение с полученными ранее. Тем не менее, наши результаты вполне согласуются с уже известными работами и дополняют их информацией о гормональной регуляции материнского поведения у млекопитающих.

6. КЛИНИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КРОВИ САМОК

Одним из наиболее распространенных способов проверки состояния здоровья животных, в том числе активности иммунной системы, является клинический анализ крови. Подсчет общего количества лейкоцитов и определение лейкоцитарной формулы считается доступным способом измерения стрессорных воздействий у животных, поскольку описана связь между отдельными типами лейкоцитов и уровнем глюкокортикоидов (Nunn et al., 2003; Davis et al., 2008). Существует достаточно много разрозненных исследований гематологических показателей диких кошачьих и зачастую они выполнены одними и теми же авторами (Currier, Russell, 1982; Kocan et al., 1985; Fuller et al., 1985; Akuzawa et al., 1987; Caro et al., 1987; Heidt et al., 1988; Beltran et al., 1991; Weaver, Johnson, 1995; Dunbar et al., 1997; Marco et al., 2000; Prihirunkit et al., 2007; Erasmus, 2008; Salakij et al., 2008a,b; Pastor et al., 2009; Salakij et al., 2009; Moen et al., 2010; Salakij et al., 2010; Salakij et al., 2011; Shrivastav, Singh, 2012; Serieys et al., 2013; Goettling et al., 2016). Для домашней кошки хорошо известны нормы значений клинических показателей крови (Мейер, Харви, 2007), которые являются модельными для всех кошачьих и, как правило, существенно не отличаются от них. Однако работ, посвященных изменениям в клинической картине крови в период репродуктивной активности животных, особенно самок, практически нет.

В соответствии с этим, мы решили проследить динамику клинических показателей крови у самок домашней кошки в течение лактации и определить, взаимосвязаны ли они с их материнским поведением, физиологическим состоянием и количеством детенышей в выводке.

6.1. Материалы и методы

Заборы крови у самок проводили в период беременности и лактации: до спаривания, в 15 дней беременности, после родов (1-2 сутки) и затем каждые 2 недели в течение 10 недель. Для проведения клинического анализа крови и подсчета лейкоцитарной формулы собирали цельную кровь (0.25 мл) в пробирки с EDTA (Canfield, 1998). Клинический анализ крови самок проводили на автоматическом гемоанализаторе Abacus junior vet (Diatron, Австрия) в течение часа после сбора образцов, одновременно изготавливая мазки крови.

Мазок делали, помещая небольшую каплю крови на один край предметного стекла и распределяя ее по стеклу с помощью шпателя или другого предметного стекла. После этого мазку давали время высохнуть, после чего фиксировали 100% метанолом. Окрашивание мазков проводили по методу Романовского с помощью красителя, состоящего из смеси эозина и окисленного метиленового синего (азура). Краску разводили дистиллированной водой в соотношении 1:10 и наносили на мазок по капле, заполняя все пространство мазка. Краску оставляли на мазке на 20 минут, после чего смывали проточной водой и оставляли мазок сохнуть (Мейер, Харви, 2007).

Лейкоцитарную формулу на мазках крови определяли с помощью микроскопа Leica DM5000 B (Leica Microsystems, Германия/Швейцария). Подсчет лейкоцитов разных типов проводили на увеличении 1000х, предварительно нанеся на мазок каплю эмерсионной жидкости. Для относительного дифференциального подсчета лейкоцитов последовательно просматривали 100 клеток преимущественно в центральной части мазка и определяли процентную долю каждого типа лейкоцитов (лимфоциты, моноциты, эозинофилы, базофилы, сегментоядерные и палочкоядерные нейтрофилы) (Мейер, Харви, 2007).

6.2. Результаты

Для оценки иммунного статуса организма самок в течение лактации мы проанализировали клеточный состав крови. Общее количество эритроцитов в крови самок достоверно изменялось в период выращивания потомства (рис. 19) ($F: N=20, df=6, T=29.22, p=0.000$), как и уровень гемоглобина (рис. 20) ($F: N=15, df=6, T=21.58, p=0.001$). Причем минимальные значения данных показателей приходились на момент родов (т.е. после родов) (6.63 ± 0.27 млрд/мл и 126.10 ± 3.13 г/л соответственно). Для гематокрита значимых различий обнаружено не было (рис. 20) ($F: p>0.05$).

Причем общее количество эритроцитов у самок положительно коррелировало с уровнем гемоглобина ($S: N=7, R=0.89, p=0.01$), который в свою очередь был положительно взаимосвязан с гематокритом ($S: N=7, R=0.86, p=0.01$). Общее количество эритроцитов также положительно коррелировало с гематокритом, но на уровне тенденции ($S: N=7, R=0.71, p=0.07$).

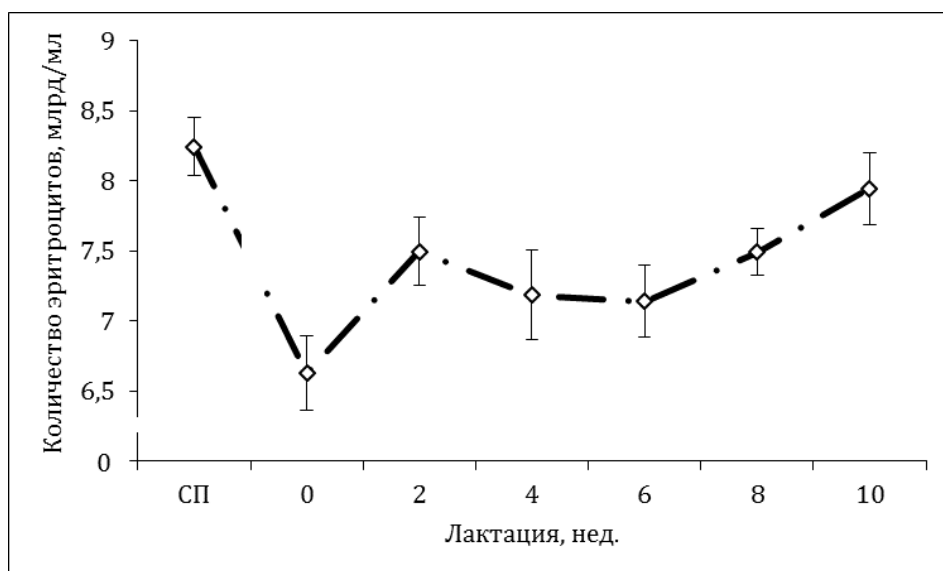


Рис. 19. Динамика количества эритроцитов у самок в период лактации.

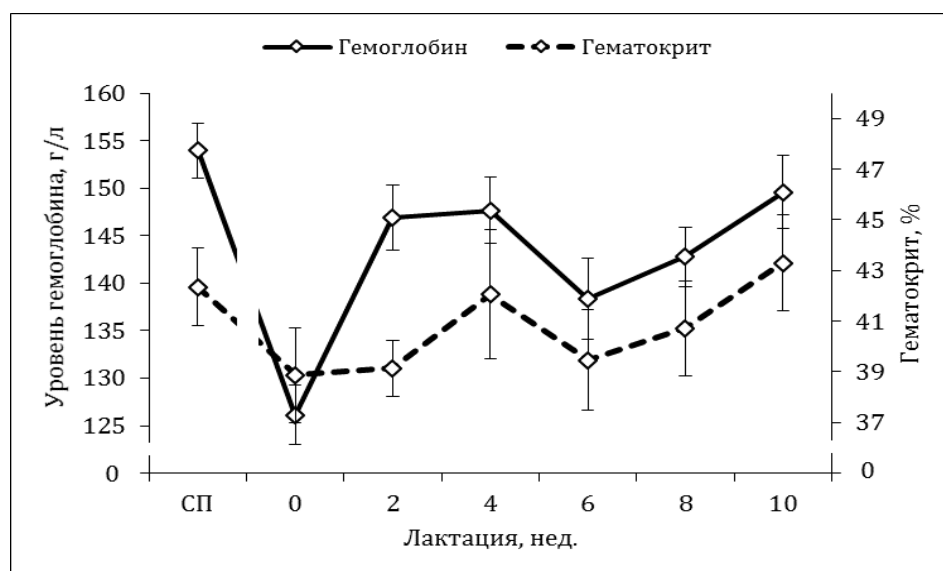


Рис. 20. Динамика уровня гемоглобина и гематокрита у самок в период лактации.

Анализ влияния размера выводка на показатели крови, контролирующие ее насыщаемость кислородом, выявил достоверную отрицательную корреляцию на индивидуальном уровне только между уровнем гемоглобина и количеством родившихся детенышей (рис. 21) (S: N=16, R=-0.63, p=0.01).

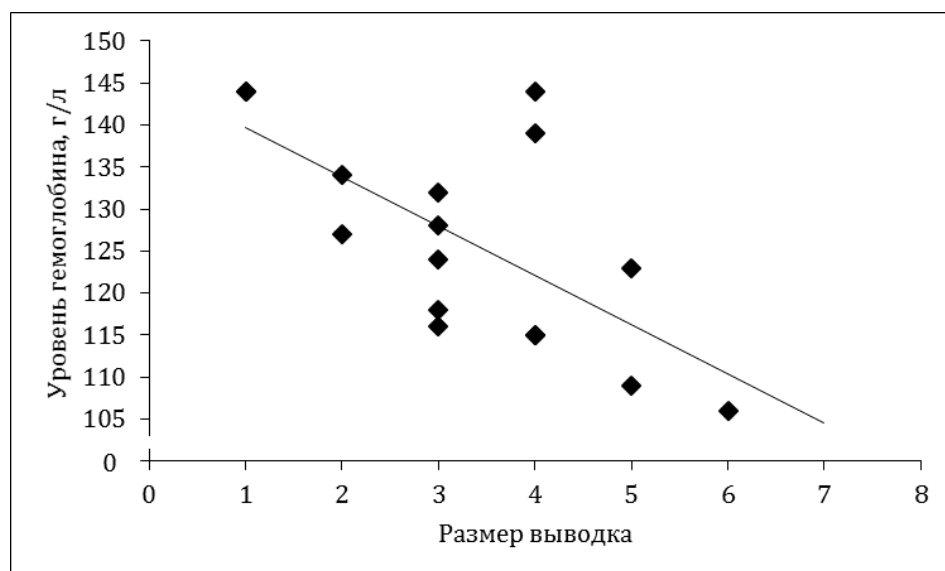


Рис. 21. Взаимосвязь уровня гемоглобина у самок с размером выводка после родов.

При разделении выборки на две группы в зависимости от размера выводка различий в общем количестве эритроцитов, уровне

гемоглобина и значения гематокрита для самок с мелкими и крупными выводками выявлено не было (MW: $p>0.05$). Тем не менее, у самок с мелкими выводками количество эритроцитов в 4 недели лактации было выше, чем у самок с крупными выводками (7.64 ± 0.40 и 6.78 ± 0.48 млрд/мл соответственно) (рис. 22). Значение гематокрита также было несколько выше у самок с мелкими выводками после родов и в 4 недели лактации (40.4 ± 2.1 и 36.9 ± 3.3 ; 45.4 ± 2.8 и 38.3 ± 4.3 % соответственно) (рис. 23). Уровень гемоглобина при этом у самок в обеих группах был практически идентичным (рис. 24). Таким образом, более низкие показатели у самок с крупными выводками отражают сниженную возможность движения кислорода по их организму в течение первого месяца лактации.

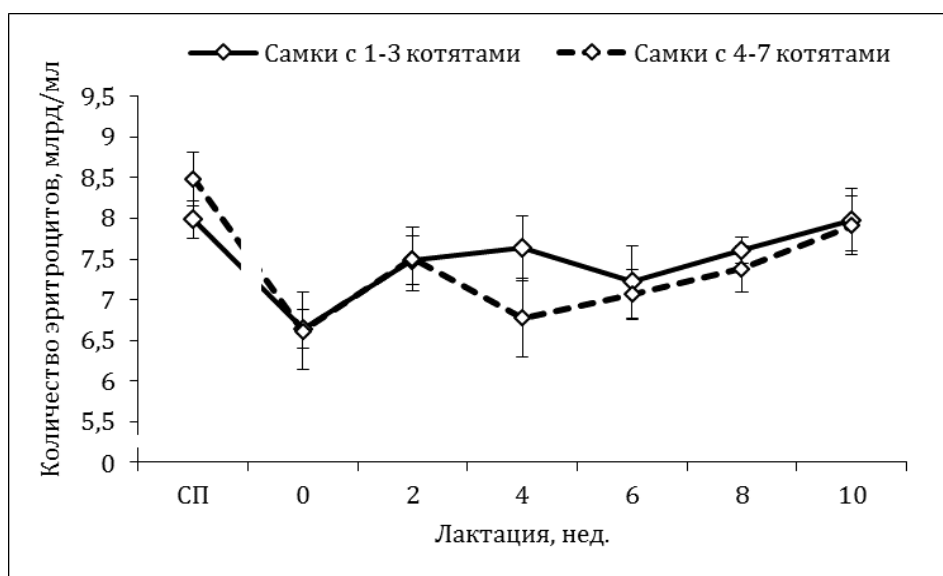


Рис. 22. Динамика количества эритроцитов у самок с мелкими и крупными выводками.

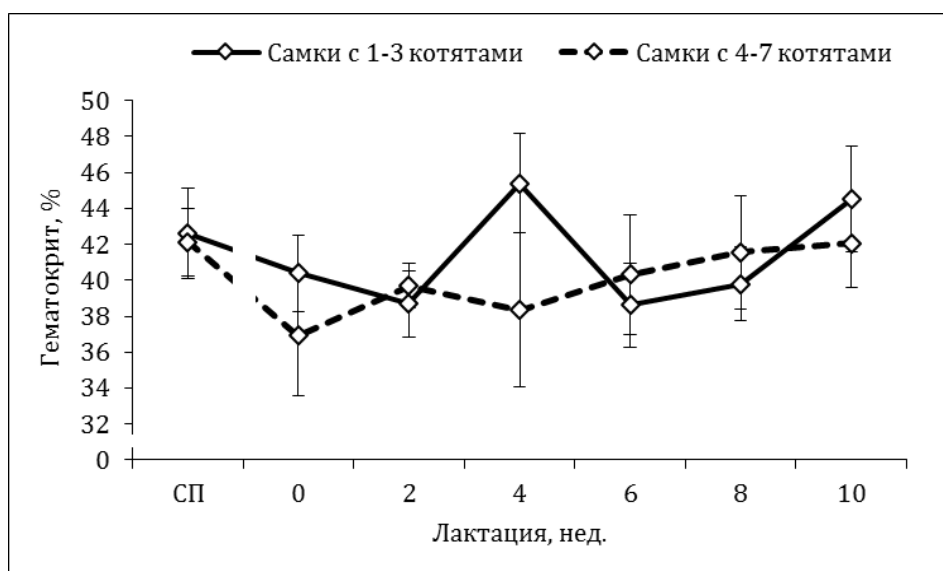


Рис. 23. Динамика гематокрита у самок с мелкими и крупными выводками.

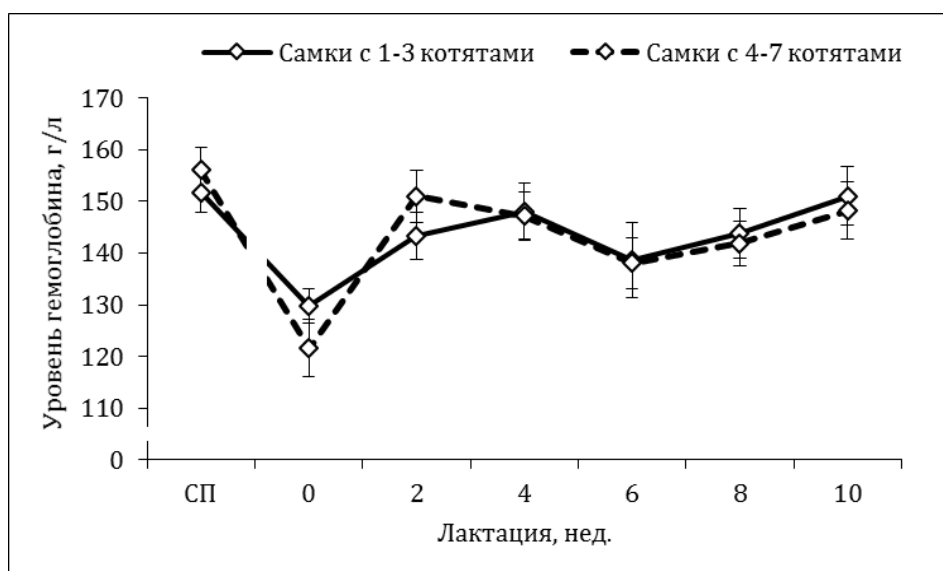


Рис. 24. Динамика уровня гемоглобина у самок с мелкими и крупными выводками.

Достоверных различий в динамике общего количества лейкоцитов, в крови у самок, играющих основную роль в иммунной защите организма, как и в соотношении нейтрофилов к лимфоцитам в период выращивания потомства обнаружено не было (рис. 25) ($F: p > 0.05$). Однако в 4 недели лактации общее число лейкоцитов было отрицательно связано с размером выводка, что указывает на снижение иммунитета самок с крупными выводками к этому моменту (рис. 26) ($S:$

N=21, R=-0.43, p=0.049). Подобная тенденция также сохранялась еще и в 6 недель лактации (S: N=21, R=-0.40, p=0.075).

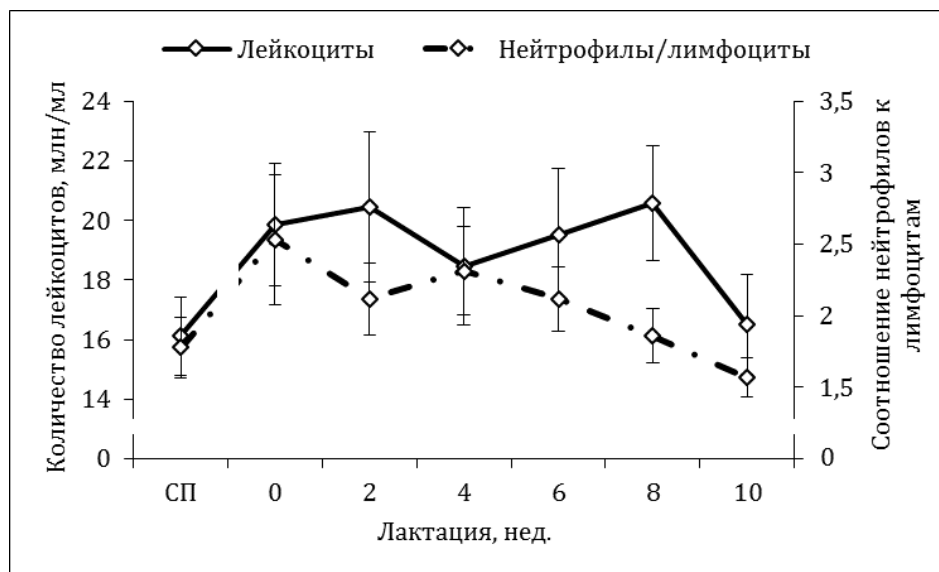


Рис. 25. Динамика количества лейкоцитов и соотношения нейтрофилов к лимфоцитам у самок в период лактации.

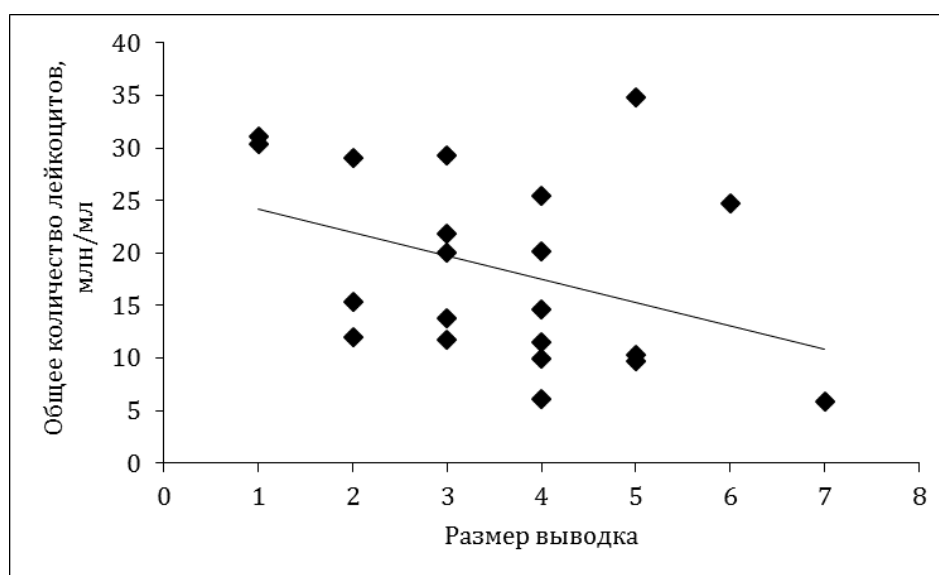


Рис. 26. Взаимосвязь количества лейкоцитов у самок с размером выводка в 4 недели лактации.

При разделении выборки на две группы с учетом размера выводка было показано, что у самок с мелкими выводками общее количество лейкоцитов в среднем выше в период с 2 до 6 недель лактации (период наибольших энергетических затрат), чем у самок с крупными выводками (22.36 ± 3.48 и 16.86 ± 2.65 млн/мл соответственно) (рис. 27).

Причем в 4 недели лактации различия были близки к достоверным (MW: $N_1=10$, $N_2=11$, $U=30$, $Z=1.76$, $p=0.085$). Для соотношения нейтрофилов к лимфоцитам различий выявлено не было (MW: $p>0.05$), хотя в среднем после родов у самок с крупными выводками значение было почти в 2 раза выше, чем у самок с мелкими выводками (3.23 ± 0.81 и 1.76 ± 0.15 соответственно), что может являться подтверждением стрессорного воздействия более длительного процесса родов.

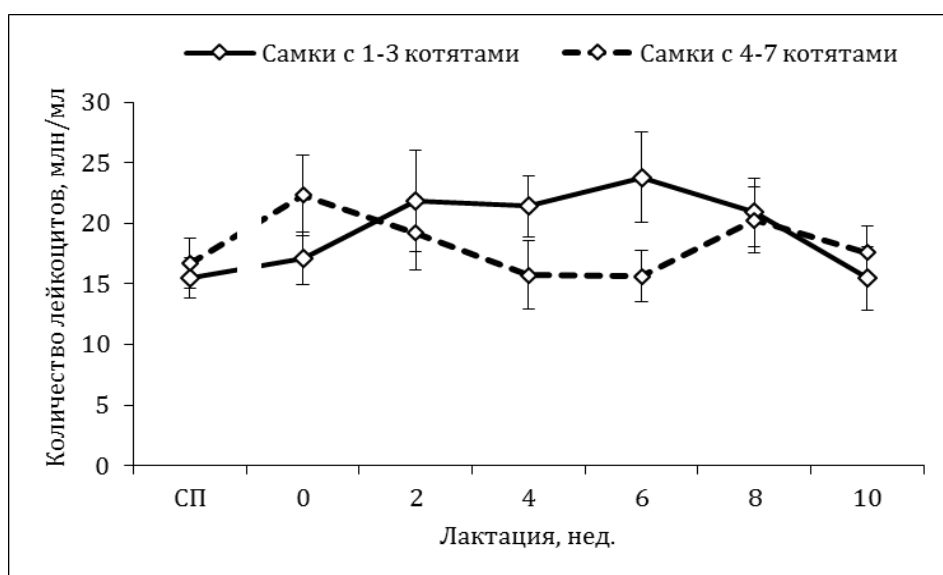


Рис. 27. Динамика количества лейкоцитов у самок с мелкими и крупными выводками.

Детальный анализ лейкоцитарной формулы самок также не выявил достоверных различий в доле лимфоцитов и сегментоядерных нейтрофилов (основные параметры соотношения лимфоцитов к нейтрофилам, т.к. палочкоядерные нейтрофилы встречаются очень редко) (рис. 28) (F : $p>0.05$), хотя доля лимфоцитов постепенно возрастала в течение лактации (с 31.1 ± 2.4 до 37.4 ± 2.6 %), а доля сегментоядерных нейтрофилов, наоборот, снижалась (с 60.3 ± 2.4 до 52.4 ± 2.3 %). Доли моноцитов и эозинофилов, способных к фагоцитозу чужеродных частиц в крови, достоверно изменялись у самок в период выращивания потомства (рис. 29) (F : $N=20$, $df=6$, $T=31.44$, $p=0.000$ и $N=20$, $df=6$, $T=16.65$, $p=0.01$ соответственно). Доля моноцитов постепенно

уменьшалась более, чем в 3 раза с момента родов до 10 недель лактации в соответствии с референсными значениями (с 2.1 ± 0.4 до 0.6 ± 0.2 %). Доля эозинофилов увеличивалась почти в 2 раза в первые две недели лактации (с 6.0 ± 0.7 до 11.4 ± 1.2 %), затем немного снижалась к 4 неделям (до 8.6 ± 0.8 %) и далее оставалась примерно на одном уровне, что отражает периоды ослабления иммунной защиты организма самок и большей восприимчивости к патогенам.

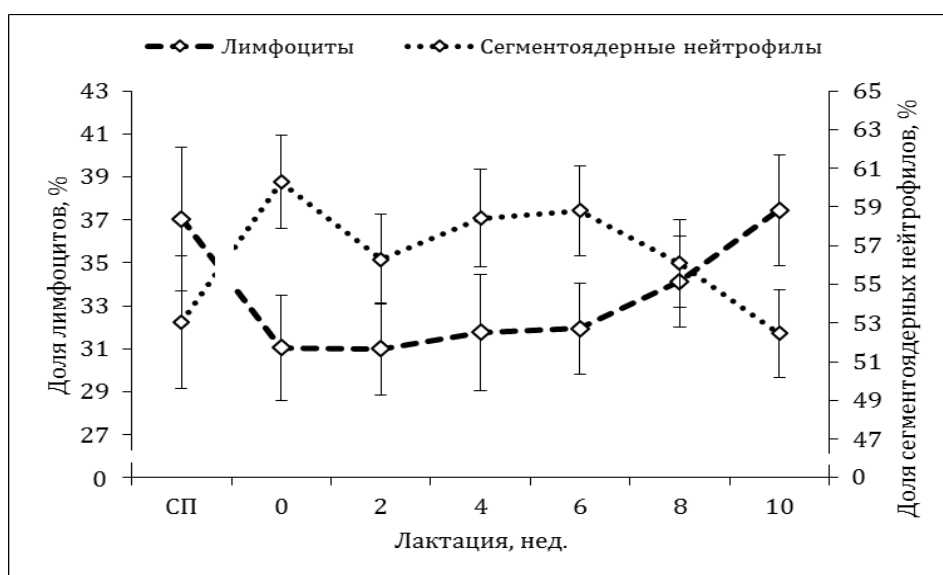


Рис. 28. Динамика доли лимфоцитов и сегментоядерных нейтрофилов у самок в период лактации.

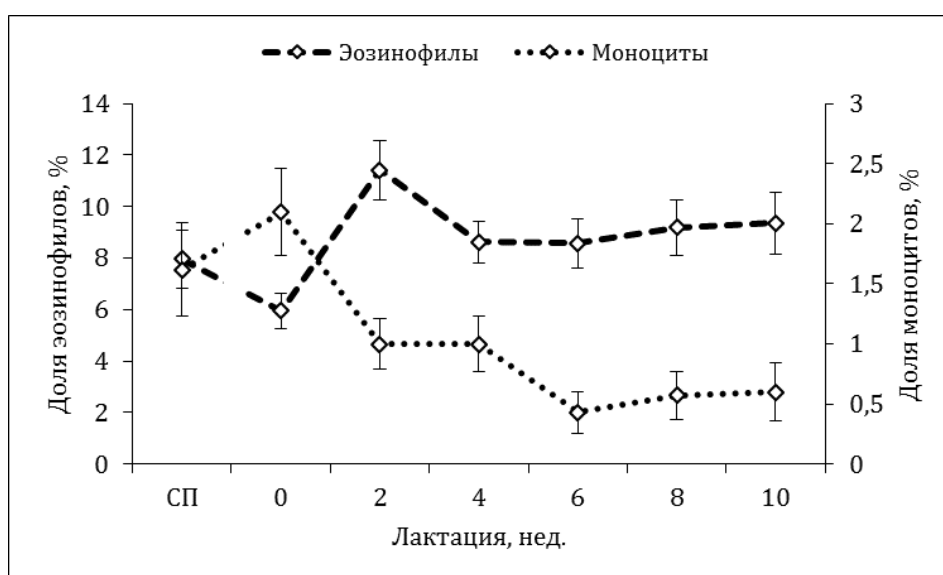


Рис. 29. Динамика доли эозинофилов и моноцитов у самок в период лактации.

Причем на индивидуальном уровне доля эозинофилов у самок отрицательно коррелировала с размером выводка именно в 6 недель лактации, т.е. в начале периода отлучения детенышей (рис. 30) (S: N=21, R=-0.52, p=0.02).

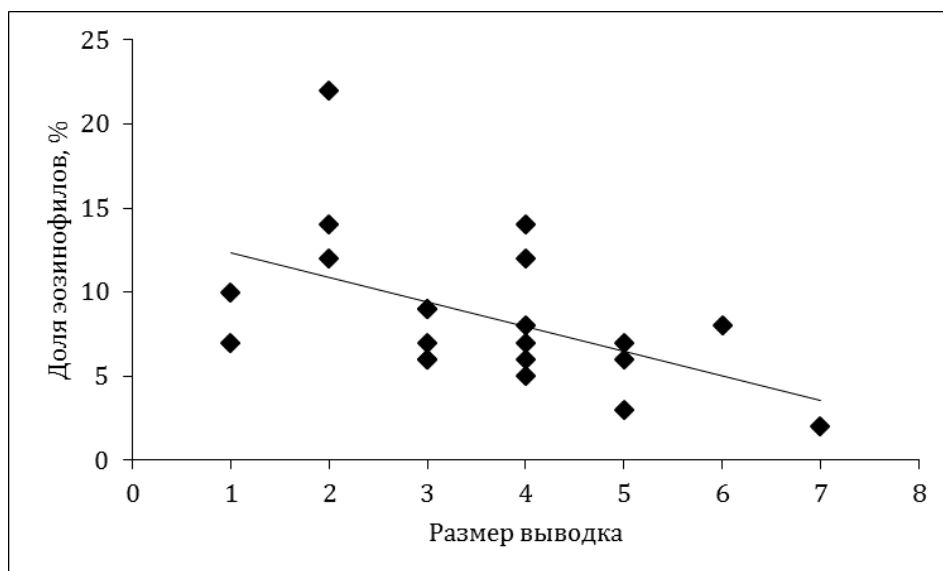


Рис. 30. Взаимосвязь доли эозинофилов у самок с размером выводка в 6 недель лактации.

При разделении выборки на две группы в зависимости от размера выводка была также обнаружена тенденция в 2 недели лактации (рис. 31): у самок с крупными выводками доля эозинофилов была выше, чем у самок с мелкими выводками (13.4 ± 1.5 и 9.2 ± 1.5 % соответственно) (MW: $N_1=10$, $N_2=11$, $U=29.5$, $Z=-1.80$, $p=0.07$).

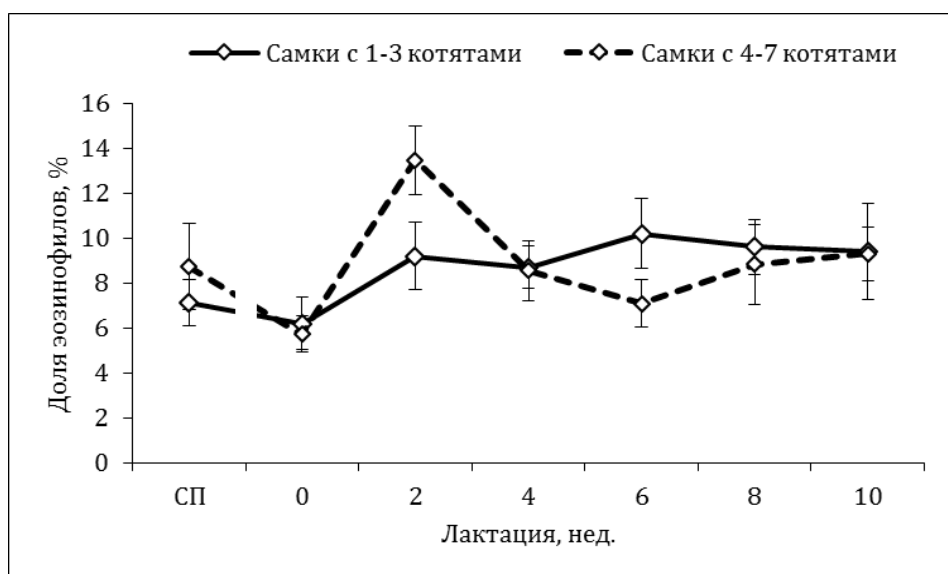


Рис. 31. Динамика доли эозинофилов у самок с мелкими и крупными выводками.

Взаимосвязь материнского поведения с клинической картиной крови самок как индикатором их физиологического состояния практически не изучена. В нашей работе соотношение нейтрофилов к лимфоцитам у самок домашней кошки положительно коррелировало с продолжительностью кормления и вылизывания детенышей в течение всего периода лактации (рис. 32) ($S: N=6, R=0.83, p=0.04$): значения всех трех параметров постепенно снижались по мере взросления детенышей.

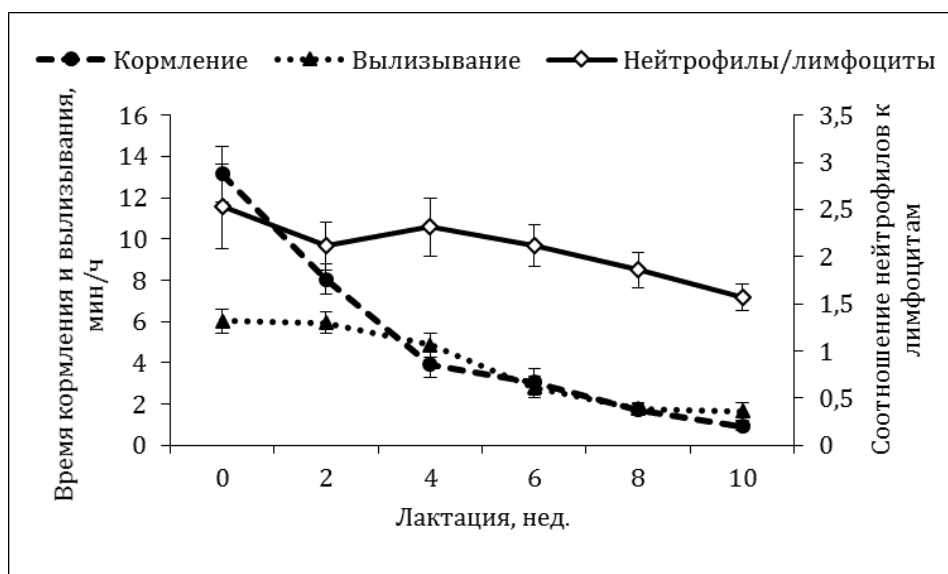


Рис. 32. Взаимосвязь продолжительности кормления и вылизывания котят с соотношением нейтрофилов к лимфоцитам у самок в период лактации.

Изменения в картине крови у самок домашней кошки отражали последствия проявления материнской заботы и на индивидуальном уровне. После родов продолжительность вылизывания котят положительно коррелировала с общим числом лейкоцитов (рис. 33) и отрицательно – с долей эозинофилов у самок (S: N=15, R=0.53, p=0.04 и N=15, R=-0.52, p=0.048 соответственно).

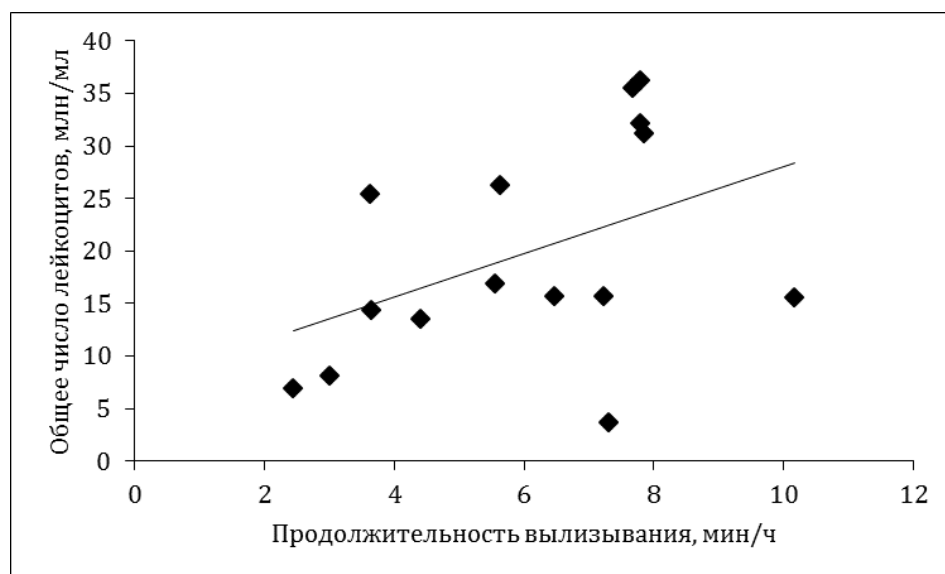


Рис. 33. Взаимосвязь продолжительности вылизывания и общего количества лейкоцитов у самок после родов.

В 2 недели лактации с общим числом лейкоцитов также положительно коррелировали время, которое самки проводили с котятами и изменение массы тела у самок (рис. 34) (S: N=14, R=0.67, p=0.01 и N=21, R=0.54, p=0.01 соответственно). В 4 недели лактации с общим числом лейкоцитов у самок, по-прежнему, положительно коррелировала продолжительность вылизывания котят, но уже на уровне тенденции (S: N=14, R=0.53, p=0.05).

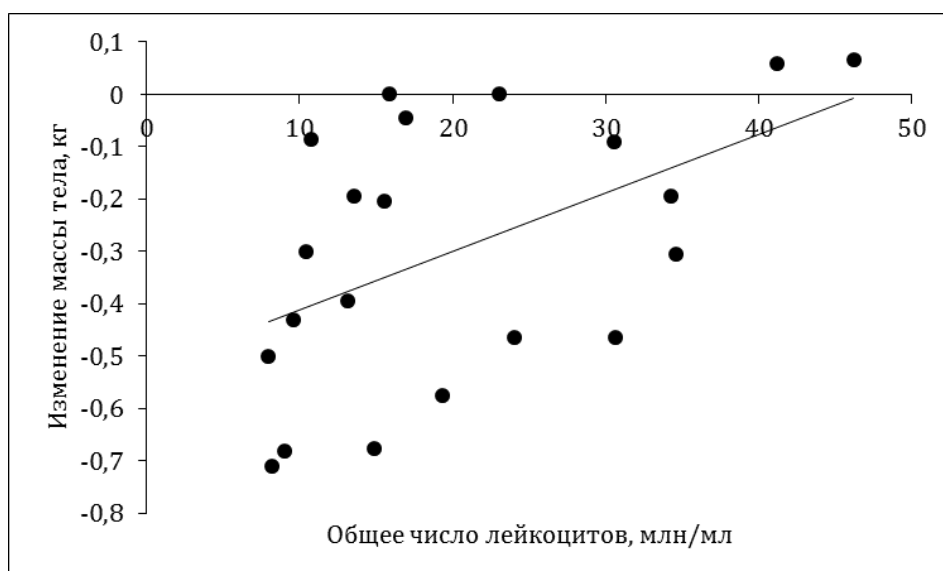


Рис. 34. Взаимосвязь общего количества лейкоцитов и изменений в массе тела у самок к 2 неделям лактации.

В 6 недель лактации время, которое самки проводили с котятми, было отрицательно связано с соотношением нейтрофилы/лимфоциты ($S: N=8, R=-0.71, p=0.047$). Испытываемые самками нагрузки в связи с затратами на выращивание потомства также отражает связь параметров с размером выводка: уровни кортизола и эстрадиола положительно коррелировали с долей эозинофилов в крови самок (рис. 35) ($S: N=21, R=0.48, p=0.03$ и $N=21, R=0.52, p=0.02$ соответственно).

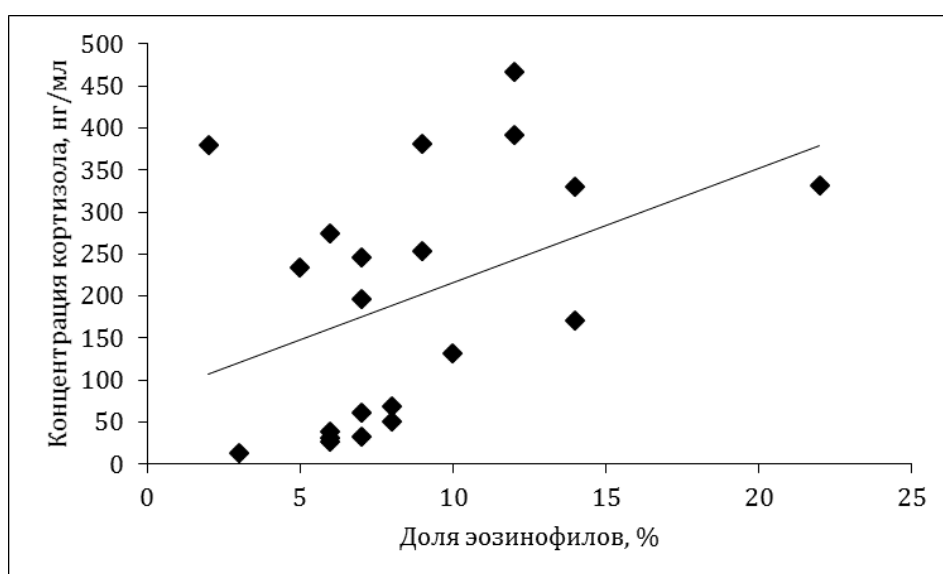


Рис. 35. Взаимосвязь уровня кортизола и доли эозинофилов у самок в 6 недель лактации.

6.3. Обсуждение

Анализ клинической картины крови позволяет многое узнать о состоянии здоровья животных и их подверженности стрессу и чрезмерным физиологическим нагрузкам (Nunn et al., 2003; Davis et al., 2008). Исследования, рассматривающие изменения в клинической картине крови в период репродуктивной активности, выполнены в основном на различных видах лабораторных и сельскохозяйственных животных (Mbassa, Poulsen, 1991; Ross et al., 1993; Azab, Abdel-Maksoud, 1999; El-Sherif, Assad, 2001; de Rijk et al., 2002; Joksimović-Todorović et al., 2010a,b; Davidović et al., 2011; Saeed et al., 2011; Hefnawy et al., 2011; Abu El-Ella, Kommonna, 2013).

Общее количество эритроцитов, уровень гемоглобина и гематокрит являются взаимосвязанными параметрами (Thrall et al., 2012), что также подтверждается нашими данными. В период лактации у самок домашней кошки данные показатели были в пределах референсных величин. Низкие значения сразу после родов обусловлены естественным снижением данных параметров на последних сроках беременности вследствие гидремии (псевдоанемии), при которой число форменных элементов и гемоглобина остается прежним, но увеличивается объём жидкой части крови (Mbassa, Poulsen, 1991; Azab, Abdel-Maksoud, 1999; de Rijk et al., 2002).

Наблюдаемая гидремия может иметь важное физиологическое значение, поскольку снижает вязкость крови, существенно увеличивая таким образом кровоток в малых кровеносных сосудах (Guyton, Hall, 2015). Это в свою очередь может способствовать улучшению кровотока через плаценту с целью более активной передачи питательных веществ и кислорода плоду (Pere et al., 1996). Вероятно, с этим также связано и понижение уровня гемоглобина после родов у самок домашней кошки с крупными выводками: чем больше плодов, тем больше клеток было им

передано. Кроме того, это может быть связано со значительными потерями жидкости во время родов (Azab, Abdel-Maksoud, 1999).

В дальнейшем общее количество эритроцитов, уровень гемоглобина и гематокрит у самок домашней кошки постепенно возрастали, возвращаясь к значениям, предшествующим беременности. Подобная картина наблюдалась и у некоторых видов копытных (Mbassa, Poulsen, 1991; Azab, Abdel-Maksoud, 1999).

Общее число лейкоцитов в период лактации у самок домашней кошки также находилось в пределах нормы и существенно не изменялось, что согласуется с данными, полученными на копытных (Mbassa, Poulsen, 1991; Azab, Abdel-Maksoud, 1999). Однако к 4 неделям лактации количество лейкоцитов у самок было тем меньше, чем больше котят было в выводке, что может свидетельствовать о существенной нагрузке на организм самки и ухудшении ее физиологического состояния. В пользу этого также говорит тот факт, что у самок с крупными выводками количество лейкоцитов в среднем было ниже, чем у самок с мелкими выводками со 2-й по 6-ю недели лактации. По-видимому, существенные затраты на размножение и выкармливание потомства оказывали существенное влияние на состояние иммунной системы самок.

Соотношение нейтрофилов к лимфоцитам у самок домашней кошки было существенно выше нормы после родов. Подобные результаты также были описаны у овец и коз (Vihan, Rai, 1987). Это может быть вызвано тем, что процесс родов сам по себе является довольно стрессорным для самок, что и отражается на картине крови. Отмечено, что во время стрессовых воздействий и сразу после него соотношение нейтрофилов к лимфоцитам у млекопитающих существенно возрастает (Burguez et al., 1983; Gross, Siegel, 1983). В дальнейшем соотношение нейтрофилов к лимфоцитам постепенно снижалось к 10 неделям

лактации, достигая значений, предшествующих беременности. При этом доля лимфоцитов и сегментоядерных нейтрофилов была в норме на протяжении всей лактации, что, возможно, объясняет недостоверные изменения соотношения в этот период. Доля моноцитов также укладывалась в норму, в то время как доля эозинофилов у самок домашней кошки была в 2-3 раза выше нормы на протяжении всего периода лактации. Предполагается, что эозинофилы прежде всего отвечают за аллергические реакции организма и защиту против макропаразитов, например, гельминтов (Maxwell, 1987; Kiesecker, 2002). Отследить заражение паразитами в наших условиях было крайне сложно, и мы можем только предполагать, что более высокое число эозинофилов у самок с крупными выводками может быть связано с увеличением, например, интенсивности гельминтных инвазий у таких самок в период лактации.

Изменения в концентрациях стероидных гормонов в период выращивания детенышей могут воздействовать и на функциональность иммунных ответов, и на развитие лейкоцитов (Grossman 1984, 1985; Tanriverdi et al., 2003). Например, глюкокортикоиды отвечают за мобилизацию ресурсов организма, их уровень в период размножения возрастает, что в конечном счете приводит к подавлению иммунитета (Dhabhar, McEwen, 1999; Dhabhar, 2000). Было также показано, что тестостерон сильно влияет на иммунную функцию и у размножающихся, и у неразмножающихся особей (Duffy et al., 2000; Casto et al., 2001). Двойное действие этих гормонов на размножение и иммунную систему может регулировать распределение ресурсов между конкурирующими системами.

Исследования сельскохозяйственных и лабораторных животных, а также человека показали, что после введения кортизола или синтетических глюкокортикоидов (гидрокортизон, дексаметазон,

преднизолон) происходит заметное увеличение числа лейкоцитов в течение 1-2 часов (Dhabhar et al., 1995). Эти агенты провоцируют нейтрофилию или лимфопению, или и то, и другое у крупного рогатого скота, свиней, лошадей, дельфинов-бутылконосов, крыс, мышей, морских свинок и человека (см. обзор Davis et al., 2008). Подобные опыты также были проведены с использованием адренокортикотропного гормона (АКТГ), который стимулирует выброс глюкокортикоидов из надпочечников. Воздействие АКТГ увеличивало соотношение нейтрофилов и лимфоцитов у лошадей (Rossdale et al., 1982) и кабанов (Bilandžić et al., 2006), возможно, благодаря эффекту секреции глюкокортикоидов.

Многие исследования также показали, что высокие концентрации тестостерона и эстрадиола влияют на различные аспекты иммунной функции, например, клеточный и гуморальный ответ (Duffy et al., 2000; Bilbo, Nelson, 2001; Casto et al., 2001; Hughes, Randolph, 2001; McMurray, 2001). Однако исследование на американском певчем воробье (*Melospiza melodia*) предполагают, что эта регуляция не абсолютна. Тестостерон подавляет иммунную систему не напрямую, а с помощью стресс-опосредованного подавления иммунитета или распределения ресурсов (Owen-Ashley et al., 2004).

В данной работе были обнаружены разнообразные взаимосвязи между интенсивностью материнского поведения, уровнем стероидных гормонов и клиническими показателями крови у самок в течение всего периода лактации. Так, продолжительность кормления и вылизывания положительно коррелировала с соотношением нейтрофилов к лимфоцитам и отрицательно – со значением гематокрита. Концентрации эстрадиола и тестостерона возрастали, в то время как соотношение нейтрофилов к лимфоцитам снижалось в течение лактации. Уровень обоих половых гормонов достоверно отрицательно

коррелировал с долей сегментоядерных нейтрофилов, а уровень тестостерона также и с долей лимфоцитов. Большинство подобных корреляций подтверждалось и на индивидуальном уровне. Однако работ, рассматривающих одновременно поведенческие, гормональные и иммунологические параметры материнской заботы практически не существует, что крайне затрудняет анализ полученных нами данных.

Например, сокращение упитанности тела у самок в пик лактации само по себе обуславливает снижение иммунитета, поскольку работы на прерийной полевке (*Microtus ochrogaster*) и сибирском хомяке (*Phodopus sungorus*) показали, что хирургическое удаление жира снижает иммунную способность (Demas et al., 2003). Механизм этого эффекта может включать изменения в циркулирующем уровне лептина, поскольку это прямое воздействие на иммунные клетки, стимулирующие Т-клеточный иммунитет, фагоцитоз, производство цитокинов и гемопоэз, что приводит к ухудшению восприимчивости к атакам инфекций. Существуют данные о том, что количество эритроцитов положительно коррелирует с массой тела у пиренейских рысей (Beltran et al., 1991). Предполагается также, что прогестерон участвует в иницировании повышенного эритропоэза (de Rijk et al., 2002). Тем не менее, имеющиеся данные отрывочны и не позволяют полностью разобраться в том, как это отражается на проявлении материнского поведения.

7. МАССА ТЕЛА САМОК И ДЕТЕНЫШЕЙ

7.1. Динамика массы тела самок

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

Мы ожидали более значительного снижения массы тела самок в течение лактации у тех животных, которые выращивали более крупные выводки.

7.1.1. Материалы и методы

Взвешивание самок проводили в период беременности и лактации: до спаривания, после родов (1-2 сутки) и далее каждые две недели в течение 10 недель. Животных взвешивали с помощью электронных весов RST Sweden с точностью до 10 г для контроля динамики массы тела.

7.1.2. Результаты

Проведенный нами анализ показал, что в период лактации у самок домашней кошки масса тела изменялась достоверно (F : $N=20$, $df=6$, $T=41.47$, $p=0.000$), достигая максимальных значений к моменту родов (т.е. после родов: 3.58 ± 0.10 кг) и снижаясь впоследствии к 4 неделям (3.12 ± 0.09 кг) (рис. 36). Изменения массы тела самок («прирост») по мере взросления детенышей также значимо различались (F : $N=20$, $df=4$,

$T=20.84$, $p=0.000$). Наиболее существенные потери массы тела происходили в первые 4 недели лактации (-0.46 ± 0.07 кг), которые впоследствии интенсивно восстанавливались в последующие две недели (0.12 ± 0.06 кг) (рис. 36).

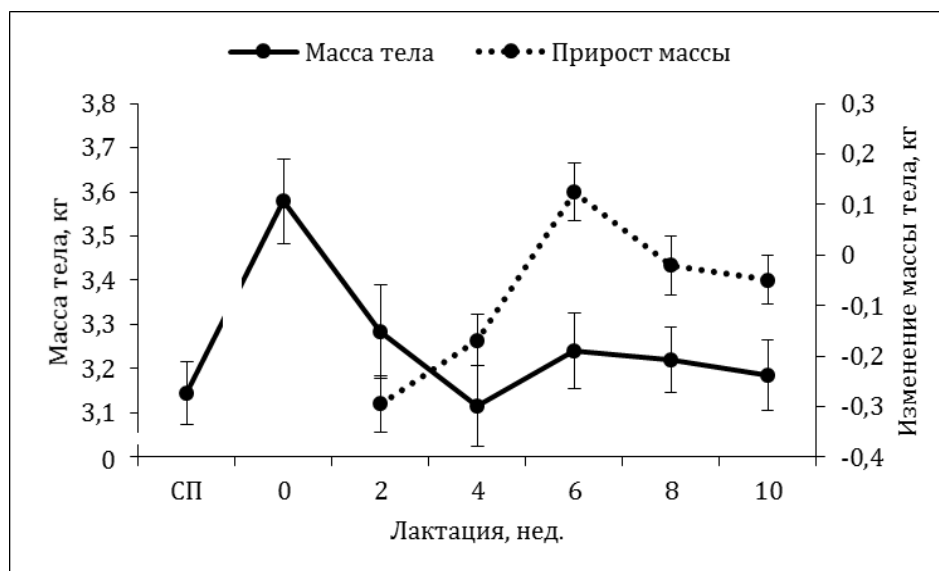


Рис. 36. Динамика массы тела и ее изменений у самок в период лактации.

Предполагаемых различий, связанных с размером выращиваемого выводка, в массе тела самок и ее изменениях выявлено не было (рис. 37, 38) (S , MW : $p>0.05$). Тем не менее, масса тела у самок с крупными выводками в среднем снижалась более значительно к 4 неделям лактации, чем у самок с мелкими выводками (на 0.56 ± 0.13 и 0.36 ± 0.05 кг соответственно), и более интенсивно восстанавливалась в последующие две недели (прибавка на 0.18 ± 0.08 и 0.06 ± 0.09 кг соответственно). На индивидуальном уровне изменения в массе тела самок («прирост») положительно коррелировали с размером выводка именно в 6 недель лактации (S : $N=21$, $R=0.44$, $p=0.04$), что предполагает начало восстановления энергетических ресурсов материнского организма.

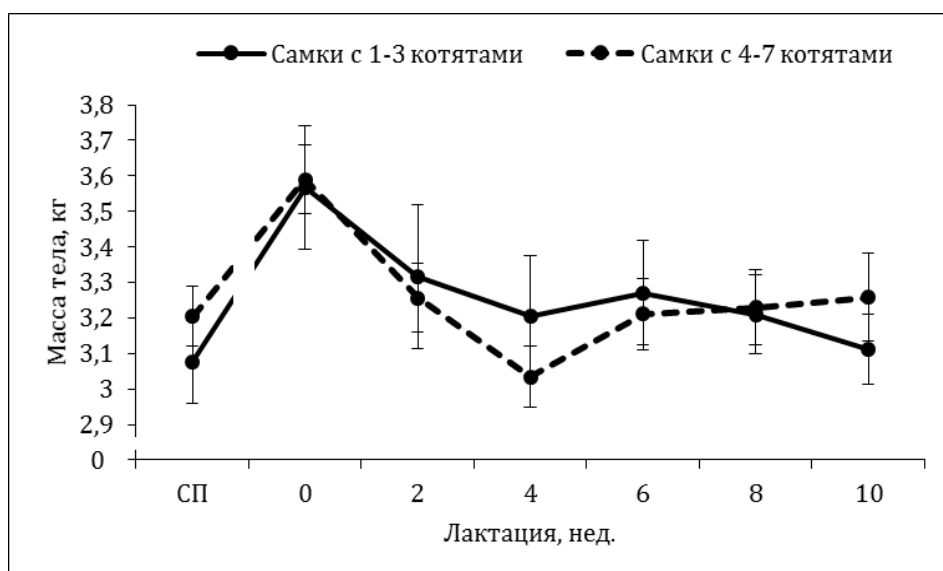


Рис. 37. Динамика массы тела у самок с мелкими и крупными выводками.

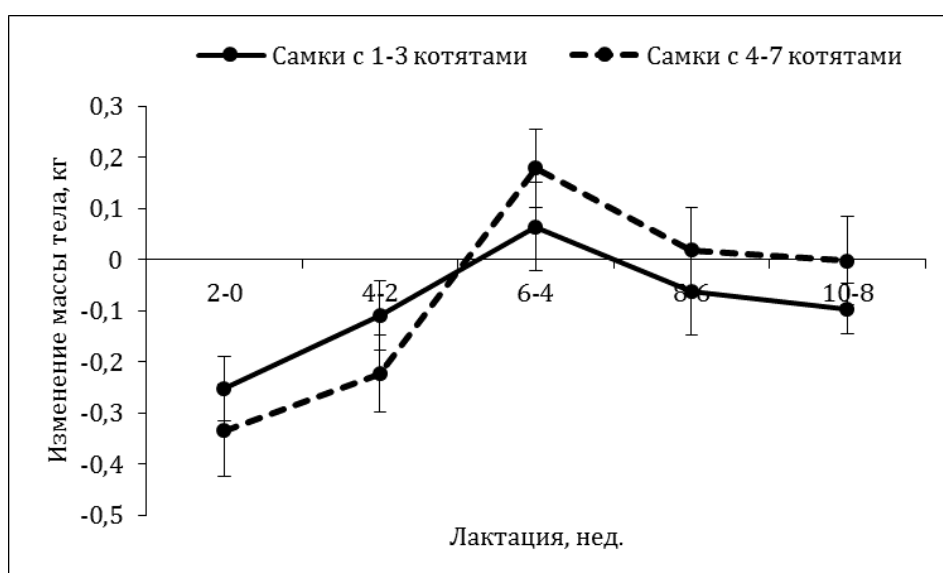


Рис. 38. Динамика изменений массы тела у самок с мелкими и крупными выводками.

Изменения в обменных процессах организма самки в период выращивания потомства хорошо демонстрирует тот факт, что масса их тела отрицательно коррелировала с уровнем кортизола (рис. 39) ($S: N=7$, $R=-0.82$, $p=0.02$). Так, после родов масса тела у самок была максимальной, а уровень кортизола минимальным (3.58 ± 0.10 кг и 161.2 ± 26.0 нг/мл). Однако к 4-м неделям лактации картина становилась прямо противоположной: масса тела достигала минимальных значений,

в то время как уровень кортизола становился максимальным (3.12 ± 0.09 кг и 284.9 ± 47.3 нг/мл).

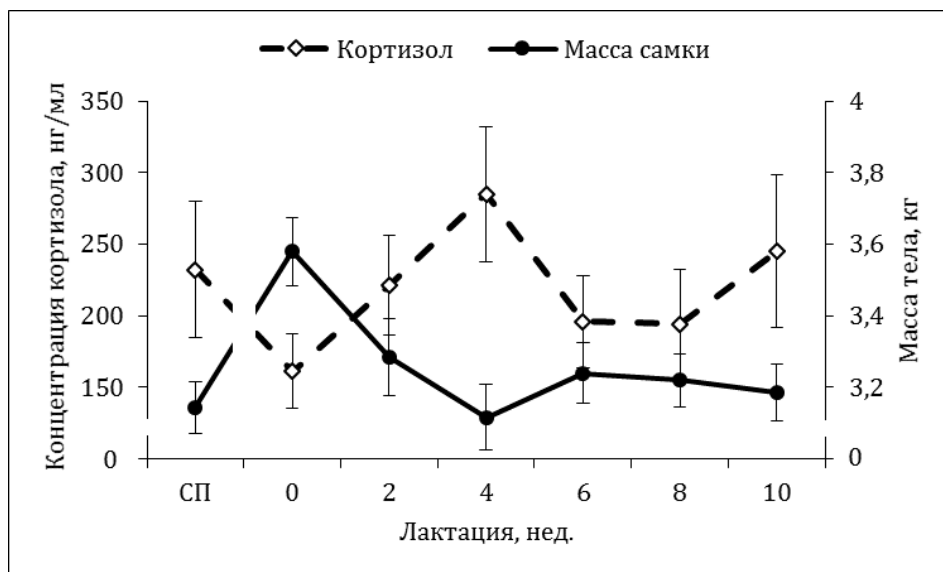


Рис. 39. Динамика уровня кортизола и массы тела у самок в период лактации.

На индивидуальном уровне концентрации кортизола у самок также были отрицательно связаны с массой тела до спаривания, после родов (на уровне тенденции) и в 2 недели лактации ($S: N=21, R=-0.52, p=0.02$; $N=21, R=-0.40, p=0.07$ и $N=21, R=-0.50, p=0.02$ соответственно).

7.1.3. Обсуждение

Лактация и забота о потомстве – крайне затратные процессы (Ofstedal, Gittleman, 1989; Ofstedal, 2000), в ходе которых самки используют запасы собственного тела (Бабицкий и др., 2006; Randolph et al., 1977; Kurta et al., 1989; Bowen et al., 1992; Atkinson, Ramsay, 1995; Arnbom et al., 1997; Liu et al., 2003; Deacon et al., 2015). Ранее было показано, что синтез молока положительно связан с массой тела самок у мышей, благородных оленей, серых тюленей, павианов и других видов млекопитающих (Bateman, 1957; обзор Hanwell, Peaker, 1977; Roberts, Coward, 1985; Iverson et al., 1993; Landete-Castillejos et al., 2010). И хотя синтез молока, вероятно, обусловлен мобилизацией имеющихся у самки жировых запасов, обеспечивать достаточное количество энергии для успешного

выращивания детенышей помогает возрастающее в этот период потребление пищи (Randolph et al., 1977; Dietz et al., 1994; Festa-Bianchet et al., 1998; Chan-McLeod et al., 1999; McLean, Speakman, 2000; Drazen et al., 2003; Liu et al., 2003; Lewis, Kappeler, 2005; Bayol et al., 2007; Speakman, 2008). Известно, что самки целого ряда грызунов могут регулировать размер их выводка в соответствии с собственным физиологическим состоянием и доступными ресурсами (Mendl, 1988a; Neuhaus, 2000), а самки барибала (*Ursus americanus*) размножаются только при достижении определенной массы тела (Samson, Huot, 1995).

В данной работе не было выявлено достоверных различий в динамике массы тела самок в зависимости от количества детенышей, что ранее было выявлено у домашней кошки (Deag et al., 1987) и некоторых видов грызунов (Mendl, 1988a; Kenagy et al., 1990; Hare, Murie, 1992; Humphries, Boutin, 1996; Vasilieva, Tchabovsky, 2014). Однако у самок с крупными выводками масса тела в среднем снижалась более значительно к 4 неделям лактации, чем у самок с мелкими выводками, и более интенсивно восстанавливалась в последующие две недели. Поскольку наши животные получали достаточное количество корма по принципу *ad libitum*, это могло снижать различия в потере массы тела матерей крупных и мелких выводков. Кроме того, самки домашней кошки, по-видимому, адаптированы к рождению двух-трех выводков в году, что также может снижать вклад самок в конкретные выводки.

Многие исследования посвящены взаимосвязи размера тела самок и репродуктивного вклада у млекопитающих. Причем если в некоторых из этих работ не обнаружили никакой связи (Mattingly, McClure, 1982; Hare, Murie, 1992; Festa-Bianchet et al. 1998; Andersen et al., 2000), в других – нашли положительную связь между размером тела самки и такими показателями репродуктивного вклада, как размер выводка, количество потомков при отъеме и темпы роста детенышей в выводке (Mattingly,

McClure, 1985; Knight et al., 1986; Iverson et al., 1993; Dobson, Michener, 1995; Moehlman, Hofer, 1997; Festa-Bianchet et al., 1998; Neuhaus, 2000; Tardif et al., 2001). Зачастую подобные взаимосвязи удается обнаружить только при определенных условиях, возможно из-за того, что масса тела самки (или какой-то другой связанный с ней фактор, например, содержание жира) становится крайне важной, когда снижается доступность корма и возрастают репродуктивные платы (Mattingly, McClure, 1985; Festa-Bianchet et al., 1998). Самки домашней кошки способны размножаться до трех раз в году (Liberg, 1983), а значит, нагрузка на материнский организм при выращивании только одного выводка может быть выражена гораздо слабее.

В данной работе наиболее существенное снижение массы тела у самок домашней кошки происходило в первые 4 недели лактации, что также сопровождалось максимальным увеличением концентрации кортизола – видимо, этот период является наиболее затратным для их организма. Так, в работе Дига с соавторами (Deag et al., 1987), где подробно рассматривались изменения в массе тела домашних кошек, было показано, что время появления внешних признаков стресса у самок в среднем составляло 37 дней, независимо от их массы тела и количества котят в выводке. Причем подобные признаки, как правило, появлялись у более легких самок, т.е. животных с меньшим базовым весом (до беременности и лактации) и с большим количеством котят. Это согласуется с нашими данными, поскольку внешние признаки проявляются позже, чем происходят изменения в организме.

Кроме того, к концу 4-ой недели лактации потребности молодняка в материнском молоке существенно возрастают (Ofstedal, Gittleman, 1989), а пробовать твердый корм детеныши лишь начинают. Резкое увеличение нагрузки на организм самки приводит к интенсификации обменных процессов в нем и увеличению уровня глюкокортикоидов

(Розен, 1994). Однако к моменту перехода котят на активное поедание мясного корма (конец 6-ой недели их жизни) организм самки постепенно начинает восстанавливаться (снижается уровень глюкокортикоидов и увеличивается масса тела), тем самым начиная постепенную подготовку к повторному размножению. Сходный антагонизм между массой тела и концентрацией кортизола в начале лактации был описан ранее и у самок каскадного суслика (Boswell et al., 1994). Таким образом, снижение/увеличение массы тела самок в период лактации действительно отражает физиологические приспособления организма к активному расходу имеющихся ресурсов, который контролируется изменением гормонального баланса (Остин, Шорт, 1987).

7.2. Темпы роста детенышей

На ранний постнатальный рост и выживание потомства на всех стадиях развития может оказывать сильное влияние размер выводка. Одиночные детеныши или детеныши из мелких выводков обычно крупнее при рождении, получают больше молока и, следовательно, крупнее при отъеме, чем двойни или детеныши из крупных выводков (Gates, 1925; Mendl, 1988a; Allaine et al., 1998; Drummond et al., 2000; Naidenko, 2006; Fey, Trillmich, 2008; Rödel et al., 2008; Bautista et al., 2010; Hudson et al., 2009; Andersen et al., 2011). Масса потомков из мелких выводков при рождении может более чем в 2 раза превышать массу их конспецификов из крупных выводков, причем это различие обычно сохраняется по мере роста детенышей, как минимум до отъема. Наиболее крупные изначально детеныши обычно получают больше молока и достигают большей массы тела при отъеме, чем их сибсы меньшего размера (Drummond et al., 2000; Rödel et al., 2008; Hudson et al., 2011), что приводит к более медленному физиологическому развитию

последних (Mendl, 1988a; Rogowitz, 1998; Drummond et al., 2000; Fey, Trillmich, 2008; Rödel et al., 2008; Hudson et al., 2009).

Детеныши незрелорождающих видов млекопитающих рождаются слепыми, с плохо развитыми слухом и двигательной координацией, т.е. требуют заботы в течение более длительного периода времени (Kam et al., 2006). Открытие глаз и слуховых каналов, прорезывание зубов и способность передвигаться определяют способность потомка взаимодействовать с окружающей средой и развивать поведение, необходимое для выживания взрослой особи (Bateson, 2014; Yerga et al., 2014).

Соответственно, мы ожидали, что детеныши домашней кошки из мелких выводков должны быть крупнее при рождении и будут демонстрировать более интенсивные темпы роста, чем детеныши из крупных выводков.

7.2.1. Материалы и методы

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

7.2.2. Результаты

В качестве основных показателей темпов роста потомства рассматривали массу и прирост массы выводка, а также среднюю массу котенка в выводке, которые у домашних котят достоверно изменялись с рождения и до 10 недель их жизни (рис. 40) ($F: N=20, df=5, T=95.23-98.37, p=0.000$ для массы выводка и средней массы котенка в выводке; $N=20, df=4, T=9.65-98.37, p=0.047$ для прироста массы выводка). Средняя масса котенка в выводке и всего выводка в целом постепенно возрастали по

мере роста детенышей (с 0.10 ± 0.00 до 0.96 ± 0.05 кг и с 0.36 ± 0.03 до 2.49 ± 0.27 соответственно). Прирост массы выводка был наиболее значительным между 4 и 6 неделями жизни котят ($+0.48 \pm 0.08$ кг). Корреляции между данными параметрами обнаружено не было ($S: p > 0.05$).

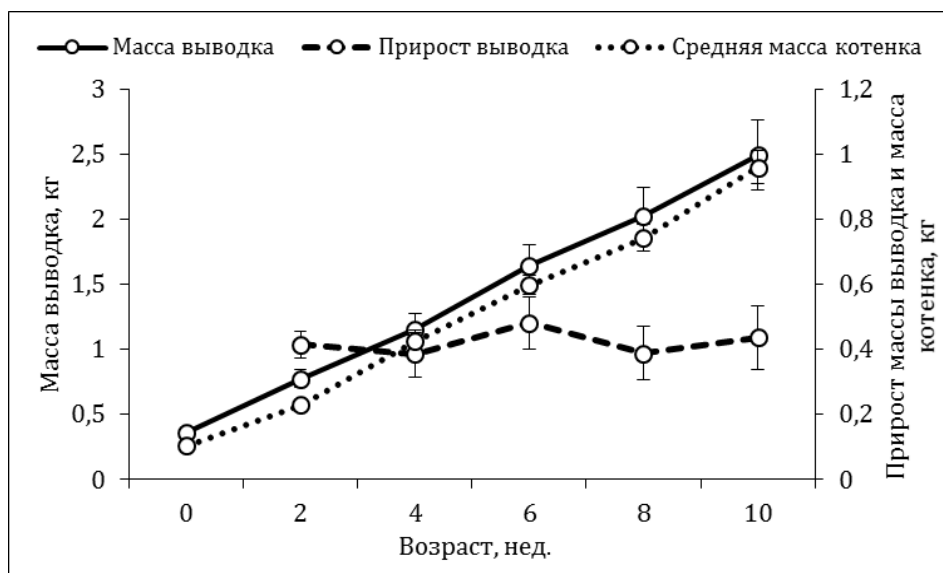


Рис. 40. Динамика массы и прироста массы выводков, а также средней массы котенка в выводке.

При разделении выборки на две группы с учетом размера выводка в нашей работе были выявлены достоверные различия в массе выводка, во многом характеризующей нагрузку на самку, с рождения и до 10 недель жизни котят: масса крупных выводков была больше, чем мелких (рис. 41) (MW: $N_1=10$, $N_2=11$, $U=0.00-20.50$, $Z=-2.23-3.87$, $p=0.00-0.02$). Общий прирост массы тела всех котят в крупных выводках был достоверно больше, чем в мелких в 2 и 6 недель жизни (периоды наиболее активного потребления материнского молока и освоения твердого корма соответственно) (рис. 42) (MW: $N_1=10$, $N_2=11$, $U=13.50$, $Z=-2.92$, $p=0.002$ и $N_1=10$, $N_2=11$, $U=28$, $Z=-1.90$, $p=0.06$ соответственно). При этом в среднем общий прирост массы выводка в крупных выводках был в 1.6 раз больше, чем в мелких выводках в течение всего анализируемого периода. Вместе с тем, средняя масса котенка в мелких

выводках была достоверно больше, чем в крупных в 4 и 6 недель жизни (рис. 43) (MW: $N_1=10$, $N_2=11$, $U=21$, $Z=2.39$, $p=0.02$ и $N_1=10$, $N_2=11$, $U=28$, $Z=1.90$, $p=0.06$ соответственно), когда нагрузка на организм самки была максимальной.

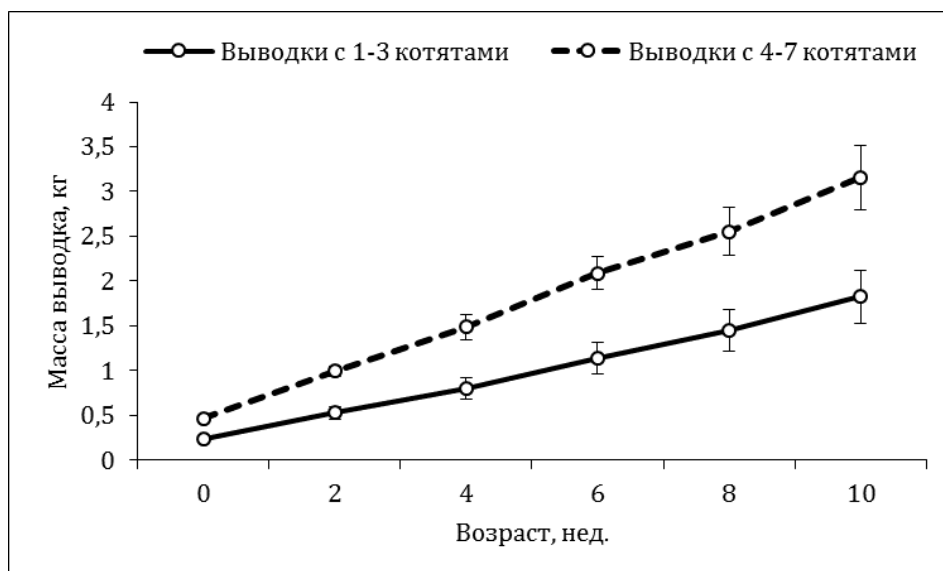


Рис. 41. Динамика массы выводка в мелких и крупных выводках.

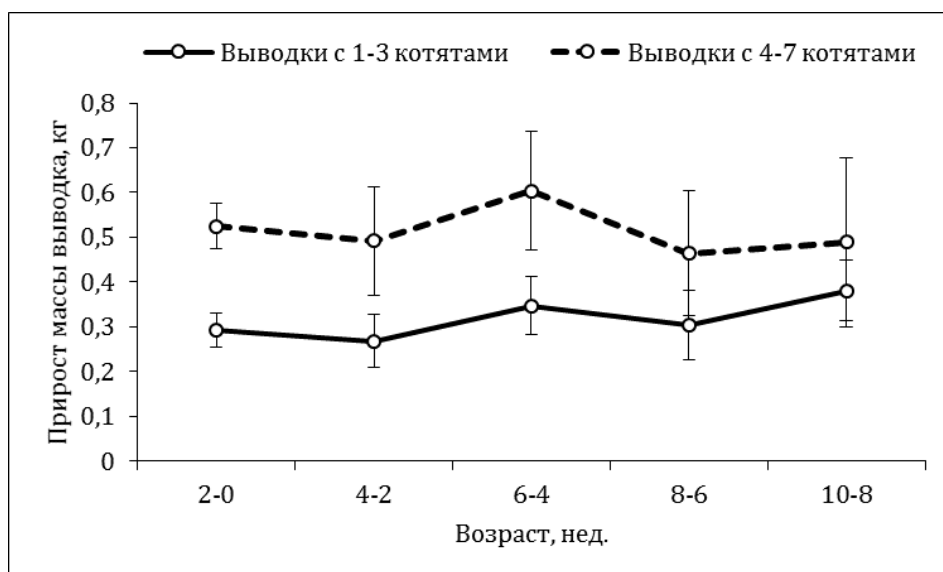


Рис. 42. Динамика общего прироста массы выводка в мелких и крупных выводках.

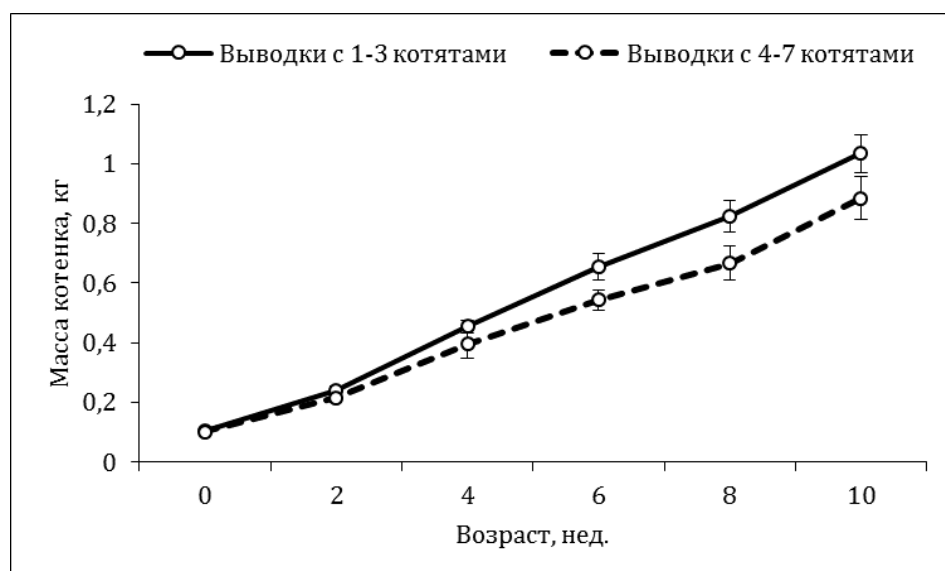


Рис. 43. Динамика средней массы котенка в мелких и крупных выводках.

Вышеуказанные закономерности полностью подтверждались и на индивидуальном уровне. Масса выводка положительно коррелировала с размером выводка с рождения и до 10 недель жизни котят ($S: N=20-21$, $R=0.57-0.94$, $p=0.00-0.01$). Прирост массы выводка был также положительно связан с размером выводка в 2 и 6 недель лактации ($S: N=21$, $R=0.67$, $p=0.001$ и $N=21$, $R=0.48$, $p=0.03$ соответственно). Средняя масса котенка в выводке отрицательно коррелировала с размером выводка с рождения до 6 недель лактации ($S: N=21$, $R=-0.43-0.66$, $p=0.00-0.049$).

Поведение и физиологическое состояние матери может оказывать сильное влияние на рост и развитие потомства, демонстрируя однонаправленность многих параллельно протекающих процессов (Liu et al., 1997; Bardi, Huffman, 2002; Prager et al., 2010). В нашей работе в течение всего периода лактации с массой выводка и средней массой котенка отрицательно коррелировало соотношение нейтрофилов к лимфоцитам у самок (рис. 44) ($S: N=6$, $R=-0.83$, $p=0.04$) и положительно – уровень тестостерона у самок домашней кошки ($S: N=6$, $R=0.89$, $p=0.02$).

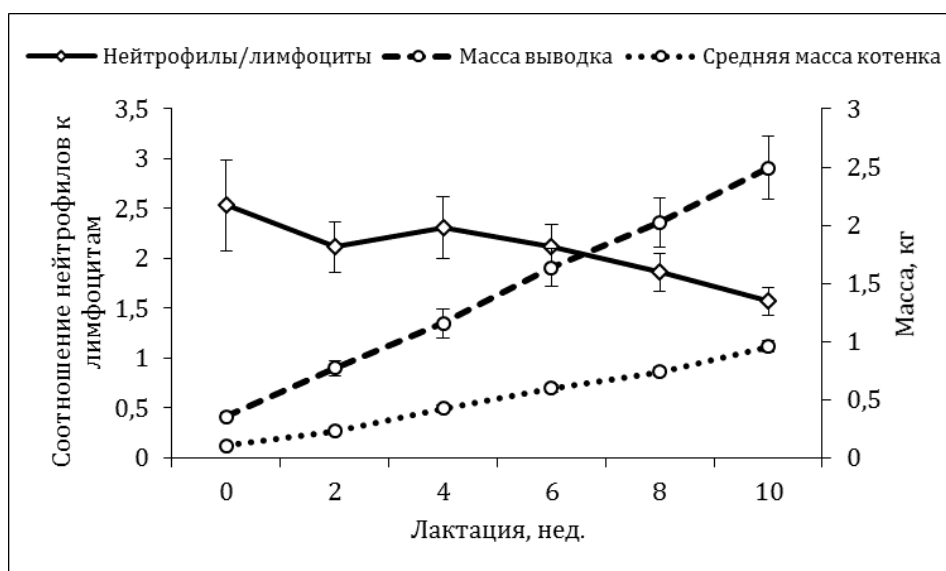


Рис. 44. Взаимосвязь соотношения нейтрофилов к лимфоцитам у самок с массой выводка и средней массой котенка в выводке.

После родов масса выводка (как и его размер) отрицательно коррелировала с концентрацией эстрадиола и уровнем гемоглобина у самок (рис. 45) ($S: N=21, R=-0.53, p=0.01$ и $N=16, R=-0.56, p=0.03$ соответственно).

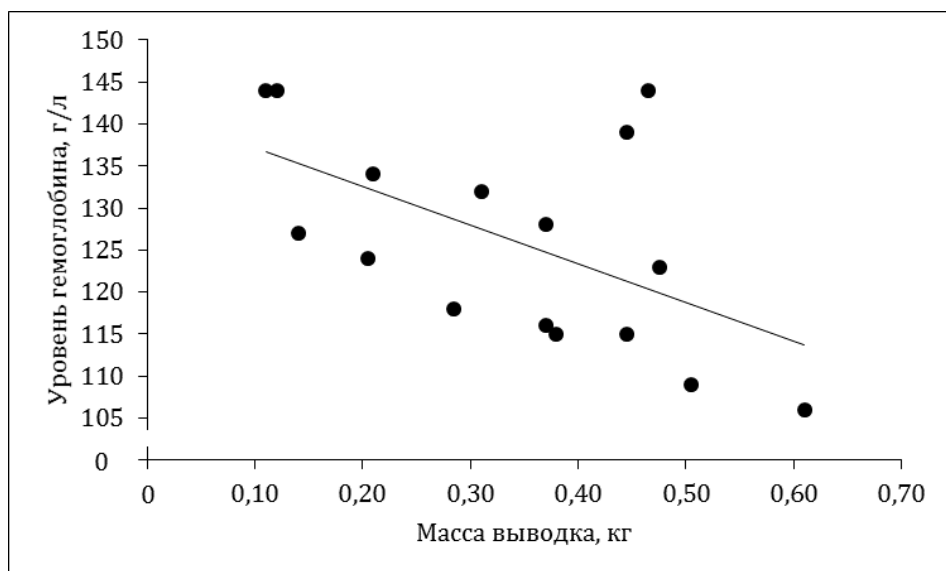


Рис. 45. Взаимосвязь массы выводка с уровнем гемоглобина у самок после родов.

В 2 и 4 недели лактации (период интенсивной заботы о потомстве) как масса, так и общий прирост массы выводка положительно коррелировали с продолжительностью кормления котят (рис. 46) ($S:$

$N=14$, $R=0.60$, $p=0.02$ и $N=14$, $R=0.63$, $p=0.02$; $N=15$, $R=0.57$, $p=0.03$ и $N=15$, $R=0.61$, $p=0.02$ соответственно). Кроме того, в 4 недели лактации средняя масса котенка в выводке была положительно связана с уровнем кортизола и эстрадиола у их матерей, а также общим числом лейкоцитов у самок (рис. 47) (S : $N=21$, $R=0.71$, $p=0.000$; $N=21$, $R=0.73$, $p=0.000$ и $N=21$, $R=0.53$, $p=0.01$ соответственно).

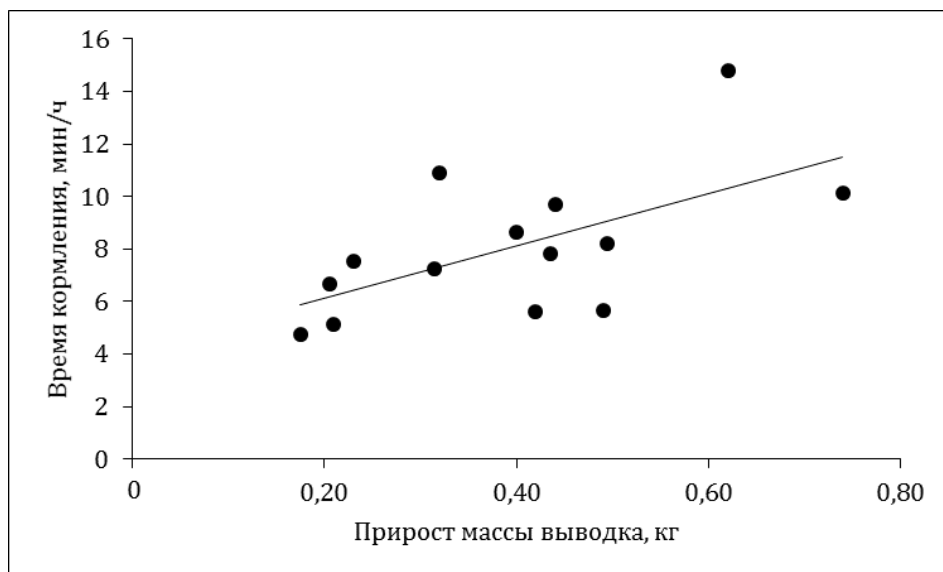


Рис. 46. Взаимосвязь прироста массы выводка с продолжительностью кормления котят в 2 недели лактации.

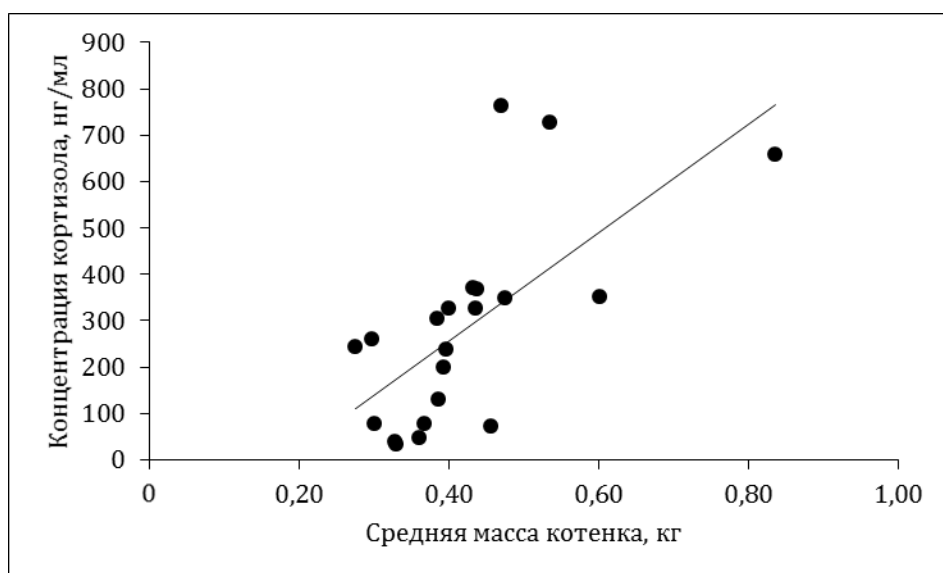


Рис. 47. Взаимосвязь средней массы котенка в выводке и уровня кортизола у самок в 4 недели лактации.

В 6 недель лактации, когда котята становились более независимыми от материнского молока, масса и прирост массы выводка положительно коррелировали с изменением массы тела у самок (т.е. ее увеличением) (рис. 48) (S: N=21, R=0.47, p=0.03 и N=21, R=0.65, p=0.001 соответственно). Также общий прирост массы выводка был отрицательно связан с уровнем эстрадиола у самок (S: N=21, R=-0.44, p=0.045), а средняя масса котенка в выводке положительно – с долей эозинофилов у самок (рис. 49) (S: N=21, R=0.56, p=0.01).

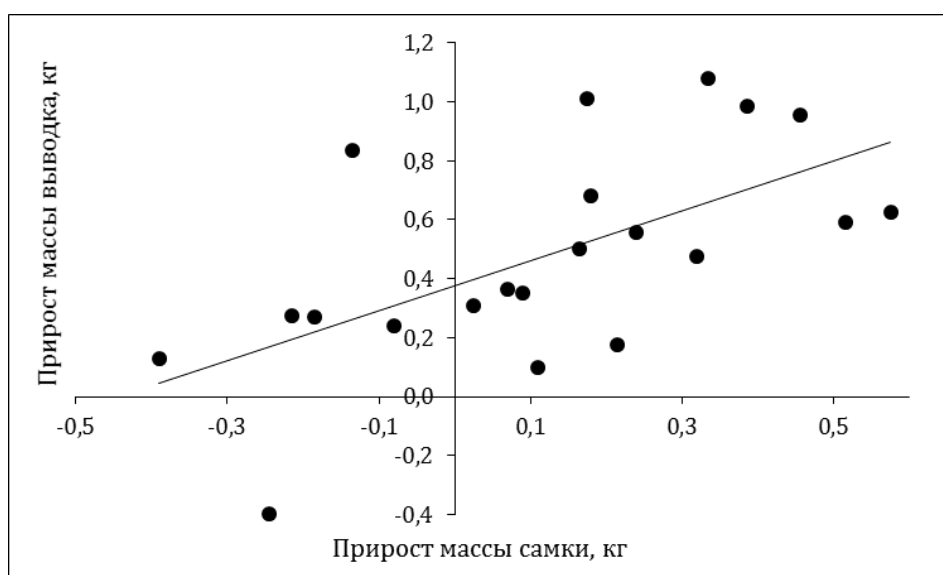


Рис. 48. Взаимосвязь общего прироста массы выводка и изменений массы тела у самок в 6 недель лактации.

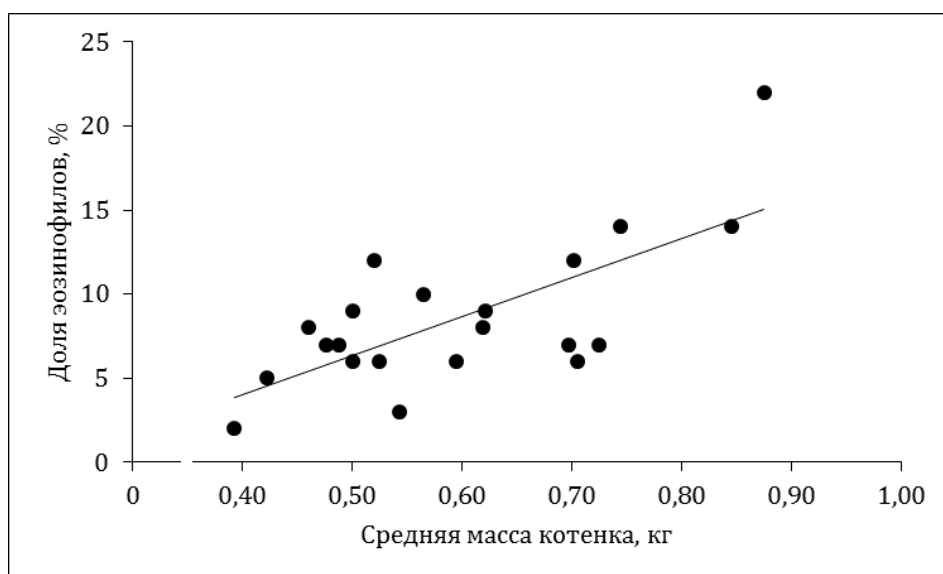


Рис. 49. Взаимосвязь средней массы котенка в выводке и доли эозинофилов у самок в 6 недель лактации.

7.2.3. Обсуждение

Рост организма подразумевает изменения в форме и размерах тела, а также уровне метаболизма и других обменных процессах. Он является важным источником индивидуальной изменчивости (Rödel et al., 2008) и может влиять на здоровье животного (Desai, Hales, 1997) и вероятность его выживания (Wauters et al., 1993). Распределение репродуктивных усилий родителей между количеством и размером потомства определяет их ближайшее окружение (т.е. среду выращивания) для растущего молодняка. При увеличении числа потомков объем родительского вклада в каждого отдельного потомка снижается, что приводит также и к ухудшению качества среды выращивания (Oksanen et al., 2003).

Масса тела детенышей, как правило, увеличивается линейно в период зависимости от матери и у кошачьих (Latimer, Ibsen, 1932; Hall, Pierce, 1934; Crowe, 1975; Deag et al., 1987; Laurenson, 1995; Beekman et al., 1999; Naidenko, 2006; Yerga et al., 2014), и у других видов млекопитающих (Gosling et al., 1984; Allaine et al., 1998; Shen, Lee, 2000; Arnould, Hindell, 2002; Pilorz et al., 2005; Andersen et al., 2011), независимо от степени их зрелости при рождении. Замедление темпов роста наблюдается, когда детеныши переходят с молочного вскармливания на твердый корм и начинают охотиться сами (Naidenko, 2006; Yerga et al., 2014). В нашей работе средняя масса котенка в выводке и всего выводка в целом также постепенно возрастала по мере взросления детенышей в соответствии с линейной функцией. При этом прирост массы выводка был наиболее значительным между 4 и 6 неделями жизни котят, когда они начинали активно поедать мясной корм.

В более ранней работе на домашней кошке было показано, что у котят в крупных выводках обычно меньше масса тела при рождении, чем в мелких выводках (Deag et al., 1987). Кроме того, для домашней

кошки (Deag et al., 1987; Mendl, 1988b) и евразийской рыси (Naidenko, 2006) известно, что в более крупных выводках темпы роста котят ниже, чем в выводках меньшего размера. Однако у одиночного детеныша нет возможности объединяться с одним и более сибсами, пока мать отсутствует в гнезде, что может приводить к увеличению тепловых потерь (Olmstead et al., 1979), увеличению энергетических затрат на терморегуляцию и последующему снижению энергии, используемой для роста. В отдельных случаях это может даже приводить к смерти детенышей. Существует также доказательство, что одиночные котята переходят на питание твердой пищей позже, чем котята из выводков с двумя детенышами, что предполагает удлинённый период родительской заботы и, вероятно, лучшую обеспеченность их кормом (Mendl, 1988b). Хотя в работах с естественным размером выводка показано, что отъем может происходить в мелких выводках гораздо раньше, чем в выводках большего размера (Millar, 1979; Fey, Trillmich, 2008).

В нашем случае при разделении выборки на две группы с учетом размера выводка были выявлены достоверные различия в общей массе выводка с рождения и до 10 недель жизни котят: крупные выводки весили больше, чем мелкие. Прирост массы крупных выводков был достоверно больше, чем мелких в 2 и 6 недель жизни, что по-видимому, обусловлено наиболее значительным вкладом самки в первые недели после родов и более ранним переходом на питание твердым кормом в связи с уже недостаточным количеством получаемого. При этом средняя масса котенка в мелких выводках была достоверно больше, чем в крупных также в 4 и 6 недель жизни, что также подтверждает предположение выше. На индивидуальном уровне нами также получены сходные результаты. Средняя масса котенка в выводке достоверно отрицательно коррелировала с размером выводка с рождения до 6

недель лактации и на уровне тенденции в 8 недель лактации. Это полностью соотносится с данными, описанными ранее для домашней кошки (Deag et al., 1987), в которой все параметры измерения роста домашних котят были связаны с размером выводка.

Секреция молока у самки должна увеличиваться пропорционально количеству потомства, но не в прямой зависимости: чем больше детенышей, тем больше молока секретируется (до определенного предела), но тем меньше доступно каждому отдельному детенышу (Johnson et al. 2001). Возможно, существует некая регуляция секреции молока относительно количества детенышей, но самки не могут поддерживать ее для всего спектра размера выводка (Bateman, 1957). В крупных выводках, как правило, выше смертность детенышей, что дает некоторые преимущества их сибсам. После того, как отдельные детеныши умирают, общее потребление молока, полученного выводком, как правило, не меняется, но объем потребления молока на каждого детеныша и рост выживших детенышей увеличиваются (Drummond et al., 2000).

Тем не менее, отрицательная связь между размером выводка и массой при рождении наблюдается не всегда, что было описано у домашней кошки (Hall, Pierce, 1934) и хлопкового хомяка (Randolph et al., 1977). По-видимому, существуют и другие факторы, которые влияют на массу потомства при рождении. Например, у нутрии (*Myocastor coypus*) самки в плохом физиологическом состоянии могут стремиться производить более мелких новорожденных детенышей, независимо от их количества, по сравнению с самками в хорошем состоянии (Gosling et al., 1984). Также возможно, что у некоторых млекопитающих значительные различия в массе тела детенышей встречаются только в выводках, которые превышают средний размер выводка для данного вида (Mendl, 1988a). Кроме того, для крупных кошачьих (на примере

гепарда) было показано, что на темпы роста детенышей оказывает влияние количество потребляемой самками пищи: если суточная норма меньше 1.5 кг, темпы роста детенышей стремительно снижаются (Laurenson, 1995). Однако при увеличении количества пищи, темпы роста не увеличиваются, поскольку самки, по-видимому, не способны конвертировать все доступные ресурсы в молоко для детенышей. Влияние недостатка кормовых ресурсов на рост и развитие потомства было описано и у калифорнийского морского льва (*Zalophus californianus*) (Ono et al., 1987): снижение материнского вклада (количества молока) приводило к замедлению роста детенышей и их большей смертности.

Теория жизненных стратегий («life history theory») предсказывает, что животные должны проявлять оптимальный уровень родительского вклада, при котором энергетические затраты на текущее потомство сбалансированы с учетом влияния на выживание родителей и их последующее размножение (Stearns, 1989). Более того, родители должны корректировать свои решения на каждой стадии репродуктивного цикла, чтобы максимизировать репродуктивную ценность детенышей и увеличить их шансы на выживание и будущее размножение до уровня, который оправдывает риск их собственного выживания и последующего размножения (Sargent, Gross, 1985).

Для домашней кошки было показано, что размер выводка может существенно влиять не только на поведение и физическое развитие котят, но и на их отношения с матерью (Mendl, 1988b). Молоко является для потомства единственным источником питательных веществ до первой пробы твердого корма, поэтому энергетическая роль лактации для многоплодных видов с незрелорождающимися детенышами огромна. Физиологические изменения в организме самок включают не только изменения в гормональной регуляции и уровне метаболизма, но

также и в поведении матерей и их детенышей с целью осуществления процесса кормления. При этом, продолжительность лактации в большей степени зависит именно от взаимодействий между самкой и потомством (Hayssen, 1993).

У многих кошачьих (13 видов) масса выводка составляет в среднем 2-6% от массы самки, за исключением европейской лесной кошки (*Felis silvestris*) со значением 10.4% (Ofstedal, Gittleman, 1989). В нашей работе у домашней кошки (подвида европейской лесной кошки) общая масса выводка при рождении была 11.35% от изначальной массы тела самки – 7.62% в мелких и 14.60% в крупных выводках соответственно, что демонстрирует увеличенные энергетические затраты на самку, которые могут приводить к производству маленького потомства в выводках большого размера.

Способность самок млекопитающих вкладывать питательные вещества в своих потомков зависят от их запасов питательных веществ при родах, собственных потребностей и питательных веществ, которые они могут получить при кормлении в период лактации (Gosling et al., 1984). С учетом этих обстоятельств самки имеют спектр действий для передачи разного количества питательных веществ отдельным потомкам. Важность физиологического состояния матери в период лактации также подтверждается связью между средней массой выводка и изменениями массы тела самки с учетом изменения количества детенышей в более раннем исследовании на домашних кошках (Deag et al., 1987). При этом более крупные самки могут откладывать отъем котят до тех пор, пока последние не достигнут оптимальной массы тела.

В нашей работе время, которое самки домашней кошки проводили с котятами, в равной степени отрицательно коррелировало с общей массой выводка и средней массой котенка в выводке в течение всего периода лактации, что в целом отражает динамику роста потомства: чем

старше становятся детеныши, тем меньше заботы по отношению к ним нужно проявлять самкам. С этим фактом также могут быть связаны и другие обнаруженные корреляции между некоторыми физиологическими параметрами самок и изменениями массы тела котят, поскольку по мере роста потомства организм самки с одной стороны ослабевает, а с другой – готовится к следующему возможному размножению в этом году.

В ходе данного исследования самки и детеныши домашней кошки были полностью обеспечены кормом, а значит, на темпы роста потомства оказывал влияние преимущественно размер выводка.

8. АКТИВНОСТЬ ИММУННОЙ СИСТЕМЫ САМОК И ДЕТЕНЫШЕЙ

8.1. Оценка активности иммунной системы самок

Поддержание функций иммунитета, как и размножение, требует питательных веществ, энергии и других ресурсов (Lochmiller, Deerenberg, 2000). Формирование клеточного и гуморального иммунных ответов подразумевает синтез цитокинов для передачи сигналов, размножения клеток и их дифференциации, что, будучи энергетически затратным, может истощать ресурсы (Martin, 1997; Svensson et al., 1998). Некоторые исследования также показали, что повышенный метаболизм и потребление энергии связаны с возрастанием иммунного ответа (Demas et al., 1997). Существенные затраты ресурсов на размножение и иммунные функции предполагают конкуренцию между этими процессами, и, следовательно, возможный «трейд-офф».

Снижение активности иммунной системы в репродуктивный период описано у многих видов (Sheldon, Verhulst, 1996; Deerenberg et al., 1997; Drazen et al., 2003; Kortet et al., 2003; French et al., 2007; French, Moore, 2008; East et al., 2015), но экспериментов с представителями семейства кошачьих ранее не проводили. Как правило, у самок млекопитающих иммунный ответ выше, чем у самцов (Grossman, 1984, 1989; Zuk, McKean, 1996; Moore, Wilson, 2002; Cattadori et al., 2005; Nunn et al., 2009; Graham et al., 2010). Подавление иммунной системы самок проявляется наиболее отчетливо именно в период беременности и лактации, что обусловлено прежде всего огромными энергетическими затратами на вынашивание и выкармливание потомства (Lloyd, 1983; Gittleman, Thompson, 1988; Clutton-Brock et al., 1989; Festa-Bianchet, 1989; Ross et al., 1993; Bowen et al., 2001; Drazen et al., 2003).

В связи с этим, мы решили проследить динамику концентрации антител к патогенам в крови самок домашней кошки, в том числе и при

формировании иммунного ответа, в период лактации с учетом размера их выводка.

8.1.1. Материалы и методы

После перехода котят на питание твердой пищей на седьмой неделе лактации все самки были привиты вакциной «Квадрикват» (Merial, Франция), рассчитанной на выработку антител против четырех вирусов: парвовирус (вирус панлейкопении кошачьих), вирус герпеса, вирус бешенства и калицивирус кошачьих. В момент вакцинации у всех самок были взяты образцы крови и проведено взвешивание. По истечении двадцати трех суток после вакцинации забор крови для оценки силы гуморального иммунного ответа и взвешивание были произведены повторно. Также для сравнения по вышеуказанной схеме оценка активности иммунной системы была проведена для 11 нерожавших самок и 13 самцов домашней кошки примерно в те же сроки, что и для рожавших самок.

Для определения концентрации антител к патогенам плазму крови отделяли центрифугированием при 6000 об/мин на протяжении 20 минут и отбирали микропипеткой в чистую пробирку Эппендорфа. Плазму замораживали при температуре -18°C и хранили при этой температуре до проведения измерений. Перед измерениями образцы размораживали и доводили до комнатной температуры.

Уровень антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок определяли после родов, перед вакцинацией и при иммунном ответе с помощью метода иммуноферментного анализа с использованием коммерческих наборов компании «Хема-Медика» (Москва, Россия). Также дополнительно определяли уровень антител к калицивирусу, вирусам герпеса и панлейкопении кошачьих у самок в 15 дней беременности и после родов с помощью модифицированного метода

иммуноферментного анализа (dot-ELISA), используя наборы «ImmunoComb Feline VacciCheck» компании «Biogal Galed Labs» (Израиль).

8.1.2. Результаты

Существенные энергетические затраты на выращивание потомства предполагают сниженный расход ресурсов на другие функции организма, например, на активность иммунной системы у самок. Однако в данной работе базальный уровень количества антител к вирусу панлейкопении кошачьих в крови самок изменялся незначительно в первые полтора месяца лактации – с момента родов до инъекции вакцины (6 недель лактации) (В: 27.37 ± 5.32 ME). Концентрация антител увеличивалась позднее – в период формирования гуморального иммунного ответа после введения вакцины (ИО: 127.13 ± 21.23 ME) (рис. 50) (F: N=6, df=7, T=31.89, p=0.000).

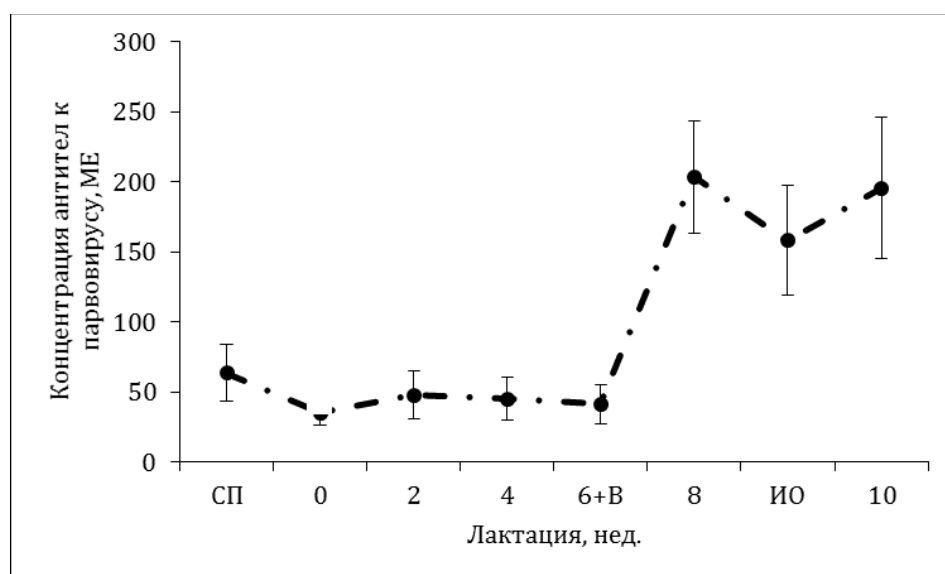


Рис. 50. Динамика количества антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок в период лактации. Вакцинация проведена через 6 недель после родов.

В целом, количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок после родов положительно коррелировало как с количеством антител в момент вакцинации, так и при измерении иммунного ответа

(рис. 51) (S: $N=21$, $R=0.87$, $p=0.000$ и $N=21$, $R=0.71$, $p=0.000$ соответственно). Также была обнаружена положительная взаимосвязь между концентрацией антител при вакцинации и иммунном ответе (рис. 52) (S: $N=21$, $R=0.52$, $p=0.01$).

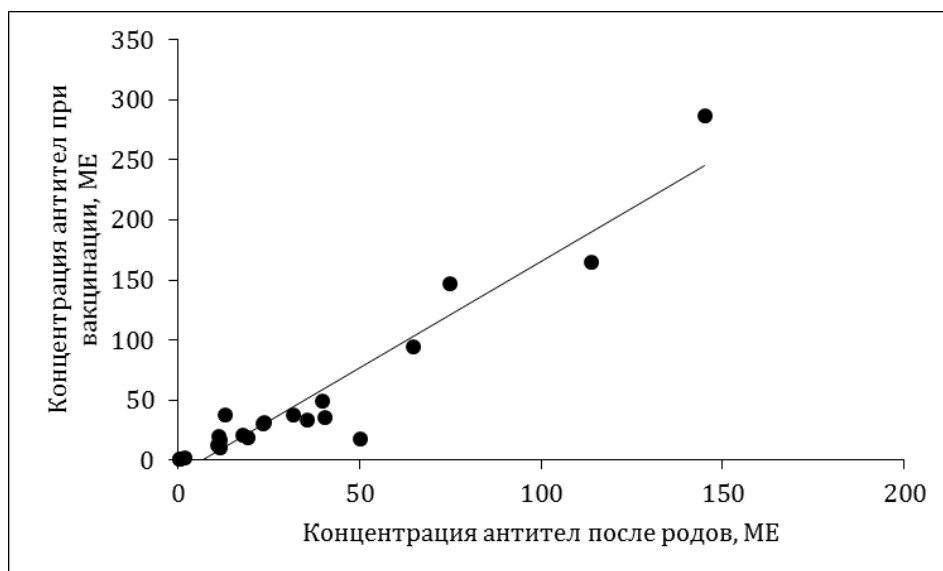


Рис. 51. Взаимосвязь количества антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок после родов и в момент вакцинации.

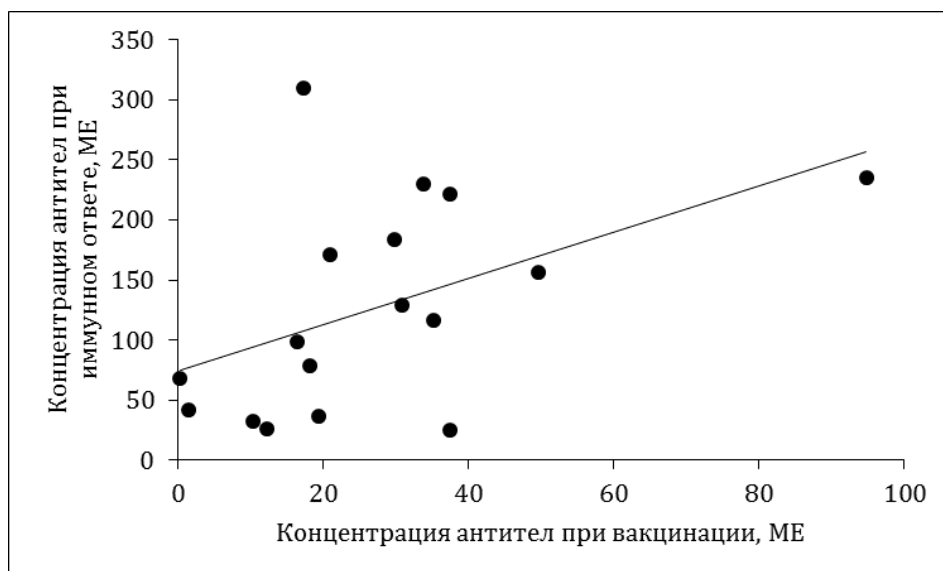


Рис. 52. Взаимосвязь количества антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок в момент вакцинации и при иммунном ответе.

Комплексный анализ титра антител к вирусу герпеса, калицивирусу и вирусу панлейкопении кошачьих у самок показал положительную

корреляцию между данными параметрами в период беременности и после родов (рис. 53) ($S: N=12, R=0.73-0.85, p=0.00-0.01$).

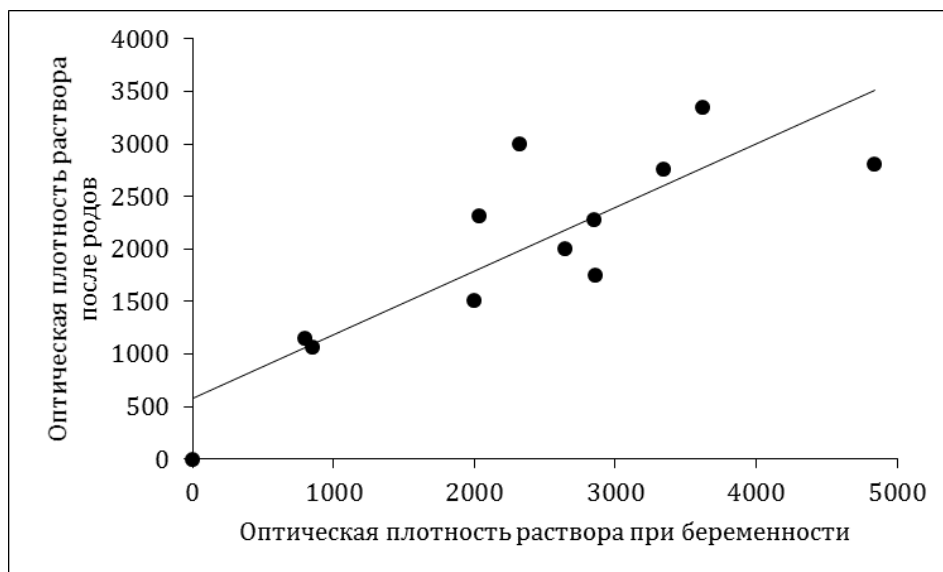


Рис. 53. Взаимосвязь оптической плотности (характеризует титр антител к патогену) в тесте на определение калицивируса в период беременности и после родов у самок.

Предполагается, что пол животных и стадия их репродуктивного цикла могут оказывать сильное влияние на состояние иммунной системы особей. Однако в случае с домашней кошкой количество антител при вакцинации и иммунном ответе у лактирующих самок было сопоставимо с таковыми у самцов и неразмножавшихся самок (рис. 54) (Kruskal-Wallis ANOVA: $p>0.05$). Вместе с тем, и концентрации специфических антител до вакцинации, и иммунный ответ после нее, были несколько выше у самцов и неразмножавшихся самок по сравнению с самками, выращивающими потомство.

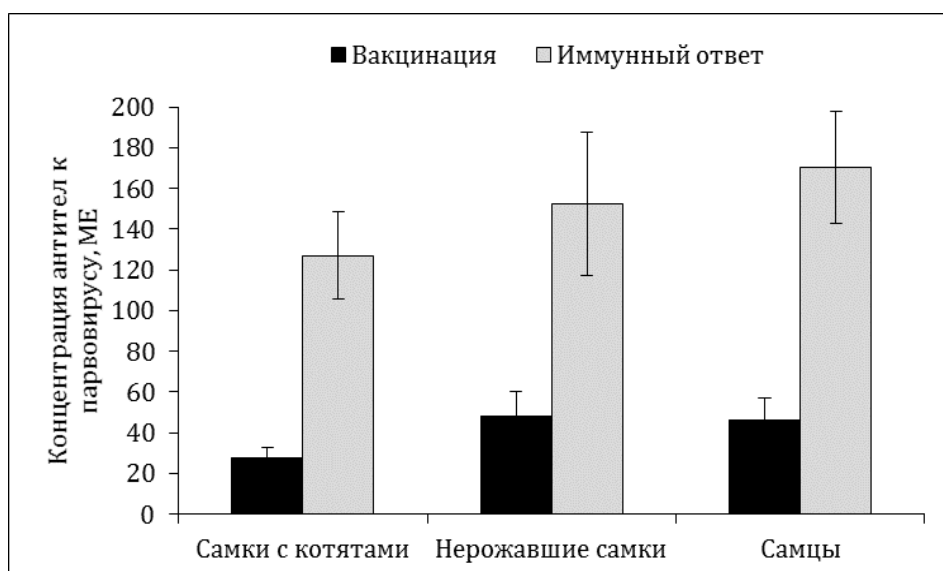


Рис. 54. Количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у лактирующих и неродивших самок, а также самцов.

Выкармливание крупных выводков (и ослабление иммунной системы) предполагает более низкие концентрации антител к анализируемому патогену у таких самок. Однако разделение выборки с учетом размера выводка не позволило выявить достоверные различия (рис. 55) (MW: $p > 0.05$). Хотя к моменту измерения иммунного ответа у самок с крупными выводками концентрация антител в среднем была примерно в 1.7 раза выше, чем у самок с мелкими выводками (165.52 ± 36.20 и 100.26 ± 23.58 МЕ соответственно).

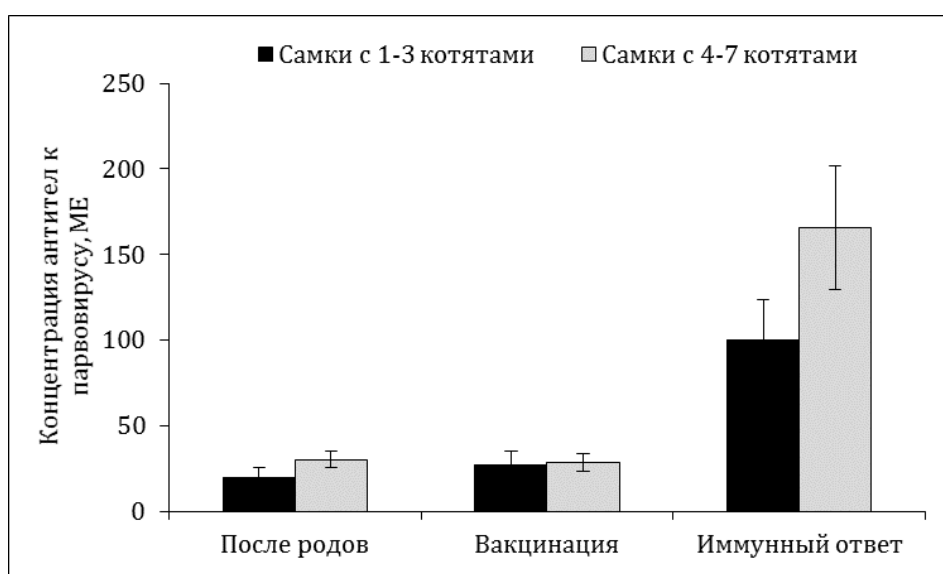


Рис. 55. Количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок с мелкими и крупными выводками.

8.1.3. Обсуждение

В период размножения расход ресурсов на поддержание иммунной системы снижен у многих видов (Sheldon, Verhulst, 1996; Deerenberg et al., 1997; Drazen et al., 2003; Kortet et al., 2003; French et al., 2007; French, Moore, 2008; East et al., 2015). Млекопитающие могут обеспечивать свое размножение за счет внешних источников энергии, получаемой в период выращивания потомства (т.е. синтезировать молоко за счет увеличенного потребления пищи в период лактации – «income breeders»), или за счет накопленных энергетических запасов (т.е. синтезировать молоко за счет мобилизации запасенных до родов резервов – «capital breeders»), или смешивать обе стратегии (Houston et al., 2007). У видов, которые в большей степени рассчитывают на внешние источники энергии, на лактацию могут значительно влиять факторы, определяющие потребление пищи, такие как наличие корма (Hofer, East, 1993; Heesen et al., 2013), его успешное добывание (Barclay, 1989) или социальный статус (Clutton-Brock, Huchard, 2013; East et al., 2015). Когда пищи недостаточно, чтобы обеспечить и лактацию, и самосохранение, распределение ресурсов по принципу «трейд-оффа» происходит в пределах сокращенного вклада в иммунные процессы (Houston et al., 2007). В соответствии с этим, работы на многих видах млекопитающих – диких и домашних копытных (Festa-Bianchet, 1989; Houdijk et al., 2003), рукокрылых (Plowright et al., 2008), кроликах (Cattadori et al., 2005) и пятнистых гиенах (East et al., 2015) показали увеличение зараженности патогенами в течение лактации.

В нашей работе уровень антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самок домашней кошки увеличивался только в период формирования гуморального иммунного ответа (в ответ на вакцинацию), но был положительно взаимосвязан на разных стадиях выкармливания потомства. Более того, при совместном анализе антител к вирусу

герпеса, кальцивирусу и вирусу панлейкопении кошачьих у самок также была обнаружена положительная корреляция между их количеством в период беременности и после родов. Это может свидетельствовать о постоянстве индивидуальных характеристик иммунной защиты и существенных различиях в активности иммунной системы у отдельных особей.

В более ранних исследованиях функционирования иммунной защиты, в первую очередь у сельскохозяйственных и лабораторных животных, было описано, что иммунный ответ у самок выше, чем у самцов (Grossman, 1984, 1989; Zuk, McKean, 1996; Moore, Wilson, 2002; Cattadori et al., 2005; Nunn et al., 2009; Graham et al., 2010). Самки, как правило, имеют более развитый тимус, более высокие концентрации иммуноглобулинов, более сильные первичный и вторичный иммунные ответы и способны в большей степени противостоять новообразованиям (опухолям) и аллотрансплантатам (Grossman, 1989). У самок пятнистых гиен, которые к тому же социально доминируют над самцами, более высокая способность к уничтожению бактерий при участии системы комплемента и более высокие концентрации IgG и IgM, чем у самцов (Flies et al., 2016). Вместе с тем, иммунная защита у лактирующих самок слабее, чем у беременных, что подтверждает перераспределение энергоресурсов в пользу размножения.

В данном исследовании различий в концентрации антител к вирусу панлейкопении кошачьих у самцов и самок на разных стадиях репродуктивного цикла обнаружено не было. Это может быть следствием социального образа жизни: особи обоих полов у домашней кошки одинаково активно контактируют друг с другом и, соответственно, имеют одинаковую частоту контакта с патогеном (Altizer et al., 2003; Schmidt et al., 2007). Кроме того, на выраженность полового диморфизма в активности иммунной системы также влияют

особенности систем размножения. Например, половозрелые самцы луговой полевки (*Microtus pennsylvanicus*, полигинный вид) более восприимчивы к экспериментальному заражению *Trichinella spiralis* по сравнению с самками (Klein et al., 1999). У прерийной полевки (*Microtus ochrogaster*, моногамный вид) самцы и самки характеризуются одинаковой восприимчивостью к данному паразиту (Klein, Nelson, 1999). Высокая подверженность инфекциям самцов и, наоборот, большая предрасположенность к аутоиммунным болезням самок служат одним из доказательств разнонаправленного влияния андрогенов и эстрогенов на иммунную систему (Klein, 2000). Возможно, в нашем случае также имеет значение использование одной и той же вакцины на протяжении нескольких лет, особенно в сочетании с широким спектром индивидуальных различий животных (Lloyd, 1983).

Наиболее существенное подавление иммунной системы у самок происходит в период беременности и лактации (Lloyd, 1983; Gittleman, Thompson, 1988; Clutton-Brock et al., 1989; Festa-Bianchet, 1989; Ross et al., 1993; Bowen et al., 2001; Drazen et al., 2003). Например, у пятнистых гиен энергетические затраты лактации особенно высоки у самок, выращивающих двойни, а на успешную добычу корма и потребление пищи влияет социальный статус (East et al., 2015). Лактирующие самки достоверно больше заражены паразитами, чем нерожавшие. Данная взаимосвязь регулируется репродуктивным статусом и размером выводка, будучи самой сильной у нелактирующих самок, умеренной у самок с двойнями и самой слабой у самок с одним детенышем (East et al., 2015). Однако в течение рассматриваемых стадий репродуктивного цикла самки часто едят больше или более высококачественную еду, используя жировые запасы как энергетический резерв, и увеличивают эффективность своего метаболизма, облегчая некоторые энергетические затраты на размножение (Dufour, Sauther, 2002). Ранее

было показано, что иммунореактивность может существенно различаться в зависимости не только от пола, но также от контекста исследования (в природе или в неволе) и доступных ресурсов (French, Moore, 2008). Наши животные были не ограничены в потреблении пищи, что могло существенно сгладить возможные половые различия в силе гуморального иммунного ответа.

Более значительного снижения активности иммунной системы, как правило, можно ожидать у высокоплодовитых особей (Мошкин и др., 2003). Измерение различных компонентов материнской иммунной системы через один день после родов у самок европейского кролика и сравнение их с общей массой выводка в качестве параметра репродуктивных усилий показало, что самки с крупными выводками имеют более высокую активность системы комплемента и высокий уровень IgG в плазме крови, чем самки с меньшей общей массой выводка (Rödel et al., 2016). Подобная связь между уровнем IgG и репродуктивными усилиями может быть адаптивной при большой массе выводка и большом количестве детенышей, требующих интенсивной передачи иммунных параметров через плаценту или молозиво и молоко. У самок обыкновенного тюленя (*Phoca vitulina*) относительный уровень IgG снижается в течение лактации, хотя колебания не очень большие. Однако различия достоверны при сравнении данных после родов и в 14 дней лактации, что примерно соответствует ее середине, т.е. возможному моменту наибольших усилий по выкармливанию потомства (Ross et al., 1993).

Однако в нашей работе у самок домашней кошки не было обнаружено достоверных различий в концентрации антител к вирусу панлейкопении кошачьих в зависимости от размера выводка. Хотя к моменту измерения иммунного ответа у самок с крупными выводками

концентрация антител в среднем была примерно в 1.7 раза выше, чем у самок с мелкими выводками.

Вероятно, у домашней кошки взаимосвязь между репродуктивной и иммунной системами поддерживается по принципу «факультативной регуляции» (French et al., 2007), при которой подавление иммунитета происходит только при условии ограниченного доступа к ресурсам. Если же ресурсов достаточно, самка способна обеспечивать необходимой энергией и размножение, и поддержание иммунной функции с помощью более интенсивного потребления пищи (French et al., 2007). Например, у беременных домашних овец (*Ovis aries*) упитанность и жировые запасы достоверно связаны с иммунной активностью и устойчивостью к инфекции кишечных паразитов (Valderrábano et al., 2006). Ограниченное потребление пищевого белка у виргинской американской куропатки (*Colinus virginianus*) и деревенской ласточки (*Hirundo rustica*) также негативно влияет на их клеточный иммунный ответ (Lochmiller et al., 1993; Saino et al., 1997).

В условиях неограниченного доступа к ресурсам возможно успешное выращивание большего количества детенышей, что, по-видимому, и произошло в нашем случае. Самки домашней кошки с детенышами получали корм в соответствии со своими потребностями, т.е. практически *ad libitum*, что вполне могло нивелировать эффект репродуктивных усилий на подавление иммунитета. Эксперимент по оценке активности иммунной системы проводили в 6-8 недель лактации, что в первую очередь связано с возрастными ограничениями по вакцинации котят, которую выполняли одновременно. Вполне возможно, что к этому периоду самки уже находились на стадии восстановления своего организма и потраченных на выкармливание потомства ресурсов. Кроме того, важно отметить, что в данном исследовании самки домашней кошки размножались только один раз в

году, хотя согласно литературным данным, могут рожать до 3-х выводков в год (Liberg, 1983). Вполне возможно, что благодаря этому, нагрузка на организм самок была недостаточной, чтобы выявить различия в связи с разным количеством детенышей в выводках.

Таким образом, полученные нами результаты по активности иммунной системы в течение лактации у самок домашней кошки слабо отражают подавление иммунитета в период выращивания потомства. Мы предполагаем, что наиболее вероятным объяснением являются хорошее питание животных, «щадящий режим» размножения и позднее проведение эксперимента, что может свидетельствовать о существовании у самки некоего запаса ресурсов при размножении один раз в год и служить подтверждением факультативной регуляции иммунной функции у кошачьих.

8.2. Активность иммунной системы детенышей

Физиологическое состояние самки в период размножения оказывает сильное влияние на развитие иммунной системы потомства с помощью передачи от матери к детенышам компонентов иммунной системы как внутриутробно через плаценту, так и после рождения с молозивом и молоком (Zhou et al., 2000; Baintner, 2007). Преобладающим классом антител со способностью связываться с широким спектром патогенов являются IgG (Baintner, 2007). Кроме того, благодаря иммунитету, приобретенному через самку, потомки могут также производить свои собственные антитела сразу после рождения, но их иммунные ответы не так эффективны, как демонстрируемые взрослыми особями (Holt, Jones, 2000; Pilorz et al., 2005; Jeklova et al., 2007; Graham et al., 2010). В малочисленных исследованиях, посвященных различиям в развитии иммунной системы детенышей в зависимости от размера

выводка показана отрицательная связь между данными параметрами (Ilmonen et al., 2003; Prager et al., 2010).

На основании этого, мы предположили, что концентрация антител к патогенам у детенышей домашней кошки должна быть связана как с активностью иммунной системы у их матерей, так и с размером выводка.

8.2.1. Материалы и методы

После перехода детенышей на питание твердой пищей на седьмой неделе лактации все котята были привиты четырехвалентной вакциной «Квадрикат» одновременно с самками по вышеуказанной схеме.

Уровень антител к вирусу панлейкопении кошачьих у котят также определяли после родов, перед вакцинацией и при иммунном ответе с помощью метода иммуноферментного анализа с использованием коммерческих наборов компании «Хема-Медика» (Москва, Россия). Дополнительно определяли уровень антител к калицивирусу, вирусам герпеса и панлейкопении кошачьих у котят после родов с помощью модифицированного метода иммуноферментного анализа (dot-ELISA), используя наборы «ImmunoComb Feline VacciCheck» компании «Biogal Galed Labs» (Израиль).

8.2.2. Результаты

Развитие компонентов собственной иммунной системы у детенышей происходит постепенно. У домашних котят среднее количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих в выводке достоверно изменялось с момента рождения (сразу после родов) (17.48 ± 5.00 ME) до вакцинации (1.57 ± 0.57 ME) и формирования гуморального иммунного ответа (15.84 ± 3.92 ME) (рис. 56) (F: N=18, df=2, T=27.11, p=0.000). Причем среднее количество антител у котят после

родов положительно коррелировало с количеством антител при вакцинации (S: N=19, R=0.72, p=0.001), которое в свою очередь было связано с количеством антител при иммунном ответе (S: N=20, R=0.58, p=0.01). Таким образом, иммунный ответ котят на вакцинацию во многом определялся состоянием их иммунной системы сразу после родов.

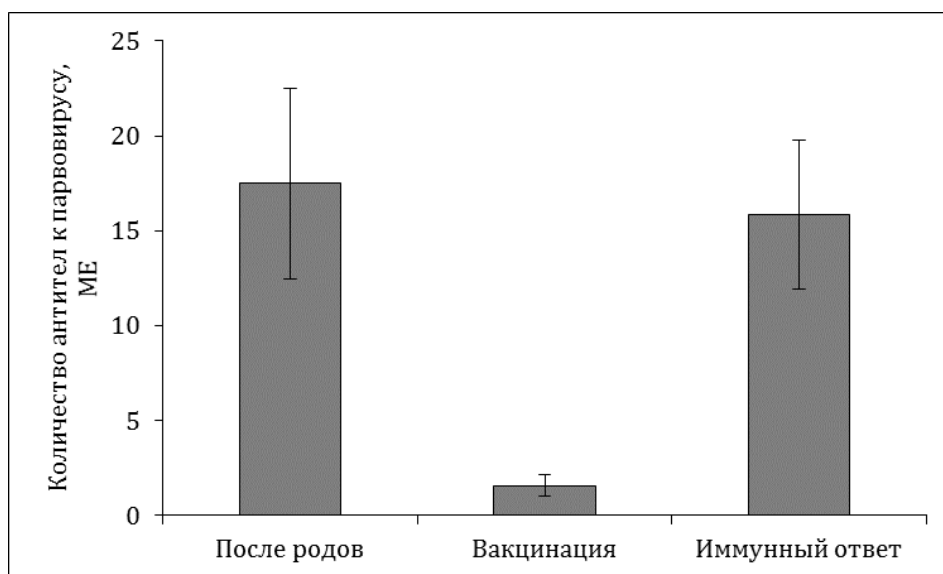


Рис. 56. Среднее количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у котят в выводках.

Предположительно концентрация антител у котят в крупных выводках должна быть ниже за счет более ослабленного организма самки. Однако в данной работе при разделении выборки на две группы в зависимости от размера выводка достоверных различий выявлено не было (рис. 57) (MW: p>0.05). Тем не менее, в среднем у котят в мелких выводках количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих при иммунном ответе было в 2.7 раз выше, чем у котят в крупных выводках (21.85±6.18 и 8.11±2.20 ME соответственно).

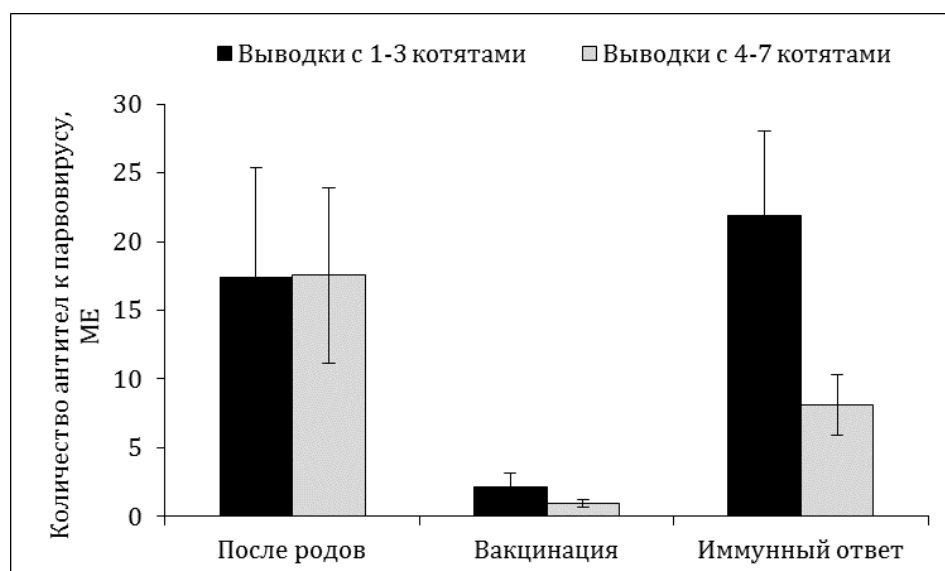


Рис. 57. Среднее количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у котят в мелких и крупных выводках.

Более того, количество антител у котят после родов достоверно коррелировало с количеством антител у их матерей после родов и при вакцинации (рис. 58) ($S: N=19, R=0.47, p=0.04$ и $N=19, R=0.44, p=0.059$ соответственно). Также количество антител у котят при вакцинации было связано с количеством антител у их матерей после родов и при вакцинации ($S: N=21, R=0.43, p=0.0499$ и $N=21, R=0.43, p=0.052$ соответственно). Корреляции между количеством антител у котят в выводках и самок при иммунном ответе выявлено не было ($S: p>0.05$), что подтверждает независимость иммунной системы детенышей к этому моменту.

Комплексный анализ титра антител к вирусу герпеса, калицивирусу и вирусу панлейкопении кошачьих показал, что значения данных параметров у котят после родов и самок в период беременности и после родов положительно коррелировали со значениями в период беременности для вируса герпеса и калицивируса ($S: N=11, R=0.78-0.84, p=0.000$), а со значениями после родов для всех трех заболеваний ($S: N=11, R=0.76-0.97, p=0.00-0.01$) (рис. 59).

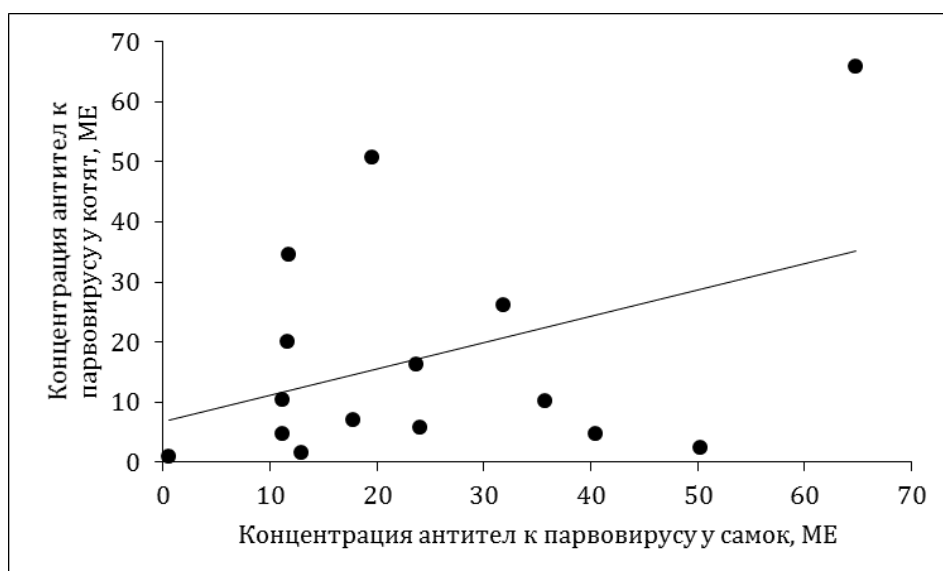


Рис. 58. Взаимосвязь количества антител к вирусу панлейкопении у самок и котят после родов.

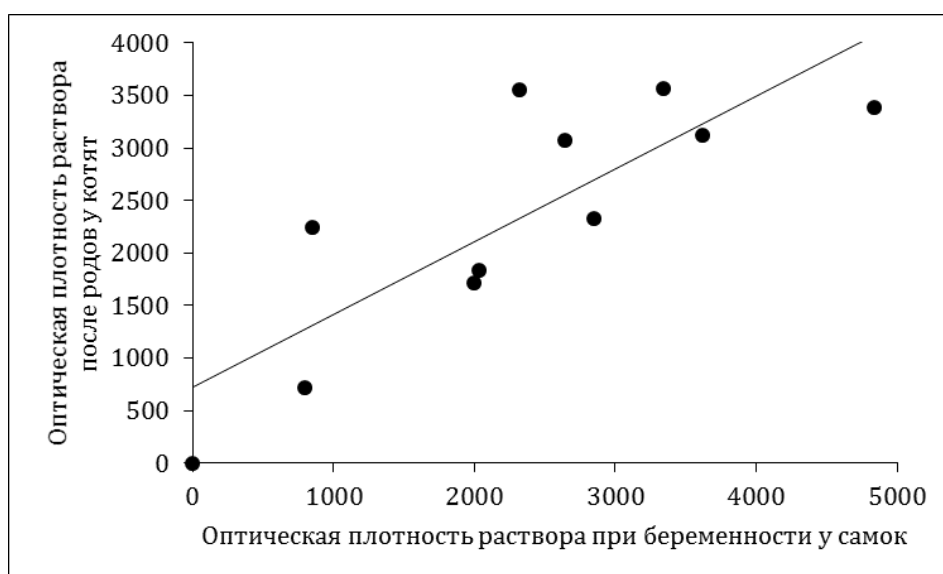


Рис. 59. Взаимосвязь оптической плотности в тесте на определение калицивируса (характеризует титр антител к патогену) в период беременности у самок и после родов у котят.

8.2.3. Обсуждение

Иммунная система обеспечивает защиту организма от различных патогенов и паразитов, представляющих риск для животных любого возраста, однако она требует времени на развитие (Pilorz et al., 2005). Множество исследований показывают, что эмбрионы и новорожденные детеныши особенно чувствительны к инфекциям из-за их менее

развитой иммунной системы (Lee, 1980; Ross et al., 1993; Fair et al., 1999; Marshall-Clarke et al., 2000). Однако самки часто передают антитела своему потомству через плаценту до родов и с молоком после рождения, тем самым защищая детенышей в пре- и постнатальную фазы онтогенеза (McGhee et al., 1975; Zhou et al., 2000; Hanson et al., 2003; Baintner, 2007). В одном из первых исследований иммунитета было показано, что самки крыс, зараженные паразитами, передают антитела своему потомству через желточный мешок до рождения и через молозиво после родов (Culbertson, 1938). В результате новорожденные крысята устойчивы к инфекциям тех же паразитов в течение нескольких первых недель жизни. И наоборот, недостаток передачи специфических материнских антител в течение беременности или через молоко после родов приводит к тому, что новорожденные крайне чувствительны к инфекциям. Таким образом, материнский вклад в течение периода выращивания потомства крайне важен для его выживаемости (Culbertson, 1938).

При этом сроки формирования иммунной компетентности варьируют между видами из-за различных паттернов развития (Pilorz et al., 2005). Например, при определении количества иммуноглобулинов у крыс в различных экскретах (сыворотка, слюна, молоко) было показано, что уровень IgG в сыворотке и слюне у молодых крыс стремительно возрастает к отъему (15-19 дней жизни), достигая показателей взрослых особей (McGhee et al., 1975). Это увеличение IgG очевидно происходит, благодаря пассивной передаче: увеличение количества IgG также наблюдается в молозиве и молоке взрослых крыс между днем родов и до 19 дней лактации; после отъема крысят уровень IgG снижается и в дальнейшем постепенно увеличивается. Что касается IgM, то они впервые появляются в сыворотке молодых крыс только в возрасте 10

дней, а в молозиве, молоке и слюне взрослых крыс отсутствуют вовсе (McGhee et al., 1975).

Согласующиеся результаты были также получены при измерении иммунных ответов в различных возрастных категориях у кроликов: даже суточные детеныши способны формировать специфические антитела IgM и IgG (Jeklova et al., 2007). Однако у крольчат, привитых в возрасте 1 дня или 2 недель, достоверно меньше количество IgM и IgG, чем у взрослых особей. Более того, повышение уровня IgG у детенышей происходит только через две недели после введения антигена, в то время как у взрослых кроликов – всего через неделю, т.е. начальная точка формирования IgG отсрочена у более молодых животных.

В нашей работе среднее количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у домашних котят в выводке достоверно изменялось с момента рождения (после родов) до вакцинации и формирования гуморального иммунного ответа. Причем количество антител у котят в выводке после родов положительно коррелировало с количеством антител при вакцинации, которое в свою очередь было связано с количеством антител при иммунном ответе, что отражает динамику развития иммунной системы детенышей. При разделении выборки на две группы в зависимости от размера выводка достоверных различий выявлено не было. Хотя в среднем у котят в мелких выводках количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих при иммунном ответе было выше в среднем в 2.7 раз, чем у котят в крупных выводках. Примечательно, что у самок концентрация антител была, наоборот, в среднем выше при наличии крупных выводков, что косвенно подтверждает более активную передачу материнских антител детенышам из выводков меньшего размера и, соответственно, больший вклад в их развитие.

Исследований, которые рассматривают различия в иммунной системе потомства в зависимости от количества детенышей в выводке, довольно мало. Однако было показано, что средняя концентрация IgG негативно коррелирует с размером выводка у лабораторных крыс (Prager et al., 2010). Кроме того, иммунный ответ у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*) был гораздо ниже в экспериментально увеличенных выводках (Ilmonen et al., 2003). Данные результаты подтверждают, что подавление иммунитета, возникающее в процессе роста, играет важную роль в достижении компромисса между количеством и жизнеспособностью потомства, поскольку детеныши не могут избежать затрат в связи с возрастающей внутривыводковой конкуренцией.

Состояние самки и ее предыдущий опыт размножения могут оказывать существенное влияние на развитие иммунной системы детенышей (Prager et al., 2010). В период образования молозива (1-2 недели до родов) в сыворотке крови у коровы уровень IgG постепенно снижается. Дифференцированная секреция обеспечивает снабжение иммуноглобулинами новорожденного теленка и защищает корову от чрезмерного истощения при выработке слишком большого количества антител. Плацента жвачных и свиней пропускает крайне мало веществ, поэтому молочные железы у этих видов секретируют большие количества IgG в период формирования молозива (Baintner, 2007). У детенышей обыкновенного тюленя концентрация IgG также очень мала при рождении и становится выше к концу лактации. И хотя невозможно дифференцировать антитела на эндогенно продуцируемые и полученные от матери, по-видимому, низкий уровень у новорожденных и его повышение через 2 недели после родов отражают слабую передачу антител у тюленей через плаценту и высокую – через молозиво и молоко (Ross et al., 1993).

В данной работе при сравнении количества антител к вирусу герпеса, калицивирусу и вирусу панлейкопении кошачьих у домашних котят после родов и самок в период беременности и после родов была обнаружена положительная корреляция со значениями в период беременности для вируса герпеса и калицивируса, а со значениями после родов для всех трех заболеваний, что по сути подтверждает передачу антител от самок к потомству у домашних кошек в период беременности. Кроме того, количество антител к вирусу панлейкопении кошачьих у домашних котят в выводках после родов и при вакцинации достоверно коррелировало с количеством антител у самок после родов и при вакцинации. Однако связи между количеством антител у котят в выводках и самок при измерении гуморального иммунного ответа выявлено не было, поскольку к этому возрасту детеныши, вероятно, уже достаточно самостоятельны и обладают сформированной иммунной системой.

Передача антител от самки к потомству является важным процессом, поскольку материнские белки обеспечивают детенышам питание и иммунную защиту (Baintner, 2007). Новорожденным необходимо время, чтобы построить и развить собственную иммунную систему и расширить сферу ее специализации. Именно поэтому нужна помощь от матери для немедленной защиты и колонизации материнской флорой пищеварительного тракта детенышей через плаценту и молоко (Hanson et al., 2003). Приобретение неперевариваемых материнских антител важно, однако для синтеза своих собственных протеинов потомству требуются аминокислоты протеолитического источника. У сельскохозяйственных животных это связано с ограничениями по всасыванию протеинов в течение очень короткого периода (1-2 дня секреции молозива), которые компенсируется эффективностью всасывания и значительной длиной

кишечного тракта детенышей. Подобный механизм может функционировать также у хищных, однако недостаточная длина кишечного тракта у кошек и собак компенсируется процессом пренатальной передачи антител через плаценту (Hanson et al., 2003).

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

9. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Будучи крайне энергозатратным процессом для самок млекопитающих, лактация может приводить к истощению энергетических ресурсов их организма и физиологическому стрессу. В ходе данного исследования мы оценили влияние размера выводка на интенсивность материнской заботы и развитие детенышей у домашней кошки.

Различий в интенсивности материнского поведения в зависимости от количества детенышей у домашней кошки не выявлено: самки, выращивающие крупные выводки, уделяют детенышам также много времени, как и самки с мелкими выводками. Однако размер выводка оказывает влияние на физиологическое состояние матери в первый месяц лактации, что отражается в первую очередь в значениях таких параметров, как уровень кортизола, количество лейкоцитов и масса тела. К этому моменту потребности молодняка в материнском молоке существенно возрастают, а пробовать твердый корм детеныши лишь начинают. Вероятно, нагрузка на материнский организм достигает максимальных значений, что приводит к интенсификации обменных процессов у самок и необходимости мобилизации дополнительной энергии.

Тем не менее, существенного подавления активности иммунной системы у лактирующих самок домашней кошки не обнаружено. Наиболее вероятным объяснением являются хорошее питание животных, «щадающий режим» размножения (только один раз в году) и позднее проведение эксперимента, что может свидетельствовать о существовании у самки некоего запаса ресурсов при размножении один раз в год и служить подтверждением факультативной регуляции иммунной функции у кошачьих.

Мы также показали, что темпы роста у детенышей домашней кошки во многом обуславливаются количеством сибсов. Однако формирование иммунной системы и развитие социального игрового поведения не связаны с размером выводка. Активность гуморального иммунитета детенышей напрямую зависит от состояния иммунной системы их матерей после родов. При развитии иммунного ответа подобных закономерностей не выявлено, что подтверждает независимость иммунной системы детенышей к этому моменту.

Динамика игровых контактов между самкой и потомством у двух видов кошачьих различалась: у домашней кошки была выше частота социальной игры детенышей с сибсами, а у евразийской рыси, наоборот, с самкой. Полученные данные позволяют предположить, что продолжительность лактации и поддержание контактов между матерью и потомством имеет гораздо большее значение для характера развития социального игрового поведения у двух видов кошачьих, чем размер выводка.

10. ВЫВОДЫ

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

выводках в начале кормления не различается, однако к началу периода отлучения молодняка средняя масса котенка в мелких выводках становится больше, чем в крупных выводках.

8. Снижение материнской заботы сопровождается возрастанием частоты игровых контактов не только между детенышами, но и с самкой. Динамика поведения различается у домашней кошки и евразийской рыси и не связана с размером выводка.

11. БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне признателен научному руководителю д.б.н. С.В. Найденко за мудрое и чуткое научное руководство, терпение и неоценимую помощь на всех этапах работы; М.Н. Ерофеевой и Е.В. Павловой за неоценимую помощь в сборе материала, организации и проведении работы, своевременные советы и поддержку на протяжении всей работы; А.Л. Антонец за предоставление материала по онтогенезу детенышей евразийской рыси 2003-2007 гг., помощь в сборе материала, ценные советы и поддержку в ходе данной работы; Е.А. Иванову за неоценимую помощь в организации видеосъемки животных и сборе материала; Ю.А. Лощагиной за предоставление материала по онтогенезу детенышей домашней кошки, понимание и моральную поддержку на всем протяжении работы; В.А. Полтораченко за помощь в сборе материала по онтогенезу детенышей евразийской рыси; Н.А. Васильевой за консультации по статистической обработке материала; А.В. Чабовскому за прочтение работы и ценные замечания к ней; В.В. Рожнову за поддержку и мотивацию к завершению работы; А.А. Крылович за заботу о наших животных; В.А. Москвитину за искреннее участие и дружескую поддержку; А.В. Алексеевой за бесценную моральную поддержку, понимание и терпение в процессе выполнения работы.

Автор искренне благодарен всем коллегам за помощь на всех этапах работы, обучение различным методам сбора и анализа материала, обсуждение результатов, активную моральную поддержку и создание уникальной рабочей атмосферы. Автор также выражает признательность всему коллективу НЭБ «Черноголовка» за создание плодотворной рабочей обстановки. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ №№ 16-34-00844-мол_а и 15-04-08529-А.

12. СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в научных журналах, рекомендуемых ВАК:

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

Статьи в других изданиях:

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

Материалы и тезисы конференций:

5. **Алексеева Г.С.,** Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2011. Межвидовое сравнение основных типов социального внутривыводкового поведения у евразийской и красной рысей // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы 4-ой Международной научно-практической конференции. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. – Стр. 212-214.
6. **Алексеева Г.С.,** Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2012. Развитие социального игрового поведения у евразийской рыси (*Lynx lynx*) в период раннего постнатального онтогенеза // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Тезисы конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 5.
7. **Алексеева Г.С.,** Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Найденко С.В., 2012. Взаимосвязь игрового поведения с этапами раннего постнатального онтогенеза у евразийской рыси (*Lynx lynx*) // Актуальные проблемы современной териологии: Тезисы докладов. – Новосибирск: ООО «Сибрегион Инфо». – Стр. 140.

8. **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., Ерофеева М.Н., Лощагина Ю.А., Найденко С.В., 2012. Сравнительный анализ развития игрового поведения у евразийской рыси (*Lynx lynx*) и домашней кошки (*Felis catus*) // V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 4.
9. Полтораченко В.А., **Алексеева Г.С.**, Антоневи́ч А.Л., 2013. Постоянство индивидуальных различий у рысят в разных типах игрового поведения в выводах евразийской рыси // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: Материалы 5-ой Международной научно-практической конференции. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. – Стр. 324-325.
10. **Алексеева Г.С.**, Найденко С.В., 2013. Динамика уровня стероидных гормонов в период выращивания потомства у домашней кошки (*Felis catus*) // Биология – наука XXI века: 17-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов. – М.: «11-й ФОРМАТ». – Стр. 395.
11. Антоневи́ч А.Л., **Алексеева Г.С.**, Лощагина Ю.А., Павлова Е.В., Найденко С.В., 2013. Корреляты социальных взаимодействий в онтогенезе кошачьих // Биология – наука XXI века: 17-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. Сборник тезисов. – М.: «11-й ФОРМАТ». – Стр. 511-512.
12. **Alekseeva G.**, Naidenko S., 2013. Behavioral and hormonal traits of lactation in domestic cat (*Felis catus*) // Behaviour 2013: joint meeting of 33rd International Ethological Conference (IEC) and the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). – Newcastle upon Tyne, UK. – P. 142.
13. Antonevich A., **Alekseeva G.**, Pavlova E., Loschagina Y., Erofeeva M., Naidenko S., 2013. Play development in three felid species // Behaviour 2013: joint meeting of 33rd International Ethological Conference (IEC) and the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB). – Newcastle upon Tyne, UK. – P. 187-188.
14. **Алексеева Г.С.**, Найденко С.В., 2013. Изменение клинической картины крови в период выращивания потомства у домашней кошки (*Felis catus*) // VI Всероссийский с международным участием Конгресс молодых ученых-биологов «Симбиоз-Россия 2013». – Иркутск: ООО «Издательство Аспринт». – Стр. 324-325.
15. **Alekseeva G.**, Naidenko S., 2013. Assessment of immuno-physiological status of females during offspring growth in domestic cat (*Felis catus*) //

- 9th International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife. – Berlin, Germany: IZW. – P. 19.
16. **Алексеева Г.С.**, Найдено С.В., 2014. Взаимосвязь уровня стероидных гормонов и интенсивности материнского поведения у домашней кошки (*Felis catus*) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 4.
 17. Ерофеева М.Н., **Алексеева Г.С.**, Найдено С.В., 2014. Успех размножения кошачьих при разных системах спариваний // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы 3-й научной конференции. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 36.
 18. **Алексеева Г.С.**, 2014. Взаимосвязь физиологических параметров и интенсивности материнского поведения домашней кошки (*Felis catus*) // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы шестой конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. – М.: Т-во научных изданий КМК. – Стр. 5-7.
 19. **Alekseeva G.**, Naidenko S., 2014. The relations of maternal behavior and physiological condition with offspring growth in domestic cat (*Felis catus*) // VII European conference on behavioural biology. – Prague, Czech Republic. – P. 153.
 20. **Алексеева Г.С.**, Антонеvич А.Л., Павлова Е.В., Лощагина Ю.А., Дуплякина С.Ю., Ерофеева М.Н., Найдено С.В., 2015. Снижение материнской заботы способствует развитию социального поведения у детенышей кошачьих? // Современные проблемы зоологии, экологии и охраны природы. Мат. чтений и науч. конф., посвящ. памяти проф. А.Г. Банникова, и 100-летию со дня его рождения. – М.: «Сельскохозяйственные технологии». – Стр. 156-161.
 21. Vasilieva N.A., Pavlova E.V., **Alekseeva G.S.**, Erofeeva M.N., Naidenko S.V., 2015. Prolonged handling time could affect the blood profile in the wild cat species // 7th European Congress of Mammalogy. – Stockholm, Sweden. – P. 117.
 22. Naidenko S.V., Pavlova E.V., Erofeeva M.N., **Alekseeva G.S.**, Glukhova A.A., Antonevich A.L., 2015. Is the serum androgen level during pregnancy related to sibling aggression in lynxes? // 5th ISWE Conference (International Society of Wildlife Endocrinology). – Berlin, Germany: IZW. – P. 13.

23. **Алексеева Г.С.**, Павлова Е.В., Ерофеева М.Н., Найдено С.В., 2016. Влияние размера выводка на физиологическое состояние самок и детенышей у домашней кошки (*Felis catus*) // Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК. – Стр. 15.
24. Васильева Н.А., Павлова Е.В., **Алексеева Г.С.**, Ерофеева М.С., Найдено С.В., 2016. Влияние метода иммобилизации и длительности отсрочки с момента отлова животного на клинический анализ крови у кошачьих // Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК. – Стр. 68.
25. Найдено С.В., Ерофеева М.Н., **Алексеева Г.С.**, Сорокин П.А., 2016. Влияние промискуитетной системы спариваний на размножение кошачьих // Международное совещание «Териофауна России и сопредельных территорий» (X съезд Териологического общества при РАН). – М.: Товарищество научных изданий КМК. – Стр. 276.

13. СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Акишина О.В., Антонец А.Л., Найдено С.В. Важны ли внутривыводковые различия в массе тела рысят (*Lynx lynx*; Felidae, Mammalia) при переходе на мясной корм? // Поволжский экологический журнал, 2014. – № 4. – С. 429-435.
2. Алексеева Г.С., Антонец А.Л., Ерофеева М.Н., Найдено С.В. Социальная игра в онтогенезе внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx*) // Известия РАН. Серия биологическая, 2014. – №4. – С. 382-390.
3. Алексеева Г.С., Найдено С.В. Изменение массы тела и уровня стероидных гормонов в период выращивания потомства у самок домашней кошки (*Felis catus*; Felidae, Mammalia) // Поволжский экологический журнал, 2014. – №4. – С. 436-443.
4. Амстиславский С.Я. Эмбриотехнологические подходы к сохранению исчезающих видов млекопитающих: автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.08. – Новосибирск, 2006. – 41 с.
5. Антонец А.Л., Чагаева А.А., Найдено С.В. Внутривыводковая асимметрия социальных отношений в раннем постнатальном онтогенезе евразийской рыси (*Lynx lynx*) // Зоологический журнал, 2013. – Т. 92, № 2. – С. 238-247.
6. Бабицкий А.Ф., Чабовский А.В., Савинецкая Л.Е. Плата за размножение у самок крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld. 1770) // Бюллетень МОИП, отд. биол., 2006. – Т. 111, №5. – С. 79-83.
7. Бабицкий А.Ф. Регуляция жизненного цикла крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Güld. 1770): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. – Москва, 2008. – 26 с.
8. Бажибина Е.Б., Коробов А.В., Середа С.В., Сапрыкин В.П. Методологические основы оценки клинико-морфологических показателей крови домашних животных: учебное пособие. – М.: ООО «Аквариум-Принт», 2005. – 128 с.
9. Верин В.К., Иванов В.В. Гормоны и их эффекты: справочник. – СПб: ООО «Издательство ФОЛИАНТ», 2012. – 136 с.
10. Гептнер В.Г., Слудский А.А. Млекопитающие Советского Союза. Т.2. Ч.2. Хищные (Гиены и кошки). – М.: Высшая школа, 1972. – 551 с.
11. Громов В.С. Забота о потомстве у грызунов: физиологические, этологические и эволюционные аспекты. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2013. – 338 с.

12. Громов В.С. Забота о потомстве и влияние присутствия самца на формирование родительского поведения у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в лабораторных условиях // Сибирский экологический журнал, 2013. – Т. 20, № 3. – С. 423-430.
13. Громов В.С., Вознесенская В.В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*) // Доклады Академии наук, 2009. – Т. 427, № 1. – С. 129-131.
14. Громов В.С., Вознесенская В.В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) // Доклады Академии наук, 2010. – Т. 431, № 1. – С. 139-141.
15. Евсиков В.И., Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Белогурова М.Н., Рогова О.Ф. Концентрация прогестерона у мышей на ранних стадиях гомо-и гетерогенной беременности // Доклады Академии наук, 1991. – Т. 319. – С. 494-497.
16. Желтухин А.С. О суточной активности и размерах участков обитания рыси в южной тайге Верхневолжья // Бюллетень МОИП. Отделение биологическое, 1984. – Т. 89, вып. 1. – С. 54-62.
17. Крученкова Е.П., Гольцман М.Е. Родительское поведение песца (*Alopex lagopus setenovi*) на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоологический журнал, 1994. – Т. 73, № 5. – С. 88-103.
18. Крученкова Е.П. Материнское поведение млекопитающих. – М.: КРАСАНД. – 208 с.
19. Лохмиллер Р.Л., Мошкин М.П. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал, 1999. – № 1. – С. 37-58.
20. Матюшкин Е.Н., Вайсфельд М.А. Рысь. – М.: Наука, 2003. – 518с.
21. Мейер Д., Харви Дж. Ветеринарная лабораторная медицина. Интерпретация и диагностика: пер. с англ. – М.: Софион, 2007. – 456 с.
22. Мошкин М.П., Герлинская Л.А., Евсиков В.И. Иммунная система и реализация поведенческих стратегий размножения при паразитарных прессах // Журнал общей биологии, 2003. – Т.64, №1. – С. 23-44.

23. Найдено С.В. Социальное поведение рыси (*Lynx lynx*) и особенности его формирования в онтогенезе: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. – Москва, 1997. – 251 с.
24. Найдено С.В. Взаимоотношения особей внутри семейных групп и возможные причины распада выводков у рысей (*Lynx lynx*, Carnivora, Felidae) // Зоологический журнал, 1998. – Т. 77, № 11. – С. 1317-1320.
25. Найдено С.В. Особенности размножения и постнатального развития Евразийской рыси. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 111 с.
26. Найдено С.В., Ерофеева М.Н. Размножение евразийской рыси *Lynx lynx* (Felidae, Carnivora) и особенности репродуктивной стратегии самок // Зоологический журнал, 2004. – Т. 83, № 2. – С. 261-269.
27. Найдено С.В., Ерофеева М.Н. Изменения уровня стероидных гормонов в крови рысят (*Lynx lynx* L.) в раннем постнатальном онтогенезе // Доклады Академии наук, 2005. – Т. 400, № 3. – С. 423-425.
28. Овсянников Н.Г., 1993. Поведение и социальная организация песца. – М.: Изд-во ЦНИЛ охотн. хоз-ва и заповедников. – 242 с.
29. Остин К., Шорт Р. Гормональная регуляция размножения у млекопитающих: пер. с англ. – М.: Мир, 1987. – 305 с.
30. Павлова Е.В., Поташникова Е.В., Сивуха А.С., Ерофеева М.Н., Рожнов В.В., Найдено С.В. Анализ динамики глюкокортикоидов у домашней кошки (*Felis catus*) на фоне сезонной эндокринной активности гонад // Зоологический журнал, 2014. – Т. 93, № 12. – С. 1445-1453.
31. Пианка Э. Эволюционная экология: пер. с англ. – М.: Мир, 1981. – 400 с.
32. Розен В.Б. Основы эндокринологии: учебник. – М.: Изд-во МГУ, 1994. – 384 с.
33. Феоктистова Н.Ю. Хомячки рода *Phodopus*. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2008. – 413 с.
34. Чагаева А.А. Особенности внутривыводковых отношений евразийской рыси (*Lynx lynx* L.) в период раннего постнатального онтогенеза: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. – Москва, 2012. – 140 с.
35. Чагаева А.А., Найдено С.В. Материнское поведение евразийской рыси *Lynx lynx* L. в период раннего постнатального онтогенеза детенышей // Известия РАН. Серия биологическая, 2012. – № 1. – С. 54-60.
36. Abu El-Ella A.A., Kommonna O.F. Reproductive performance and blood constituents of Damascus goats as affected by yeast culture

- supplementation // Egyptian Journal of Sheep and Goat Sciences, 2013. – Vol. 8(1). – P. 171-187.
37. Ader R., Grotta L.J. Rhythmicity in the maternal behaviour of *Rattus norvegicus* // Animal Behaviour, 1970. – Vol. 18. – P. 144-150.
 38. Adkins Y., Zicker S.C., Lepine A., Lönnerdal B. Changes in nutrient and protein composition of cat milk during lactation // American Journal of Veterinary Research, 1997. – Vol. 58(4). – P. 370-375.
 39. Akuzawa M., Mochizuki M., Yasuda N. Hematological and parasitological study of the Iriomote cat (*Prionailurus iriomotensis*) // Canadian Journal of Zoology, 1987. – Vol. 65. – P. 946-949.
 40. Allainé D., Graziani L., Coulon J. Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots *Marmota marmot* // Oecologia, 1998. – Vol. 113. – P. 370-376.
 41. Alonso-Alvarez C., Velando A. Benefits and costs of parental care // The Evolution of Parental Care / N.J. Royle, P.T. Smiseth, M. Kölliker. – Oxford University Press, 2012. – P. 40-61.
 42. Altizer S., Nunn C.L., Thrall P.H., Gittleman J.L., Antonovics J., Cunningham A.A., Dobson A.P., Ezenwa V., Jones K.E., Pedersen A.B., Poss M., Pulliam J.R.C. Social organization and parasite risk in mammals: integrating theory and empirical studies // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, 2003. – Vol. 34. – P. 517-547.
 43. Andersen R., Gaillard J.-M., Linnell J.D.C., Duncan P. Factors affecting maternal care in an income breeder, the European roe deer // Journal of Animal Ecology, 2000. – Vol. 69. – P. 672-682.
 44. Andersen I.L., Nævdal E., Bøe K.E. Maternal investment, sibling competition, and offspring survival with increasing litter size and parity in pigs (*Sus scrofa*) // Behavioral Ecology and Sociobiology, 2011. – Vol. 65. – P. 1159-1167.
 45. Anderson B.H., Watson D.L., Colditz I.G. The effect of dexamethasone on some immunological parameters in cattle // Veterinary Research Communications, 1999. – Vol. 23(7). – P. 399-413.
 46. Antonevich A., Naidenko S. Effect of sibling aggression on kittens' behavior in Eurasian lynx *Lynx lynx* // Acta Zoologica Sinica, 2008. – Vol. 54(1). – P. 12-19.
 47. Arnabom T., Fedak M.A., Boyd I.L. Factors affecting maternal expenditure in southern elephant seals during lactation // Ecology, 1997. – Vol. 78(2). – P. 471-483.

48. Arnould J.P.Y., Hindell M.A. Milk consumption, body composition and pre-weaning growth rates of Australian fur seal (*Arctocephalus pusillus doriferus*) pups // Journal of Zoology, 2002. – Vol. 256(3). – P. 351-359.
49. Atkinson S.N., Ramsay M.A. The effects of prolonged fasting of the body composition and reproductive success of female polar bears (*Ursus maritimus*) // Functional Ecology, 1995. – Vol. 9(4). – P. 559-567.
50. Azab M.E., Abdel-Maksoud H.A. Changes in some hematological and biochemical parameters during prepartum and postpartum periods in female Baladi goats // Small Ruminant Research, 1999. – Vol. 34. – P. 77-85.
51. Baerends-van Roon J.M., Baerends G.P. The morphogenesis of the behaviour of the domestic cat, with a special emphasis on the development of prey-catching // North-Holland, 1979. – 115 p.
52. Bahr N.I., C.R. Pryce, Döbeli M., Martin R.D. Evidence from urinary cortisol that maternal behavior is related to stress in gorillas // Physiology and Behavior, 1998. – Vol. 64(4). – P. 429-437.
53. Bahr N.I., Martin R.D., Pryce C.R. Peripartum sex steroid profiles and endocrine correlates of postpartum maternal behavior in captive gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) // Hormones and Behavior, 2001. – Vol. 40. – P. 533-541.
54. Bahr N.I. Correlates of infant-directed behavior in captive gorillas: a brief review // Reproductive Biology, 2002. – Vol. 11(S1). – P. 204-206.
55. Bainter K. Transmission of antibodies from mother to young: evolutionary strategies in a proteolytic environment // Veterinary Immunology and Immunopathology, 2007. – Vol. 117. – P. 153-161.
56. Baldwin J.D., Baldwin J.I. The role of play in social organization: comparative observations on Squirrel monkeys (*Saimiri*) // Primates, 1973. – Vol. 14(4). – P. 369-381.
57. Barcellos L.J.G., Marqueze A., Trapp M., Quevedo R.M., Ferreira D. The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundiá *Rhamdia quelen* // Aquaculture, 2010. – Vol. 300(1-4). – P. 231-236.
58. Barclay R.M.R. The effect of reproductive condition on the foraging behavior of female hoary bats, *Lasiurus cinereus* // Behavioral Ecology and Sociobiology, 1989. – Vol. 24. – P. 31-37.
59. Bardi M., Huffman M.A. Effects of maternal style on infant behavior in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) // Developmental Psychobiology, 2002. – Vol. 41(4). – P. 364-372.

60. Bardi M., French J.A., Ramirez S.M., Brent L. The role of the endocrine system in baboon maternal behavior // *Biological Psychiatry*, 2004. – Vol. 55. – P. 724-732.
61. Bardi M., Bode A.E., Ramirez S.M., Brent L.Y. Maternal care and development of stress responses in baboons // *American Journal of Primatology*, 2005. – Vol. 66(3). – P. 263-278.
62. Barkley M.S., Geschwind I.I., Bradford G.E. The gestational pattern of estradiol, testosterone and progesterone secretion in selected strains of mice // *Biology of Reproduction*, 1979. – Vol. 20(4). – P. 733-738.
63. Barrett L., Halliday J., Henzi S.P. The ecology of motherhood: the structuring of lactation costs by chacma baboons // *Journal of Animal Ecology*, 2006. – Vol. 75. – P. 875-886.
64. Barrett P., Bateson P. The development of play in cats // *Behaviour*, 1978. – Vol. 66(1). – P. 106-120.
65. Bateman N. Some physiological aspects of lactation in mice // *The Journal of Agricultural Science*, 1957. – Vol. 49(1). – P. 60-77.
66. Bateson P., Mendl M., Feaver J. Play in the domestic cat is enhanced by rationing of the mother during lactation // *Animal Behaviour*, 1990. – Vol. 40. – P. 514-525.
67. Bateson P. The dynamics of parent-offspring relationships in mammals // *Trends in Ecology and Evolution*, 1994. – Vol. 9(10). – P. 399-403.
68. Bateson P. Behavioural development in the cat // *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour* / D.C. Turner, P. Bateson. – Cambridge University Press, 2014. – P. 11-26.
69. Bateson P., Young M. Separation from the mother and the development of play in cats // *Animal Behaviour*, 1981. – Vol. 29. – P. 173-180.
70. Baum M.J., Bressler S.C., Daum M.C., Veiga C.A., McNamee C.S. Ferret mothers provide more anogenital licking to male offspring: possible contribution to psychosexual differentiation // *Physiology and Behavior*, 1996. – Vol. 60(2). – P. 353-359.
71. Bautista A., García-Torres E., Prager G., Hudson R., Rödel H.G. Development of behavior in the litter huddle in rat pups: within- and between-litter differences // *Developmental Psychobiology*, 2010. – Vol. 52. – P. 35-43.
72. Bayol S.A., Farrington S.J., Stickland N.C. A maternal 'junk food' diet in pregnancy and lactation promotes an exacerbated taste for 'junk food' and a greater propensity for obesity in rat offspring // *British Journal of Nutrition*, 2007. – Vol. 98. – P. 843-851.

73. Beekman S.P.A., Kemp B., Louwman H.C.M., Colenbrander B. Analyses of Factors influencing the birth weight and neonatal growth rate of cheetah (*Acinonyx jubatus*) cubs // Zoo Biology, 1999. – Vol. 18. – P. 129-139.
74. Bekoff M. Social Play and Play-Soliciting by Infant Canids // American Zoologist, 1974. – Vol. 14. – P. 323-340.
75. Bekoff M., Byers J.A. Social, spacing, and cooperative behavior of the Collared peccary, *Tayassu tajacu* // Journal of Mammalogy, 1981. – Vol. 62(4). – P. 767-785.
76. Bekoff M. Social play behaviour. Cooperation, fairness, trust, and the evolution of morality // Journal of Consciousness Studies, 2001. – Vol. 8(2). – P. 81-90.
77. Belden L.K., Kiesecker J.M. Glucocorticosteroid hormone treatment of larval treefrogs increases infection by *Alaria* Sp. trematode cercariae // Journal of Parasitology, 2005. – Vol. 91(3). – P. 686-688.
78. Bell G. The costs of reproduction and their consequences // The American Naturalist, 1980. – Vol. 116(1). – P. 45-76.
79. Beltrán J.F., Delibes M., Recio F., Aza C. Hematological and serum chemical characteristics of the Iberian Lynx (*Lynx pardinus*) in southwestern Spain // Canadian Journal of Zoology, 1991. – Vol. 69. – P. 840-846.
80. Berger S., Martin II L.B., Wikelski M., Romero L.M., Kalko E.K.V., Vitousek M.N., Rödl T. Corticosterone suppresses immune activity in territorial Galápagos marine iguanas during reproduction // Hormones and Behavior, 2005. – Vol. 47(4). – P. 419-429.
81. Berghänel A., Schülke O., Ostner J. Locomotor play drives motor skill acquisition at the expense of growth: a life history trade-off // Science Advances, 2015. – Vol. 1(7), e1500451.
82. Bertram B.C.R. Social factors influencing reproduction in wild lions // Journal of Zoology, 1975. – Vol. 177(4). – P. 463-482.
83. Biben M. Comparative ontogeny of social behavior in three South American canids: the maned wolf, crab-eating fox, and bush dog: implications for sociality // Animal Behaviour, 1983. – V. 31. – P. 814-826.
84. Bilandžić N., Žurić M., Lojkić M., Šimić B., Milić D., Barač I. Cortisol and immune measures in boars exposed to three-day administration of exogenous adrenocorticotrophic hormone // Veterinary Research Communications, 2006. – Vol. 30(4). – P. 433-444.
85. Bilbo S.D., Nelson R.J. Sex steroid hormones enhance immune function in male and female Siberian hamsters // American Journal of Physiology –

- Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 2001. – Vol. 280. – P. R207-R213.
86. Bonanni R., Cafazzo S., Fantini C., Pontier D., Natoli E. Feeding-order in an urban feral domestic cat colony: relationship to dominance rank, sex and age // *Animal Behaviour*, 2007. – Vol. 74. – P. 1369-1379.
 87. Bonnet X., Bradshaw D., Shine R. Capital versus income breeding: an ectothermic perspective // *Oikos*, 1998. – Vol. 83(2). – P. 333-342.
 88. Boswell T., Woods S.C., Kenagy G.J. Seasonal changes in body mass, insulin, and glucocorticoids of free-living golden-mantled ground squirrels // *General and Comparative Endocrinology*, 1994. – Vol. 96(3). – P. 339-346.
 89. Bowen W.D., Oftedal O.T., Boness D.J. Mass and energy transfer during lactation in a small phocid, the Harbor seal (*Phoca vitulina*) // *Physiological Zoology*, 1992. – Vol. 65(4). – P. 844-866.
 90. Bowen W.D., Iverson S.J., Boness D.J., Oftedal O.T. Foraging effort, food intake and lactation performance depend on maternal mass in a small phocid seal // *Functional Ecology*, 2001. – Vol. 15. – P. 325-334.
 91. Braastad B.O., Heggelund P. Eye-opening in kittens: effects of light and some biological factors // *Developmental Psychobiology*, 1984. – Vol. 17(6). – P. 675-681.
 92. Bradley A.J., McDonald I.R., Lee A.K. Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stuartii*, Macleay) // *General and comparative endocrinology*, 1980. – Vol. 40. – P. 188-200.
 93. Bradley A.J. Stress, hormones and mortality in small carnivorous marsupials // *Predators with Pouches: The Biology of Carnivorous Marsupials* / M. Jones, M. Archer, C. Dickman. - Csiro Publishing, 2013. – P. 250-263.
 94. Brent L., Koban T., Ramirez S. Abnormal, abusive, and stress-related behaviors in baboon mothers // *Biological Psychiatry*, 2002. – Vol. 52. – P. 1047-1056.
 95. Bridges R.S., Russell D.W. Steroidal interactions in the regulation of maternal behaviour in virgin female rats: effects of testosterone, dihydrotestosterone, oestradiol, progesterone and the aromatase inhibitor, 1,4,6-androstatriene-3,17-dione // *Journal of Endocrinology*, 1981. – Vol. 90. – P. 31-40.
 96. Bridges R.S. A quantitative analysis of the roles of dosage, sequence, and duration of estradiol and progesterone exposure in the regulation of

- maternal behavior in the rat // *Endocrinology*, 1984. – Vol. 114(3). – P. 930-940.
97. Bridges R.S., Ronsheim P.M. Prolactin (PRL) regulation of maternal behavior in rats: bromocriptine treatment delays and prl promotes the rapid onset of behavior // *Endocrinology*, 1990. – Vol. 126(2). – P. 837-848.
 98. Bronson F.H., Marsteller F.A. Effect of short-term food deprivation on reproduction in female mice // *Biology of Reproduction*, 1985. – Vol. 33(3). – P. 660-667.
 99. Brown J.L. Comparative endocrinology of domestic and nondomestic felids // *Theriogenology*, 2006. – Vol. 66. – P. 25-36.
 100. Brown J.L. Comparative endocrinology of domestic and non-domestic felids // *Iberian lynx ex situ conservation: an interdisciplinary approach* / A. Vargas, C. Breitenmoser, U. Breitenmoser. – Fundación Biodiversidad / IUCN Cat Specialist Group, 2009. – P. 327-339.
 101. Brown J.L. Female reproductive cycles of wild female felids // *Animal Reproduction Science*, 2011. – Vol. 124. – P. 155-162.
 102. Brunton P.J., Russell J.A., Douglas A.J. Adaptive responses of the maternal hypothalamic-pituitary-adrenal axis during pregnancy and lactation // *Journal of Neuroendocrinology*, 2008. – Vol. 20. – P. 764-776.
 103. Burghardt G.M. The genesis of animal play: testing the limits. – MIT Press, 2005. – 501 p.
 104. Burguez P.N., Ousey J., Cash R.S.G., Rosedale P.D. Changes in blood neutrophil and lymphocyte counts following administration of cortisol to horses and foals // *Equine Veterinary Journal*, 1983. – Vol. 15(1). – P. 58-60.
 105. Cameron E.Z., Linklater W.L., Stafford K.J., Minot E.O. Maternal investment results in better foal condition through increased play behaviour in horses // *Animal Behaviour*, 2008. – Vol. 76. – P. 1511-1518.
 106. Campbell T.W. Avian hematology and cytology. – Iowa State University Press, 1995. – 104 p.
 107. Canfield P.J. Comparative cell morphology in the peripheral blood film from exotic and native animals // *Australian Veterinary Journal*, 1998. – Vol. 76(12). – P. 793-800.
 108. Caro T.M. Effects of the mother, object play, and adult experience on predation in cats // *Behavioral and Neural Biology*, 1980. – Vol. 29. – P. 29-51.

109. Caro T.M. Predatory behaviour and social play in kittens // Behaviour, 1981. – Vol. 76(1). – P. 1-24.
110. Caro T.M., Holt M.E., FitzGibbon C.D., Bush M., Hawkey C.M., Kock R.A. Health of adult free-living cheetahs // Journal of Zoology, 1987. – Vol. 212. – P. 573-584.
111. Caro T.M. Short-term costs and correlates of play in cheetahs // Animal Behaviour, 1995. – Vol. 49. – P. 333-345.
112. Casal M.L., Jezyk P.F., Giger U. Transfer of colostral antibodies from queens to their kittens // American Journal of Veterinary Research, 1996. – Vol. 57(11). – P. 1653-1658.
113. Casey T.M., Plaut K. The role of glucocorticoids in secretory activation and milk secretion, a historical perspective // Journal of Mammary Gland Biology and Neoplasia, 2007. – Vol. 12. – P. 293-304.
114. Casto J.M., Nolan Jr. V., Ketterson E.D. Steroid hormones and immune function: experimental studies in wild and captive Dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*) // The American Naturalist, 2001. – Vol. 157(4). – P. 408-420.
115. Cattadori I.M., Boag B., Bjørnstad O.N., Cornell S.J., Hudson P.J. Peak shift and epidemiology in a seasonal host–nematode system // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2005. – Vol. 272. – P. 1163-1169.
116. Chan-McLeod A.C.A., White R.G., Russell D.E. Comparative body composition strategies of breeding and nonbreeding female caribou // Canadian Journal of Zoology, 1999. – Vol. 77. – P. 1901-1907.
117. Chiang C.-F., Johnson R.K., Nielsen M.K. Selection for maternal behavior in mice – direct and correlated responses // Applied Animal Behaviour Science, 2002. – Vol. 79(4). – P. 311-323.
118. Chick G. What is play for? Sexual selection and the evolution of play // Theory in context and out. Play and culture studies / R.R.S. Westport. – GPG, 2001. – V. 3. – P. 3-26.
119. Clark M.M., Galef Jr. B.G. Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting // Animal Behaviour, 2000. – Vol. 59(4). – P. 801-806.
120. Clark M.M., Galef Jr. B.G. Socially induced delayed reproduction in female Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*): is there anything special about dominant females? // Journal of Comparative Psychology, 2002. – Vol. 116(4). – P. 363-368.
121. Claus M.A., Levy J.K., MacDonald K., Tucker S.J., Crawford P.C. Immunoglobulin concentrations in feline colostrum and milk, and the requirement of colostrum for passive transfer of immunity to neonatal

- kittens // Journal of Feline Medicine and Surgery, 2006. – Vol. 8. – P. 184-191.
122. Clemens L.E., Siiteri P.K., Stites D.P. Mechanism of immunosuppression of progesterone on maternal lymphocyte activation during pregnancy // Journal of Immunology, 1979. – Vol. 122(5). – P. 1978-1985.
123. Clutton-Brock T.H. Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals // The American Naturalist, 1984. – Vol. 123(2). – P. 212-229.
124. Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Guinness F.E. Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals // Nature, 1989. – Vol. 337(6204). – P. 260-262.
125. Clutton-Brock T.H. The evolution of parental care. – Princeton University Press, 1991. – 352 p.
126. Clutton-Brock T., Huchard E. Social competition and its consequences in female mammals // Journal of Zoology, 2013. – Vol. 289. – P. 151-171.
127. Cockburn A. Prevalence of different modes of parental care in birds // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2006. – Vol. 273. – P. 1375-1383.
128. Cockram M.S., Imlah P., Goddard P.J., Harkiss G.D., Waran N.K. The behavioural, endocrine and leucocyte response of ewes to repeated removal of lambs before the age of natural weaning // Applied Animal Behaviour Science, 1993. – Vol. 38. – P. 127-142.
129. Cox J.H., Ford W.L. The migration of lymphocytes across specialized vascular endothelium: IV. Prednisolone acts at several points on the recirculation pathways of lymphocytes // Cellular Immunology, 1982. – Vol. 66(2). – P. 407-422.
130. Crowe D.M. Aspects of ageing, growth, and reproduction of bobcats from Wyoming // Journal of Mammalogy, 1975. – Vol. 56(1). – P. 177-198.
131. Crowell-Davis S.L., Curtis T.M., Knowles R.J. Social organization in the cat: a modern understanding // Journal of Feline Medicine and Surgery, 2004. – Vol. 6. – P. 19-28.
132. Crump M.L. Parental care among the Amphibia // Advances in the Study of Behaviour, 1996. – Vol. 25. – P. 109-144.
133. Culbertson J.T. Natural transmission of immunity against *Trypanosoma lewisi* from mother rats to their offspring // The Journal of Parasitology, 1938. – Vol. 24(1). – P. 65-82.
134. Curley J.P., Jordan E.R., Swaney W.T., Izraelit A., Kammel S., Champagne F.A. The meaning of weaning: influence of the weaning period on

- behavioral development in mice // *Developmental Neuroscience*, 2009. – Vol. 31(4). – P. 318-331.
135. Currier M.J.P., Russell K.R. Hematology and blood chemistry of the Mountain lion (*Felis concolor*) // *Journal of Wildlife Diseases*, 1982. – Vol. 18(1). – P. 99-104.
 136. Davis A.K., Cook K.C., Altizer S. Leukocyte profiles in wild house finches with and without mycoplasmal conjunctivitis, a recently emerged bacterial disease // *EcoHealth*, 2004. – Vol. 1(4). – P. 362-373.
 137. Davis A.K., Maney D.L., Maerz J.C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // *Functional Ecology*, 2008. – Vol. 22. – P. 760-772.
 138. Deacon F., Nel P.J., Bercovitch F.B. Concurrent pregnancy and lactation in wild giraffes (*Giraffa camelopardalis*) // *African Zoology*, 2015. – Vol. 50(4). – P. 331-334.
 139. Deag J.M., Lawrence C.E., Manning A. The consequences of differences in litter size for the nursing cat and her kittens // *Journal of Zoology*, 1987. – Vol. 213. – P. 153-179.
 140. Deag J.M., Manning A., Lawrence C.E. Factors influencing the mother-kitten relationship // *The Domestic cat: the biology of its behaviour* / D.C. Turner, P.P.G. Bateson. – Cambridge University Press, 2000. – P. 23-46.
 141. Deerenberg C., de Kogel C.H., Overkamp G.F.J. Costs of reproduction in the Zebra Finch *Taeniopygia Guttata*: manipulation of brood size in the laboratory // *Journal of Avian Biology*, 1996. – Vol. 27(4). – P. 321-326.
 142. Deerenberg C., Arpanius V., Daan S., Bos N. Reproductive effort decreases antibody responsiveness // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1997. – Vol. 264. – P. 1021-1029.
 143. Dehnhard M., Fanson K., Frank A., Naidenko S.V., Vargas A., Jewgenow K. 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*, 2010. – Vol. 167. – P. 287-296.
 144. Demas G.E., Chefer V., Talan M.I., Nelson R.J. Metabolic costs of mounting an antigen-stimulated immune response in adult and aged C57BL/6J mice // *The American Journal of Physiology – Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 1997. – Vol. 273-42. – P. R1631-R1637.
 145. Demas G.E., Drazen D.L., Nelson R.J. Reductions in total body fat decrease humoral immunity // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2003. – Vol. 270. – P. 905-911.

146. Desai M., Hales C.N. Role of fetal and infant growth in programming metabolism in later life // *Biological Reviews*, 1997. – Vol. 72(2). – P. 329-348.
147. Dhabhar F.S., Miller A.H., McEwen B.S., Spencer R.L. Effects of stress on immune cell distribution. Dynamics and hormonal mechanisms // *The Journal of Immunology*, 1995. – Vol. 154. – P. 5511-5527.
148. Dhabhar F.S., McEwen B.S. Enhancing versus suppressive effects of stress hormones on skin immune function // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 1999. – Vol. 96. – P. 1059-1064.
149. Dhabhar F.S. Acute stress enhances while chronic stress suppresses skin immunity. The role of stress hormones and leukocyte trafficking // *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2000. – Vol. 917. – P. 876-893.
150. Dietz J.M., Baker A.J., Miglioretti D. Seasonal variation in reproduction, juvenile growth, and adult body mass in Golden lion tamarins (*Leontopithecus rosalia*) // *American Journal of Primatology*, 1994. – Vol. 34. – P. 115-132.
151. Dobson F.S., Michener G.R. Maternal traits and reproduction in Richardson's ground squirrels // *Ecology*, 1995. – Vol. 76(3). – P. 851-862.
152. Dougherty T.F., White A. Influence of hormones on lymphoid tissue structure and function. The role of the pituitary adrenotrophic hormone in the regulation of the lymphocytes and other cellular elements of the blood // *Endocrinology*, 1944. – Vol. 35(1). – P. 1-14.
153. Drazen D.L., Trasy A., Nelson R.J. Photoperiod differentially affects energetics of immunity in pregnant and lactating Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*) // *Canadian Journal of Zoology*, 2003. – Vol. 81. – P. 1406-1413.
154. Drea C.M., Hawk J.E., Glickman S.E. Aggression decreases as play emerges in infant spotted hyaenas: preparation for joining the clan // *Animal Behaviour*, 1996. – Vol. 51. – P. 1323-1336.
155. Drent R.H., Daan S. The Prudent Parent: Energetic Adjustments in Avian Breeding // *Ardea*, 1980. – Vol. 68. – P. 225-252.
156. Dreyfuss F., Feldman S. Eosinopenia induced by emotional stress // *Acta Medica Scandinavica*, 1952. – Vol. CXLIV(II). – P. 107-113/
157. Drummond H., Vázquez E., Sánchez-Colón S., Martínez-Gómez M., Hudson R. Competition for milk in the domestic rabbit: survivors benefit from littermate deaths // *Ethology*, 2000. – Vol. 106. – P. 511-526.
158. Drummond H. Dominance in vertebrate broods and litters // *The Quarterly Review of Biology*, 2006. – Vol. 81(1). – P. 3-32.

159. Duffy D.L., Bentley G.E., Drazen D.L., Ball G.F. Effects of testosterone on cell-mediated and humoral immunity in non-breeding adult European starlings // Behavioral Ecology, 2000. – Vol. 11(6). – P. 654-662.
160. Dufour D.L., Sauther M.L. Comparative and evolutionary dimensions of the energetics of human pregnancy and lactation // American Journal of Human Biology, 2002. – Vol. 14(5). – P. 584-602.
161. Dufty Jr. A.M., Clobert J., Møller A.P. Hormones, developmental plasticity and adaptation // Trends in Ecology and Evolution, 2002. – Vol. 17(4). – P. 190-196.
162. Dunbar M.R., Nol P., Linda S.B. Hematologic and serum biochemical reference intervals for Florida panthers // Journal of Wildlife Diseases, 1997. – Vol. 33(4). – P. 783-789.
163. Dwyer C.M., Lawrence A.B. Variability in the expression of maternal behavior in primiparous sheep: effects of genotype and litter size // Applied Animal Behaviour Science, 1998. – Vol. 58. – P. 311-330.
164. East M.L., Höner O.P., Wachter B., Wilhelm K., Burke T., Hofer H. Maternal effects on offspring social status in spotted hyenas // Behavioral Ecology, 2009. – Vol. 20(3). – P. 478-483.
165. East M.L., Otto E., Helms J., Thierer D., Cable J., Hofer H. Does lactation lead to resource allocation trade-offs in the spotted hyaena? // Behavioral Ecology and Sociobiology, 2015. – Vol. 69(5). – P. 805-814.
166. Eaton R.L. Group interactions, spacing and territoriality in cheetahs // Ethology, 1970. – Vol. 27(4). – P. 481-491.
167. Eckstein R.A., Hart B.L. The organization and control of grooming in cats // Applied Animal Behaviour Science, 2000. – Vol. 68. – P. 131-140.
168. Eisenberg J.F. The evolution of the reproductive unit in the class Mammalia // Reproductive Behavior and Evolution / J.S. Rosenblatt, B.R. Komisaruk. – Springer, 1977. – P. 39-71.
169. El-Sherif M.M.A., Assad F. Changes in some blood constituents of Barki ewes during pregnancy and lactation under semi arid conditions // Small Ruminant Research, 2001. – Vol. 40(3). – P. 269-277.
170. Elwood R.W., Broom D.M. The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups // Animal Behaviour, 1978. – Vol. 26(2). – P. 438-454.
171. Erasmus H.L. Determination of some blood parameters in the African lion (*Panthera leo*). – Bloemfontein: Dissertation for the degree Magister Scientiae Agriculturae, 2008. – 92 p.

172. Erofeeva M.N., Pavlova E.V., Antonevich A.L., Naidenko S.V. Seasonal changes in activity of males' reproductive system in Eurasian lynx // Russian Journal of Theriology, 2014. – Vol. 13(1). – P. 9-16.
173. Fagen R., Fagen J. Juvenile survival and benefits of play behavior in brown bears, *Ursus arctos* // Evolutionary Ecology Research, 2004. – Vol. 6. – P. 89-102.
174. Fagen R., Fagen J. Play behaviour and multi-year juvenile survival in free-ranging brown bears, *Ursus arctos* // Evolutionary Ecology Research, 2009. – Vol. 11. – P. 1053-1067.
175. Fair J.M., Hansen E.S., Ricklefs R.E. Growth, developmental stability and immune response in juvenile Japanese quails (*Coturnix coturnix japonica*) // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 1999. – Vol. 266. – P. 1435-1442.
176. Fauci A.S. Mechanisms of corticosteroid action on lymphocyte subpopulations. I. Redistribution of circulating T and B lymphocytes to the bone marrow // Immunology, 1975. – Vol. 28(4). – P. 669-680.
177. Fauci A.S., Dale D.C. The effect of Hydrocortisone on the kinetics of normal human lymphocytes // Blood, 1975. – Vol. 46. – P. 235-243.
178. Fauci A.S., Dale D.C., Balow J.E. Glucocorticosteroid therapy: mechanisms of action and clinical considerations // Annals of Internal Medicine, 1976. – Vol. 84. – P. 304-315.
179. Feddersen-Petersen D. The ontogeny of social play and agonistic behaviour in selected canid species // Bonner zoologische Beiträge, 1991. – Vol. 42(2). – P. 97-114.
180. Festa-Bianchet M. Individual differences, parasites, and the costs of reproduction for Bighorn ewes (*Ovis canadensis*) // Journal of Animal Ecology, 1989. – Vol. 58(3). – P. 785-795.
181. Festa-Bianchet M., Gaillard J.-M., Jorgenson J.T. Mass- and density-dependent reproductive success and reproductive costs in a capital breeder // The American Naturalist, 1998. – Vol. 152(3). – P. 367-379.
182. Fey K., Trillmich F. Sibling competition in guinea pigs (*Cavia aperea* f. *porcellus*): scrambling for mother's teats is stressful // Behavioral Ecology and Sociobiology, 2008. – Vol. 62. – P. 321-329.
183. Fite J.E., French J.A. Pre- and postpartum sex steroids in female marmosets (*Callithrix kuhlii*): is there a link with infant survivorship and maternal behavior? // Hormones and Behavior, 2000. – Vol. 38. – P. 1-12.

184. Flies A.S., Mansfield L.S., Flies E.J., Grant C.K., Holekamp K.E. Socioecological predictors of immune defences in wild spotted hyenas // Functional Ecology, 2016. – Vol. 30(9). – P. 1549-1557.
185. Flint D.J., Clegg R.A., Knight C.H. Stimulation of milk secretion with inhibition of milk ejection by corticosteroids during extended lactation in the rat // Journal of Endocrinology, 1984. – Vol. 103. – P. 213-218.
186. de Fraipont M., Clobert J., Barbault R. The evolution of oviparity with egg guarding and viviparity in lizards and snakes: a phylogenetic analysis // Evolution, 1996. – Vol. 50(1). – P. 391-400.
187. Champagne F.A., Curley J.P., Keverne E.B., Bateson P.P.G. Natural variations in postpartum maternal care in inbred and outbred mice // Physiology and Behavior, 2007. – Vol. 91(2-3). – P. 325-334.
188. Francis D.D., Meaney M.J. Maternal care and the development of stress responses // Current Opinion in Neurobiology, 1999. – Vol. 9. – P. 128-134.
189. French S.S., DeNardo D.F., Moore M.C. Trade-offs between the reproductive and immune systems: facultative responses to resources or obligate responses to reproduction? // The American Naturalist, 2007. – Vol. 170. – P. 79-89.
190. French S.S., Moore M.C. Immune function varies with reproductive stage and context in female and male tree lizards, *Urosaurus ornatus* // General and Comparative Endocrinology, 2008. – Vol. 155. – P. 148-156.
191. Fuller G.B., Zarrow M.X., Anderson C.O., Denenberg V.H. Testosterone propionate during gestation in the rabbit: effect on subsequent maternal behavior // Journal of Reproduction and Fertility, 1970. – Vol. 23. – P. 285-290.
192. Fuller T.K., Kerr K.D., Karns P.D. Hematology and serum chemistry of bobcats in Northcentral Minnesota // Journal of Wildlife Diseases, 1985. – Vol. 21(1). – P. 29-32.
193. Furman D., Hejblum B.P., Simon N., Jojic V., Dekker C.L., Thiébaut R., Tibshirani R.J., Davis M.M. Systems analysis of sex differences reveals an immunosuppressive role for testosterone in the response to influenza vaccination // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 2014. – Vol. 111(2). – P. 869-874.
194. Galef Jr. B.G. The ecology of weaning. Parasitism and the achievement of independence by altricial mammals // Parental Care in Mammals / D.J. Gubernick, P.H. Klopfer. – Springer, 1981. – P. 211-241.
195. Gates W.H. Litter size, birth weight, and early growth rate of mice (*Mus musculus*) // The Anatomical Record, 1925. – Vol. 29(3). – P. 183-193.

196. Gittleman J.L. The phylogeny of parental care in fishes // *Animal Behaviour*, 1981. – Vol. 29. – P. 936-941.
197. Gittleman J.L., Thompson S.D. Energy allocation in mammalian reproduction // *American Zoologist*, 1988. – Vol. 28(3). – P. 863-875.
198. Goettling J., Goeritz F., Jewgenow K., Painer J. Serum chemistry and haematology for female Eurasian lynx (*Lynx lynx*) // *European Journal of Wildlife Research*, 2016. – Vol. 62(3). – P. 365-367.
199. Golet G.H., Irons D.B., Estes J.A. Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes // *Journal of Animal Ecology*, 1998. – Vol. 67(5). – P. 827-841.
200. Golet G.H., Schmutz J.A., Irons D.B., Estes J.A. Determinants of reproductive costs in the long-lived Black-legged Kittiwake: a multiyear experiment // *Ecological Monographs*, 2004. – Vol. 74(2). – P. 353-372.
201. Golla W., Hofer H., East M.L. Within-litter sibling aggression in spotted hyaenas: effect of maternal nursing, sex and age // *Animal Behaviour*, 1999. – Vol. 58. – P. 715-726.
202. Gomendio M. The development of different types of play in gazelles: implications for the nature and functions of play // *Animal Behaviour*, 1988. – Vol. 36. – P. 825-836.
203. González-Mariscal G., Díaz-Sánchez V., Melo A.I., Beyer C., Rosenblatt J.S. Maternal behavior in New Zealand white rabbits: quantification of somatic events, motor patterns, and steroid plasma levels // *Physiology and Behavior*, 1994. – Vol. 55(6). – P. 1081-1089.
204. González-Mariscal G., Melo A.I., Jiménez P., Beyer C., Rosenblatt J.S. Estradiol, progesterone, and prolactin regulate maternal nest-building in rabbits // *Journal of Neuroendocrinology*, 1996. – Vol. 8(12). – P. 901-907.
205. González-Mariscal G. Mother rabbits and their offspring: timing is everything // *Developmental Psychobiology*, 2007. – Vol. 49. – P. 71-76.
206. González-Mariscal G., McNitt J.I., Lukefahr S.D. Maternal care of rabbits in the lab and on the farm: endocrine regulation of behavior and productivity // *Hormones and Behavior*, 2007. – Vol. 52. – P. 86-91.
207. Goodwin N.B., Balshine-Earn S., Reynolds J.D. Evolutionary transitions in parental care in cichlid fish // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1998. – Vol. 265. – P. 2265-2272.
208. Gordon A.S. Some aspects of hormonal influences upon the leukocytes // *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1955. – Vol. 59. – P. 907-927.

209. Göritz F., Dehnhard M., Hildebrandt T.B., Naidenko S.V., Vargas A., Martinez F., López-Bao J.V., Palomares F., Jewgenow K. Non cat-like ovarian cycle in the Eurasian and the Iberian lynx – ultrasonographical and endocrinological analysis // *Reproduction in Domestic Animals*, 2009. – Vol. 44(s2). – P. 87-91.
210. Gosling L.M., Baker S.J., Wright K.M.H. Differential investment by female Coypus (*Myocastor coypus*) during lactation // *Symposia of the Zoological Society of London*, 1984. - No. 51. – P. 273-300.
211. Graham A.L., Hayward A.D., Watt K.A., Pilkington J.G., Pemberton J.M., Nussey D.H. Fitness correlates of heritable variation in antibody responsiveness in a wild mammal // *Science*, 2010. – Vol. 330. – P. 662-665.
212. Graham K.L., Burghardt G.M. Current perspectives on the biological study of play: signs of progress // *The Quarterly Review of Biology*, 2010. – Vol. 85(4). – P. 393-418.
213. Groos K. The play of animals. – New York: D. Appleton, 1898.
214. Gross M.R. The evolution of parental care // *The Quarterly Review of Biology*, 2005. – Vol. 80(1). – P. 37-45.
215. Gross M.R., Sargent R.C. The evolution of male and female parental care in fishes // *American Zoologist*, 1985. – Vol. 25(3). – P. 807-822.
216. Gross W.B., Siegel H.S. Evaluation of the heterophil/lymphocyte ratio as a measure of stress in chickens // *Avian Diseases*, 1983. – Vol. 27(4). – P. 972-979.
217. Grossman C.J. Regulation of the immune system by sex steroids // *Endocrine Reviews*, 1984. – Vol. 5(3). – P. 435-455.
218. Grossman, 1985
219. Grossman C. Possible underlying mechanisms of sexual dimorphism in the immune response, fact and hypothesis // *Journal of Steroid Biochemistry*, 1989. – Vol. 34(1-6). – P. 241-251.
220. Gota L.J., Ader R. Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus* // *Animal Behaviour*, 1969. – Vol. 17. – P. 722-729.
221. Gota L.J., Ader R. Behavior of lactating rats in a dual-chambered maternity cage // *Hormones and Behavior*, 1974. – Vol. 5. – P. 275-282.
222. Gubernick D.J. Parent and infant attachment in mammals // *Parental care in mammals* / D.J. Gubernick, P.H. Klopfer. – Springer, 1981. – P. 243-305.

223. Guyot G.W., Bennett T.L., Cross H.A. The effects of social isolation on the behavior of juvenile domestic cats // *Developmental Psychobiology*, 1980. – Vol. 13(3). – P. 317-329.
224. Guyton A.C., Hall J.E. Blood cells, immunity, and blood coagulation // *Guyton and Hall Textbook of Medical Physiology*, 13th edition / J.E. Hall. – Elsevier Health Sciences, 2015. – P. 443-494.
225. Hairston Jr. N.G., Walton W.E., Li K.T. The causes and consequences of sex-specific mortality in a freshwater copepod // *Limnology and Oceanography*, 1983. – Vol. 28(5). – P. 935-947.
226. Hall V.E., Pierce Jr. G.N. Litter size, birth weight and growth to weaning in the cat // *The Anatomical Record*, 1934. – Vol. 60(1). – P. 111-124.
227. Hamilton W.D., Zuk M. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites // *Science*, 1982. – Vol. 218. – P. 384-387.
228. Hanson L.A., Korotkova M., Lundin S., Haversen L., Silfverdal S.-A., Mattsby-Baltzer I., Strandvik B., Telemo E. The transfer of immunity from mother to child // *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2003. – Vol. 987. – P. 199-206.
229. Hanwell A., Peaker M. Physiological effects of lactation on the mother // *Symposia of the Zoological Society of London*, 1977. – No. 41. – P. 297-312.
230. Harcourt R. The development of play in the South American fur seal // *Ethology*, 1991. – Vol. 88. – P. 191-202.
231. Hare J.F., Murie J.O. Manipulation of litter size reveals no cost of reproduction in Columbian ground squirrels // *Journal of Mammalogy*, 1992. – Vol. 73(2). – P. 449-454.
232. Harmon B.G. Avian heterophils in inflammation and disease resistance // *Poultry Science*, 1998. – Vol. 77(7). – P. 972-977.
233. Harshman L.G., Zera A.J. The cost of reproduction: the devil in the details // *Trends in Ecology and Evolution*, 2007. – Vol. 22(2). – P. 80-86.
234. Hurt B.L., Hurt L.A. Normal and problematic reproductive behavior in the domestic cat // *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour* / D.C. Turner, P. Bateson. – Cambridge University Press, 2014. – P. 27-36.
235. Hartsock T.G., Graves H.B. Neonatal behavior and nutrition-related mortality in domestic swine // *Journal of Animal Science*, 1976. – Vol. 42(1). – P. 235-241.
236. Hau M., Ricklefs R.E., Wikelski M., Lee K.A., Brawn J.D. Corticosterone, testosterone and life-history strategies of birds // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2010. – Vol. 277. – P. 3203-3212.

237. Hau M., Wingfield J.C. Hormonally-regulated trade-offs: evolutionary variability and phenotypic plasticity in testosterone signaling pathways // Mechanisms of Life History Evolution / T. Flatt, A. Heyland. - Oxford University Press, 2011. – P. 349-361.
238. Hayssen V. Empirical and theoretical constraints on the evolution of lactation // Journal of Dairy Science, 1993. – Vol. 76. – P. 3213-3233.
239. Heesen M., Rogahn S., Ostner J., Schülke O. Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female Assamese macaques // Behavioral Ecology and Sociobiology, 2013. – Vol. 67. – P. 1053-1066.
240. Hefnawy A.E., Shousha S., Youssef S. Hematobiochemical profile of pregnant and experimentally pregnancy toxemic goats // Journal of Basic and Applied Chemistry, 2011. – Vol. 1(8). – P. 65-69.
241. Heidt G.A., Rucker R.A., Kennedy M.L., Baeyens M.E. Hematology, intestinal parasites, and selected disease antibodies from a population of Bobcats (*Felis rufus*) in Central Arkansas // Journal of Wildlife Diseases, 1988. – Vol. 24(1). – P. 180-183.
242. Held S.D.E., Spinka M. Animal play and animal welfare // Animal Behaviour, 2011. – Vol. 81. – P. 891-899.
243. Hemmer H. Gestation period and postnatal development in felids // Carnivore, 1980. – Vol.2, Supplement 2. – P. 90-100.
244. Higgins L.V., Costa D.P., Huntley A.C., Le Boeuf B.J. Behavioral and physiological measurements of maternal investment in the steller sea lion, *Eumetopias jubatus* // Marine Mammal Science, 1988. – Vol. 4(1). – P. 44-58.
245. Hinde K., Skibieli A.L., Foster A.B., Del Rosso L., Mendoza S.P., Capitanio J.P. Cortisol in mother's milk across lactation reflects maternal life history and predicts infant temperament // Behavioral Ecology, 2014. – Vol. 26(1). – P. 269-281.
246. Hofer H., East M.L. The commuting system of Serengeti spotted hyaenas: how a predator copes with migratory prey. III. Attendance and maternal care // Animal Behaviour, 1993. – Vol. 46(3). – P. 575-589.
247. Holt P.G., Jones C.A. Allergy Review Series VI: The immunology of fetuses and infants. The development of the immune system during pregnancy and early life // Allergy, 2000. – Vol. 55. – P. 688-697.
248. Homo-Delarche F., Fitzpatrick F., Christeff N., Nunez E.A., Bach J.F., Dardenne M. Sex steroids, glucocorticoids, stress and autoimmunity // The Journal of Steroid Biochemistry and Molecular Biology, 1991. – Vol. 40(4-6). – P. 619-637.

249. Houdijk J.G.M., Kyriazakis I., Jackson F., Huntley J.F., Coop R.L. Is the allocation of metabolisable protein prioritised to milk production rather than to immune functions in *Teladorsagia circumcincta*-infected lactating ewes? // International Journal for Parasitology, 2003. – Vol. 33. – P. 327-338.
250. Houston A.I., Stephens P.A., Boyd I.L., Harding K.C., McNamara J.M. Capital or income breeding? A theoretical model of female reproductive strategies // Behavioral Ecology, 2007. – Vol. 18. – P. 241-250.
251. Huber S., Millesi E., Walzl M., Dittami J., Arnold W. Reproductive effort and costs of reproduction in female European ground squirrels // Oecologia, 1999. – Vol. 121. – P. 19-24.
252. Hudson R., Müller A., Kennedy G.A. Parturition in the rabbit is compromised by daytime nursing: the role of oxytocin // Biology of reproduction, 1995. – Vol. 53(3). – P. 519-24.
253. Hudson R., Trillmich F. Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects // Behavioral Ecology and Sociobiology, 2008. – Vol. 62 – P. 299-307.
254. Hudson R., Raihani G., González D., Bautista A., Distel H. Nipple preference and contests in suckling kittens of the domestic cat are unrelated to presumed nipple quality // Developmental Psychobiology, 2009. – Vol. 51. – P. 322-332.
255. Hudson R., Bautista A., Reyes-Meza V., Montor J.M., Rödel H.G. The effect of siblings on early development: a potential contributor to personality differences in mammals // Developmental Psychobiology, 2011. – Vol. 53. – P. 564-574.
256. Hudson R., Altbäcker V. Development of feeding and food preference in the European rabbit: environmental and maturational determinants / Behavioural Aspects of Feeding // B.G. Galef, M. Mainardi, P. Valsecchi. – CRC Press, 1994. – P. 125-145.
257. Hughes V.L., Randolph S.E. Testosterone depresses innate and acquired resistance to ticks in natural rodent hosts: a force for aggregated distributions of parasites // Journal of Parasitology, 2001. – Vol. 87(1). – P. 49-54.
258. Humphries M.M., Boutin S. Reproductive demands and mass gains: a paradox in female red squirrels (*Tamiasciurus hudsonicus*) // Journal of Animal Ecology, 1996. – Vol. 65(3). – P. 332-338.

259. Ilmonen P., Hasselquist D., Langefors A., Wiehn J. Stress, immunocompetence and leukocyte profiles of pied flycatchers in relation to brood size manipulation // *Oecologia*, 2003. – Vol. 136. – P. 148-154.
260. Ishida Y., Yahara T., Kasuya E., Yamane A. Female control of paternity during copulation: inbreeding avoidance in feral cats // *Behaviour*, 2001. – Vol. 138(2). – P. 235-250.
261. Iverson S.J., Don Bowen W., Boness D.J., Oftedal O.T. The effect of maternal size and milk energy output on pup growth in grey seals (*Halichoerus grypus*) // *Physiological Zoology*, 1993. – Vol. 66(1). – P. 61-88.
262. Janus K. Early separation of young rats from the mother and the development of play fighting // *Physiology and Behavior*, 1987. – Vol. 39. – P. 471-476.
263. Jedrzejewski W., Jedrzejewska B., Okarma H., Schmidt K., Bunevich A.N., Milkowski L. Population dynamics (1869-1994), demography, and home ranges of the lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland and Belarus) // *Ecography*, 1996. – Vol. 19(2). – P. 122-138.
264. Jedrzejewski W., Schmidt K., Okarma H., Kowalczyk R. Movement pattern and home range use by the Eurasian lynx in Białowieża Primeval Forest (Poland) // *Annales Zoologici Fennici*, 2002. – Vol. 39(1). – P. 29-41.
265. Jeklova E., Leva L., Kudlackova H., Faldyna M. Functional development of immune response in rabbits // *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 2007. – Vol. 118. – P. 221-228.
266. Jewgenow K., Goeritz F., Neubauer K., Fickel J., Naidenko S.V. Characterization of reproductive activity in captive male Eurasian lynx (*Lynx lynx*) // *European Journal of Wildlife Research*, 2006. – Vol. 52(1). – P. 34-38.
267. Johnson M.S., Thomson S.C., Speakman J.R. Limits to sustained energy intake. I. Lactation in the laboratory mouse *Mus musculus* // *The Journal of Experimental Biology*, 2001. – Vol. 204. – P. 1925-1935.
268. Joksimović-Todorović M., Davidović V., Bokan Lj. Leukocyte profile in sows during lactation period // *Biotechnology in Animal Husbandry*, 2010. – Vol. 26(3-4). – P. 239-244.
269. Joksimović-Todorović M., Davidović V., Bokan Lj. Red blood cell counts in sows during lactation // *Veterinarski glasnik*, 2010. – Vol. 64(5-6). – P. 359-365.
270. Jones L.A., Houdijk J.G.M., Sakkas P., Bruce A.D., Mitchell M., Knox D.P., Kyriazakis I. Dissecting the impact of protein versus energy host nutrition

- on the expression of immunity to gastrointestinal parasites during lactation // International Journal for Parasitology, 2011. – Vol. 41. – P. 711-719.
271. Jönsson K.I. Capital and income breeding as alternative tactics of resource use in reproduction // Oikos, 1997. – Vol. 78(1). – P. 57-66.
 272. Kaeuffer R., Pontier D., Devillard S., Perrin N. Effective size of two feral domestic cat populations (*Felis catus* L.): effect of the mating system // Molecular Ecology, 2004. – Vol. 13. – P. 483-490.
 273. Kam M., Khokhlova I.S., Degen A.A. Partitioning of metabolizable energy intake in sucking altricial and precocial rodent pups // Journal of Zoology, 2006. – Vol. 269. – P. 502-505.
 274. Karell P., Pietiäinen H., Siitari H., Brommer J.E. A possible link between parasite defence and residual reproduction // Journal of Evolutionary Biology, 2007. – Vol. 20. – P. 2248-2252.
 275. Kenagy G.J., Masman D., Sharbaugh S.M., Nagy K.A. Energy expenditure during lactation in relation to litter size in free-living golden-mantled ground squirrels // Journal of Animal Ecology, 1990. – Vol. 59(1). – P. 73-88.
 276. Kendrick K.M., Hinton M.R., Atkins K., Haupt M.A., Skinner J.D. Mothers determine sexual preferences // Nature, 1998. – Vol. 395. – P. 229-230.
 277. Keogh M.J., Maniscalco J.M., Atkinson S. Steller sea lion (*Eumetopias jubatus*) pups undergo a decrease in circulating white blood cells and the ability of T cells to proliferate during early postnatal development // Veterinary Immunology and Immunopathology, 2010. – Vol. 137(3-4). – P. 298-304.
 278. Ketterson E.D., Nolan Jr. V. Hormones and life histories: an integrative approach // The American Naturalist, 1992. – Vol. 140, Supplement: Behavioral Mechanisms in Evolutionary Ecology. – P. S33-S62.
 279. E.D. Ketterson. Nolan Jr. V. Adaptation, exaptation, and constraint: a hormonal perspective // The American Naturalist, 1999. – Vol. 154(S1). – P. S4-S25.
 280. E.D. Ketterson, Nolan Jr. V., Sandell M. Testosterone in females: mediator of adaptive traits, constraint on sexual dimorphism, or both? // The American Naturalist, 2005. – Vol. 166(S4). – P. S85-S98.
 281. Kiesecker J.M. Synergism between trematode infection and pesticide exposure: A link to amphibian limb deformities in nature? // PNAS, 2002. – Vol. 99(15). – P. 9900-9904.

282. Kirkpatrick M., Lande R. The evolution of maternal characters // Evolution, 1989. – Vol. 43(3). – P. 485-503.
283. Kleiman D.G., Eisenberg J.F. Comparisons of canid and felid social systems from an evolutionary perspective // Animal Behaviour, 1973. – Vol. 21(4). – P. 637-659.
284. Kleiman D.G., Malcolm J.R. The evolution of male parental investment in mammals // Parental Care in Mammals / D.J. Gubernick, P.H. Klopfer. – Springer, 1981. – P. 347-387.
285. Klein S.L., Gamble H.R., Nelson R.J. *Trichinella spiralis* infection in voles alters female odor preference but not partner preference // Behav Ecol Sociobiol, 1999. – Vol. 45. – P. 323-329.
286. Klein S.L., Nelson R.J. Social interactions unmask sex differences in humoral immunity in voles // Animal Behaviour, 1999. – Vol. 57. – P. 603-610.
287. Klein S.L. The effects of hormones on sex differences in infection: from genes to behavior // Neuroscience and Biobehavioral Reviews, 2000. – Vol. 24. – P. 627-638.
288. Klug H., Alonzo S.H., Bonsall M.B. Theoretical foundations of parental care // The Evolution of Parental Care / N.J. Royle, P.T. Smiseth, M. Kölliker. – Oxford University Press, 2012. – P. 21-39.
289. Knight C.H., Maltz E., Docherty A.H. Milk yield and composition in mice: effects of litter size and lactation number // Comparative Biochemistry and Physiology, 1986. – Vol. 84A(1). – P. 127-133.
290. Kocan A.A., Blouin E.F., Glenn B.L. Hematologic and serum chemical values for free-ranging bobcats, *Felis rufus* (Schreber), with reference to animals with natural infections of *Cytauxzoon felis* Kier, 1979 // Journal of Wildlife Diseases, 1985. – Vol. 21(2). – P. 190-192.
291. Kokko H., Jennions M.D. Sex differences in parental care // The Evolution of Parental Care / N.J. Royle, P.T. Smiseth, M. Kölliker. – Oxford University Press, 2012. – P. 101-116.
292. Kortet R., Taskinen J., Sinisalo T., Jokinen I. Breeding-related seasonal changes in immunocompetence, health state and condition of the cyprinid fish, *Rutilus rutilus*, L. // Biological Journal of the Linnean Society, 2003. – Vol. 78. – P. 117-127.
293. Kraus C., Trillmich F., Kunkele J. Reproduction and growth in a precocial small mammal, *Cavia magna* // Journal of Mammalogy, 2005. – Vol. 86(4). – P. 763-772.

294. Kurta A., Bell G.P., Nagy K.A., Kunz T.H. Energetics of pregnancy and lactation in freeranging little brown bats (*Myotis lucifugus*) // Physiological Zoology, 1989. – Vol. 62(3). – P. 804-818.
295. Landete-Castillejos T., Ceacero F., García A.J., Estevez J.A., Gallego L. Direct versus indirect effects of social rank, maternal weight, body condition and age on milk production in Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*) // Journal of Dairy Research, 2010. – Vol. 77. – P. 77-84.
296. Lang J.W. Crocodilian behaviour: implications for management // Wildlife management: crocodiles and alligators / S.C. Manolis, G.J.W. Webb, P.J.P. Whitehead. – Surrey Beatty & Sons, 1987. – P. 273-294.
297. Latimer H.B., Ibsen H.L. The postnatal growth in body weight of the cat // The Anatomical Record, 1932. – Vol. 52(1). – P. 1-5.
298. Laurenson M.K. Cub growth and maternal care in cheetahs // Behavioral Ecology, 1995. – Vol. 6(4). – P. 405-409.
299. le Jan C. Secretory component and IgA expression by epithelial cells in sow mammary gland and mammary secretions // Research in Veterinary Science, 1993. – Vol. 55(3). – P. 265-270.
300. Leckman J.F., Herman A.E. Maternal behavior and developmental psychopathology // Biological Psychiatry, 2002. – Vol. 51. – P. 27-43.
301. Lee C.J. Maternal-foetal interaction, antibody formation, and metabolic response in mice immunized with pneumococcal polysaccharides // Immunology, 1980. – Vol. 41. – P. 45-54.
302. Lee S.J., Witter M.S., Cuthill I.C., Goldsmith A.R. Reduction in escape performance as a cost of reproduction in Gravid starlings, *Sturnus vulgaris* // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 1996. – Vol. 263. – P. 619-623.
303. Lee P.C., Moss C.J. African elephant play, competence and social complexity // Animal Behavior and Cognition, 2014. – Vol. 1(2). – P. 144-156.
304. Levy F., Fleming A.S. The neurobiology of maternal behavior in mammals // The development of social engagement: neurobiological perspectives / P.J. Marshall, N.A. Fox. – Oxford University Press, 2006. – P. 197-244.
305. Lewis R.J., Kappeler P.M. Seasonality, body condition, and timing of reproduction in *Propithecus verreauxi verreauxi* in the Kirindy Forest // American Journal of Primatology, 2005. – Vol. 67. – P. 347-364.
306. Leyhausen P. Cat behaviour. The predatory and social behaviour of domestic and wild cats // Garland STPM Press, 1979. – 340 p.

307. Liberg O., Sandell M., Pontier D., Natoli E. Density, spatial organization and reproductive tactics in the domestic cat and other felids // The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour / D.C. Turner, P.P.G. Bateson. – Cambridge University Press, 2000. – P. 119-147.
308. Liberg O. Courtship behavior and sexual selection of the domestic cat // Applied Animal Ethology, 1983. – Vol. 10. – P. 117-132.
309. Liu D., Diorio J., Tannenbaum B., Caldji C., Francis D., Freedman A., Sharma S.,
310. Pearson D., Plotsky P.M., Meaney M.J. Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptors, and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress // Science, 1997. – Vol. 277. – P. 1659-1662.
311. Liu H., Wang D.-H., Wang Z.-W. Energy requirements during reproduction in female Brandt's voles (*Microtus brandtii*) // Journal of Mammalogy, 2003. – Vol. 84(4). – P. 1410-1416.
312. Lloyd S. Effect of pregnancy and lactation upon infection // Veterinary Immunology and Immunopathology, 1983. – Vol. 4. – P. 153-176.
313. Lochmiller R.L., Vestey M.R., Boren J.C. Relationship between protein nutritional status and immunocompetence in Northern Bobwhite chicks // The Auk, 1993. – Vol. 110(3). – P. 503-510.
314. Lochmiller R.L., Deerenberg C. Trade-offs in evolutionary immunology: just what is the cost of immunity? // Oikos, 2000. – Vol. 88. – P. 87-98.
315. Louch C., Meyer R.K., Emlen J.T. Effect of stress on diurnal fluctuations in eosinophils of the laboratory mouse // Proceedings of the Society for Experimental Biology and Medicine, 1953. – Vol. 82. – P. 668-671.
316. Loveridge G.G. Bodyweight changes and energy intake of cats during gestation and lactation // Animal technology: journal of the Institute of Animal Technicians, 1986. – Vol. 37. – P. 7-15.
317. Macdonald D.W., Yamaguchi N., Kerby G. Group-living in the domestic cat: its sociobiology and epidemiology // The Domestic Cat: The Biology of Its Behaviour / D.C. Turner, P.P.G. Bateson. – Cambridge University Press, 2000. – P. 95-118.
318. Maehr D.S., Land E.D., Roof J.C., Mccown J.W. Early maternal behavior in the Florida panther (*Felis concolor coryi*) // The American Midland Naturalist, 1989. – Vol. 122(1). – P. 34-43.
319. Maestriperi D. Maternal anxiety in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). II. Emotional bases of individual differences in mothering style // Ethology, 1993. – Vol. 95. – P. 32-42.

320. Maestripieri D., Megna N.L. Hormones and behavior in rhesus macaque abusive and nonabusive mothers. 2. Mother-infant interactions // Physiology and Behavior, 2000. – Vol. 71(1-2). – P. 43-49.
321. Maestripieri D., Hoffman C.L., Fulks R., Gerald M.S. Plasma cortisol responses to stress in lactating and nonlactating female rhesus macaques // Hormones and Behavior, 2008. – Vol. 53. – P. 170-176.
322. Maestripieri D. Maternal influences on offspring growth reproduction and behavior in primates // Maternal Effects in Mammals / D. Maestripieri, J.M. Mateo. – University of Chicago Press, 2009. – P. 256-291.
323. Maestripieri D., Mateo J.M. The role of maternal effects in mammalian evolution and adaptation // Maternal Effects in Mammals / D. Maestripieri, J.M. Mateo. – University of Chicago Press, 2009. – P. 1-10.
324. Magee S.E., Neff B.D., Knapp R. Plasma levels of androgens and cortisol in relation to breeding behavior in parental male bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus* // Hormones and Behavior, 2006. – Vol. 49(5). – P. 598-609
325. Mank J.E., Promislow D.E.L., Avise J.C. Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes // Evolution, 2005. – Vol. 59(7). – P. 1570-1578.
326. Marco I., Martinez F., Pastor J., Lavin S. Hematologic and serum chemistry values of the captive European wildcat // Journal of Wildlife Diseases, 2000. – Vol. 36(30). – P. 445-449.
327. Marsh J.A. Neuroendocrine-immune interactions in the avian species – a review // Poultry science reviews, 1992. – Vol. 4. – P. 129-167.
328. Marshall-Clarke S., Reen D., Tasker L., Hassan J. Neonatal immunity: how well has it grown up? // Immunology today, 2000. – Vol. 21(1). – P. 35-41.
329. Martin P. The time and energy costs of play behaviour in the cat // Ethology, 1984. – Vol. 64(3-4). – P. 298-312.
330. Martin P. An experimental study of weaning in the domestic cat // Behaviour, 1986. – Vol. 99(3). – P. 221-249.
331. Martin P. Wound healing-aiming for perfect skin regeneration // Science, 1997. – Vol. 276. – P. 75-81.
332. Martin P., Bateson P. The influence of experimentally manipulating a component of weaning on the development of play in domestic cats // Animal Behaviour, 1985. – Vol. 33. – P. 511-518.
333. Martin P., Bateson P. Measuring behaviour: an introductory guide. – Cambridge University Press, 1993. – 222 p.

334. Martin P., Caro T.M. On the functions of play and its role in behavioral development // *Advances in the study of behavior*, 1985. – Vol. 15. – P. 59-103.
335. Martin R.D., MacLarnon A.M. Gestation period, neonatal size and maternal investment in placental mammals // *Nature*, 1985. – Vol. 313. – P. 220-223.
336. Martin L.B., Gilliam J., Han P., Lee K., Wikelski M. Corticosterone suppresses cutaneous immune function in temperate but not tropical House sparrows, *Passer domesticus* // *General and Comparative Endocrinology*, 2005. – Vol. 140(2). – P. 126-135.
337. Mastorakos G., Ilias I. Maternal and fetal hypothalamic-pituitary-adrenal axes during pregnancy and postpartum // *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2003. – Vol. 997. – P. 136-149.
338. Mateo J.M. Maternal influences on development, social relationships, and survival behaviors // *Maternal Effects in Mammals* / D. Maestriperi, J.M. Mateo. – University of Chicago Press, 2009. – P. 133-158.
339. Mateo J.M. Development, maternal effects, and behavioral plasticity // *Integrative and Comparative Biology*, 2014. – Vol. 54(5). – P. 841-849.
340. Mattingly D.K., McClure P.A. Energetics of reproduction in large-littered cotton rats (*Sigmodon hispidus*) // *Ecology*, 1982. – Vol. 63(1). – P. 183-195.
341. Mattingly D.K., McClure P.A. Energy allocation during lactation in Cotton rats (*Sigmodon hispidus*) on a restricted diet // *Ecology*, 1985. – Vol. 66(3). – P. 928-937.
342. Maxwell M.H. The avian eosinophil – a review // *World's Poultry Science Journal*, 1987. – Vol. 43(3). – P. 190-207.
343. Mbassa G.K., Poulsen J.S.D. Influence of pregnancy, lactation and environment of haematological profiles in Danish landrace dairy goats (*Capra hircus*) of different party // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 1991. – Vol. 100(2). – P. 403-412.
344. McCallum M.L., Trauth S.E. Physiological trade-offs between immunity and reproduction in the northern cricket frog (*Acris crepitans*) // *Herpetologica*, 2007. – Vol. 63(3). – P. 269-274.
345. McEwen B.S., Wingfield J.C. The concept of allostasis in biology and biomedicine // *Hormones and Behavior*, 2003. – Vol. 43(1). – P. 2-15
346. McGhee J.R., Michalek S.M., Ghanta V.K. Rat immunoglobulins in serum and secretions: purification of rat IgM, IgA and IgG and their quantitation in

- serum, colostrum, milk and saliva // *Immunochemistry*, 1975. – Vol. 12. – P. 817-823.
347. McGlothlin J.W., Jawor J.M., Ketterson E.D. Natural variation in a testosterone-mediated trade-off between mating effort and parental effort // *The American Naturalist*, 2007. – Vol. 170(6). – P. 864-875.
 348. McLean J.A., Speakman J.R. Effects of body mass and reproduction on the basal metabolic rate of brown long-eared bats (*Plecotus auritus*) // *Physiological and Biochemical Zoology*, 2000. – Vol. 73(1). – P. 112-121.
 349. McMurray R.W. Estrogen, prolactin, and autoimmunity: actions and interactions // *International Immunopharmacology*, 2001. – Vol. 1(6). – P. 995-1008.
 350. Medina K.L., Smithson G., Kincade P.W. Suppression of B lymphopoiesis during normal pregnancy // *Journal of Experimental Medicine*, 1993. – Vol. 178(5). – P. 1507-1515.
 351. Mendl M. The effects of litter size variation on mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents) // *Journal of Zoology*, 1988a. – Vol. 215. – P. 15-34.
 352. Mendl M. The effects of litter-size variation on the development of play behaviour in the domestic cat: litters of one and two // *Animal Behaviour*, 1988b. – Vol. 36. – P. 20-34.
 353. Mendl M. How should parents respond to a reduction in litter size: Abandonment or extra care? // *Behavioural Processes*, 1994. – Vol. 31. – P. 285-292.
 354. Mendoza D.L., Ramirez J.M. Play in kittens (*Felis domesticus*) and its association with cohesion and aggression // *Bulletin of the Psychonomic Society*, 1987. – Vol. 25(1). – P. 27-30.
 355. Michael R.P. Observations upon the sexual behaviour of the domestic cat (*Felis catus* L.) under laboratory conditions // *Behaviour*, 1961. – Vol. 18(1/2). – P. 1-24.
 356. Michael S.D., Geschwind I.I., Bradford G.E., Stabenfeldt G.H. Pregnancy in mice selected for small litter size: reproductive hormone levels and effect of exogenous hormones // *Biology of Reproduction*, 1975. – Vol. 12. – P. 400-407.
 357. Millar J.S. Energetics of lactation in *Peromyscus maniculatus* // *Canadian Journal of Zoology*, 1979. – Vol. 57. – P. 1015-1019.
 358. Miller S. Ends, means, and galumphing: some leitmotifs of play // *American Anthropologist*, 1973. – Vol. 75(1). – P. 87-98.

359. Millesi E., Huber S., Everts L.G., Dittami J.P. Reproductive decisions in female European ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment // *Ethology*, 1999. – Vol. 105(2). – P. 163-175.
360. Mirza S.N., Provenza F.D. Effects of age and conditions of exposure on maternally mediated food selection by lambs // *Applied Animal Behaviour Science*, 1992. – Vol. 33(1). – P. 35-42.
361. Moehlman P.D., Hofer H. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids // *Cooperative breeding in mammals* / N.G. Solomon, J.A. French. – Cambridge University Press, 1997. – P. 76-128.
362. Moen R., Rasmussen J.M., Burdett C.L., Pelican K.M. Hematology, serum chemistry, and body mass of free-ranging and captive Canada lynx in Minnesota // *Journal of Wildlife Diseases*, 2010. – Vol. 46(1). – P. 13-22.
363. Molina X., Casanova J.C., Feliu C. Influence of host weight, sex and reproductive status on helminth parasites of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*, in Navarra, Spain // *Journal of Helminthology*, 1999. – Vol. 73(3). – P. 221-225.
364. Moltz H., Lubin M., Leon M., Numan M. Hormonal induction of maternal behavior in the ovariectomized nulliparous rat // *Physiology and Behavior*, 1970. – Vol. 5(12). – P. 1373-1377.
365. Moore C.L. Maternal contributions to the development of masculine sexual behavior in laboratory rats // *Developmental Psychobiology*, 1984. – Vol. 17(4). – P. 347-356.
366. Moore S.L., Wilson K. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals // *Science*, 2002 – Vol. 297. – P. 2015-2018.
367. Moshkin M.P., Gerlinskaya L.A., Evsikov V.I. The role of the immune system in behavioral strategies of reproduction // *Journal of Reproduction and Development*, 2000. – Vol. 46(6). – P. 341-365.
368. Mumby H.S., Mar K.U., Thitaram C., Courtiol A., Towiboon P., Min-Oo Z., Htut-Aung Y., Brown J.L., Lummaa V. Stress and body condition are associated with climate and demography in Asian elephants // *Conservation Physiology*, 2015. – Vol. 3(1). – P. 1-14.
369. Munck A., Guyre P.M. Glucocorticoids and immune function // *Psychoneuroimmunology* / R. Ader. – Academic Press, 1991. – P. 447-474.
370. Munroe J.S. Progesteroids as immunosuppressive agents // *Journal of the Reticuloendothelial Society*, 1971. – Vol. 9. – P. 361-375.

371. Naidenko S.V. Aggression in lynx adult-cub relations: can it be a reason for the dissolution of litters? // *Ethology Ecology and Evolution*, 2001. – Vol. 13(3). – P. 283-295.
372. Naidenko S.V. Body mass dynamic in Eurasian lynx *Lynx lynx* kittens during lactation // *Acta Theriologica*, 2006. – Vol. 51(1). – P. 91-98.
373. Naidenko S., Antonevich A., 2009. Sibling aggression in Eurasian lynx (*Lynx lynx*) // *Iberian lynx ex situ conservation: an interdisciplinary approach* / A. Vargas, C. Breitenmoser, U. Breitenmoser. – Fundación Biodiversidad / IUCN Cat Specialist Group, 2009. – P. 146-155.
374. Natoli E., de Vito E., Pontier D. Mate choice in the domestic cat (*Felis silvestris catus* L.) // *Aggressive behavior*, 2000. – Vol. 26. – P. 455-465.
375. Natoli E., Baggio A., Pontier D. Male and female agonistic and affiliative relationships in a social group of farm cats (*Felis catus* L.) // *Behavioural Processes*, 2001. – Vol. 53. – P. 137-143.
376. Neuhaus P. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction // *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2000. – Vol. 48. – P. 75-83.
377. Neumann I.D. Alterations in behavioral and neuroendocrine stress coping strategies in pregnant, parturient and lactating rats // *Progress in brain research*, 2001. – Vol. 133. – P. 143-152.
378. Nicolás L., Martínez-Gómez M., Hudson R., Bautista A. Littermate presence enhances motor development, weight gain and competitive ability in newborn and juvenile domestic rabbits // *Developmental Psychobiology*, 2011. – Vol. 53. – P. 37-46.
379. Nilsson J.-A., Svensson E. The cost of reproduction: a new link between current reproductive effort and future reproductive success // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1996. – Vol. 263. – P. 711-714.
380. Norris K., Evans M.R. Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds // *Behavioral Ecology*, 2000. – Vol. 11(1). – P. 19-26.
381. Nowak R., Porter R.H., Levy F., Orgeur P., Schaal B. Role of mother-young interactions in the survival of offspring in domestic mammals // *Reviews of Reproduction*, 2000. – Vol. 5. – P. 153-163.
382. Nowell K., Jackson P. Wild cats: status survey and conservation action plan. - IUCN, 1996. - 406 p.

383. Numan M., Insel T.R. Motivational models of the onset and maintenance of maternal behavior and maternal aggression // *The Neurobiology of Parental Behavior* / Vol. 1 of the series *Hormones, Brain, and Behavior*. – P. 69-106.
384. Nunes S., Fite J.E., French J.A. Variation in steroid hormones associated with infant care behaviour and experience in male marmosets (*Callithrix kuhlii*) // *Animal Behaviour*, 2000. – Vol. 60. – P. 857-865.
385. Nunes S., Muecke E.-M., Lancaster L.T., Miller N.A., Mueller M.A., Muelhaus J., Castro L. Functions and consequences of play behaviour in juvenile Belding's ground squirrels // *Animal Behaviour*, 2004a. – Vol. 68. – P. 27-37.
386. Nunes S., Muecke E.-M., Sanchez Z., Hoffmeier R.R., Lancaster L.T. Play behavior and motor development in juvenile Belding's ground squirrels (*Spermophilus beldingi*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 2004b. – Vol. 56. – P. 97-105.
387. Nunn C.L., Gittleman J.L., Antonovics J. A comparative study of white blood cell counts and disease risk in carnivores // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2003. – Vol. 270. – P. 347-356.
388. Nunn C.L., Lindenfors P., Pursall E.R., Rolff J. On sexual dimorphism in immune function // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009. – Vol. 364. – P. 61-69.
389. Nutter F.B., Levine J.F., Stoskopf M.K. Reproductive capacity of free-roaming domestic cats and kitten survival rate // *American Veterinary Medical Association*, 2004. – Vol. 225(9). – P. 1399-1402.
390. Oftedal O.T., Gittleman J.L. Patterns of energy output during reproduction in carnivores // *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution* / J.L. Gittleman. – Springer, 1989. – P. 355-378.
391. Oftedal O.T. Use of maternal reserves as a lactation strategy in large mammals // *Proceedings of the Nutrition Society*, 2000. – Vol. 59. – P. 99-106.
392. Oksanen T.A., Jokinen I., Koskela E., Mappes T., Vilpas H. Manipulation of offspring number and size: benefits of large body size at birth depend upon the rearing environment // *Journal of Animal Ecology*, 2003. – Vol. 72. – P. 321-330.
393. Oli M.K. The fast-slow continuum and mammalian life-history patterns: an empirical evaluation // *Basic and Applied Ecology*, 2004. – Vol. 5(5). – P. 449-463.

394. de Oliveira C.R., Ruiz-Miranda C.R., Kleiman D.G., Beck B.B. Play behavior in juvenile Golden lion tamarins (Callitrichidae: Primates): organization in relation to costs // *Ethology*, 2003. – Vol. 109. – P. 593-612.
395. Olmstead Ch.E., Villablanca J.R., Torbiner M., Rhodes D. Development of thermoregulation in the kitten // *Physiology and Behavior*, 1979. – Vol. 23. – P. 489-495.
396. Olmstead Ch.E., Villablanca J.R. Development of behavioral audition in the kitten // *Physiology and Behavior*, 1980. – Vol. 24(4). – P. 705-712.
397. Olsen N.J., Kovacs W.J. Gonadal steroids and immunity // *Endocrine Reviews*, 1996. – Vol. 17(4). – P. 369-384.
398. Ono K.A., Boness D.J., Oftedal O.T. The effect of a natural environmental disturbance on maternal investment and pup behavior in the California sea lion // *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1987. – Vol. 21(2). – P. 109-118.
399. Oppliger A., Christe P., Richner H. Clutch size and malaria resistance // *Nature*, 1996. – Vol. 381. – P. 565.
400. Ots I., Horak P. Great tits parus major trade health for reproduction // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1996. – Vol. 263. – P. 1443-1447.
401. Owen-Ashley N.T., Hasselquist D., Wingfield J.C. Androgens and the immunocompetence handicap hypothesis: Unraveling direct and indirect pathways of immunosuppression in song sparrows // *The American Naturalist*, 2004. – Vol. 164(4). – P. 490-505.
402. Owens N.W. A comparison of aggressive play and aggression in free-living baboons, *Papio anubis* // *Animal Behaviour*, 1975. – Vol. 23(4). – P. 757-765.
403. Owens I.P.F., Wilson K. Immunocompetence: a neglected life history trait or conspicuous red herring? // *Trends in Ecology and Evolution*, 1999. – Vol. 14(5). – P. 170-172.
404. Palagi E., Cordoni G., Borgognini Tarli S.M. Immediate and delayed benefits of play behaviour: new evidence from chimpanzees (*Pan troglodytes*) // *Ethology*, 2004. – Vol. 110. – P. 949-962.
405. Palagi E., Cordoni G., Demuru E., Bekoff M. Fair play and its connection with social tolerance, reciprocity and the ethology of peace // *Behaviour*, 2016. – Vol. 153(9-11). – P. 1195-1216.
406. Panaman R. Behaviour and ecology of free-ranging female farm cats (*Felis catus* L.) // *Ethology*, 1981. – Vol. 56(1). – P. 59-73.

407. Panzenhagen H., Speirs R. Effect of horse serum, adrenal hormones, and histamine on the number of eosinophils in the blood and peritoneal fluid of mice // *Blood*, 1953. – Vol. 8(6). – P. 536-544.
408. Parent C., Zhang T.-Y., Caldji C., Bagot R., Champagne F.A., Pruessner J., Meaney M.J. Maternal care and individual differences in defensive responses // *Current Directions in Psychological Science*, 2005. – Vol. 14(5). – P. 229-233.
409. Pastor J., Bach-Raich E., Mesalles M., García I., Martínez F., Vargas A., Cuenca R., Lavín S. Haematological reference values for the Iberian lynx // *Iberian lynx ex situ conservation: an interdisciplinary approach* / A. Vargas, C. Breitenmoser, U. Breitenmoser. – Fundación Biodiversidad / IUCN Cat Specialist Group, 2009. – P. 185-196.
410. Pere M.C., Dourmad J.Y., Etienne M. Variation of uterine blood flow in the sow during gestation // *Journées de la Recherche Porcine en France*, 1996. – Vol. 18. – P. 371-378.
411. Pilorz V., Jäckel M., Knudsen K., Trillmich F. The cost of a specific immune response in young guinea pigs // *Physiology and Behavior*, 2005. – Vol. 85. – P. 205-211.
412. Pitts A.D., Weary D.M., Fraser D., Pajor E.A., Kramer D.L. Alternative housing for sows and litters. Part 5. Individual differences in the maternal behaviour of sows // *Applied Animal Behaviour Science*, 2002. – Vol. 76(4). – P. 291-306.
413. Plowright R.K., Field H.E., Smith C., Divljan A., Palmer C., Tabor G., Daszak P., Foley J.E. Reproduction and nutritional stress are risk factors for Hendra virus infection in little red flying foxes (*Pteropus scapulatus*) // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2008. – Vol. 275. – P. 861-869.
414. Poindron P. Mechanisms of activation of maternal behaviour in mammals // *Reproduction Nutrition Development*, 2005. – Vol. 45. – P. 341-351.
415. Poizat G., Rosecchi E., Crivelli A.J. Empirical evidence of a trade-off between reproductive effort and expectation of future reproduction in female three-spined sticklebacks // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 1999. – Vol. 266. – P. 1543-1548.
416. Pontier D., Gaillard J.-M., Allainé D. Maternal investment per offspring and demographic tactics in placental mammals // *Oikos*, 1993. – Vol. 66(3). – P. 424-430.

417. Pontier D., Auger P., Bravo de la Parra R., Sánchez E. The impact of behavioral plasticity at individual level on domestic cat population dynamics // *Ecological Modelling*, 2000. – Vol. 133. – P. 117-124.
418. Prager G., Stefanski V., Hudson R., Rödel H.G. Family matters: Maternal and litter-size effects on immune parameters in young laboratory rats // *Brain, Behavior, and Immunity*, 2010. – Vol. 24. – P. 1371-1378.
419. Priestnall R. Effects of litter size on the behaviour of lactating female mice (*Mus musculus*) // *Animal Behaviour*, 1972. – Vol. 20(2). – P. 386-394.
420. Prihirunkit K., Salakij C., Apibal S., Narkkong N.A. Hematology, cytochemistry and ultrastructure of blood cells in fishing cat (*Felis viverrina*) // *Journal of Veterinary Science*, 2007. – Vol. 8(2). – P. 163-168.
421. Promislow D.E.L., Harvey P.H. Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals // *Journal of Zoology*, 1990. – Vol. 220(3). – P. 417-437.
422. Pung O.J., Luster M.I. *Toxoplasma gondii*: decreased resistance to infection in mice due to estrogen // *Experimental Parasitology*, 1986. – Vol. 61. – P. 48-56.
423. Raihani G., González D., Arteaga L., Hudson R. Olfactory guidance of nipple attachment and suckling in kittens of the domestic cat: inborn and learned responses // *Developmental Psychobiology*, 2009. – Vol. 51. – P. 662-671.
424. Randolph P.A., Randolph J.C., Mattingly K., Foster M.M. Energy costs of reproduction in the cotton rat, *Sigmodon hispidus* // *Ecology*, 1977. – Vol. 58(1). – P. 31-45.
425. Rees S.L., Panesar S., Steiner M., Fleming A.S. The effects of adrenalectomy and corticosterone replacement on maternal behavior in the postpartum rat // *Hormones and Behavior*, 2004. – Vol. 46. – P. 411-419.
426. Rees S.L., Panesar S., Steiner M., Fleming A.S. The effects of adrenalectomy and corticosterone replacement on induction of maternal behavior in the virgin female rat // *Hormones and Behavior*, 2006. – Vol. 49. – P. 337-345.
427. Reidarson T.H., McBain J.F. Hematologic, biochemical, and endocrine effects of dexamethasone on bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) // *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*, 1999. – Vol. 30(2). – P. 310-312.
428. Reznick D. The structure of guppy life histories: the tradeoff between growth and reproduction // *Ecology*, 1983. – Vol. 64(4). – P. 862-873.

429. de Rijk E.P.C.T., van Esch E., Flik G. Pregnancy dating in the rat: placental morphology and maternal blood parameters // Toxicologic Pathology, 2002. – Vol. 30(2). – P. 271-282.
430. Rivers J.W., Liebl A.L., Owen J.C., Martin L.B., Betts M.G. Baseline corticosterone is positively related to juvenile survival in a migrant passerine bird // Functional Ecology, 2012. – Vol. 26(5). – P. 1127-1134.
431. Roberts C.W., Satoskar A., Alexander J. Sex steroids, pregnancy-associated hormones and immunity to parasitic infection // Parasitology Today, 1996. – Vol. 12(10). – P. 382-388.
432. Roberts S.B., Coward W.A. Dietary supplementation increases milk output in the rat // British Journal of Nutrition, 1985. – Vol. 53. – P. 1-9.
433. Rödel H.G., Prager G., Stefanski V., von Holst D., Hudson R. Separating maternal and litter-size effects on early postnatal growth in two species of altricial small mammals // Physiology and Behavior, 2008. – Vol. 93. – P. 826-834.
434. Rödel H.G., Zapka M., Stefanski V., von Holst D. Reproductive effort alters immune parameters measured post-partum in European rabbits under semi-natural conditions // Functional Ecology, 2016. – Vol. 30(11). – P. 1800-1809.
435. Rogowitz G.L. Limits to milk flow and energy allocation during lactation of the hispid cotton rat (*Sigmodon hispidus*) // Physiological Zoology, 1998. – Vol. 71(3). – P. 312-320.
436. Romero L.M., Romero R.C. Corticosterone responses in wild birds: the importance of rapid initial sampling // The Condor, 2002. – Vol. 104(1). – P. 129-135.
437. Rosenblatt J.S., Lehrman D.S. Maternal behavior of the laboratory rat // Maternal behavior in mammals / H. Rheingold. – John Wiley & Sons, 1963. – P. 8-57.
438. Rosenblatt J.S., Mayer A.D., Siegel H.I. Maternal behavior among the nonprimate mammals // Reproduction / N. Adler, D. Pfaff, R.W. Goy. – Springer, 1985. – P. 229-298.
439. Rosenblatt J.S. Hormonal bases of parenting in mammals // Handbook of parenting / M.H. Bornstein. – Lawrence Erlbaum Associates, 2002. – P. 31-60.
440. Ross P.S., Pohajdak B., Bowen W.D., Addison R.F. Immune function in free-ranging Harbor seal (*Phoca vitulina*) mothers and their pups during lactation // Journal of Wildlife Diseases, 1993. – Vol. 29(1). – P. 21-29.

441. Rossdale P.D., Burguez P.N., Cash R.S.G. Changes in blood neutrophil/lymphocyte ratio related to adrenocortical function in the horse // *Equine Veterinary Journal*, 1982. – Vol. 14(4). – P. 293-298.
442. Saad A.H., Khalek N.A., El Ridi R. Blood testosterone level: a season-dependent factor regulating immune reactivity in lizards // *Immunobiology*, 1990. – Vol. 180(2-3). – P. 184-194.
443. Saeed A., Khan I.A., Hussein M.M. Change in haematological profile of pregnant camels (*Camelus dromedarius*) at term // *Comparative clinical pathology*, 2011. – Vol. 20. – P. 53-55.
444. Saino N., Calza S., pape Moller A. Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort // *Journal of Animal Ecology*, 1997. – Vol. 66(6). – P. 827-836.
445. Salakij C., Prihirunkit K., Narkkong N.A., Apibal S., Tongthainun D. Hematology, cytochemistry, ultrastructure of blood cells in Clouded leopard (*Neofelis nebulosa*) // *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 2008a. – Vol. 7(7). – P. 847-853.
446. Salakij C., Salakij J., Narkkong N.A., Sirinarumitr T., Pattanarangsarn R. Hematologic, cytochemical, ultrastructural, and molecular findings of Hepatozoon-infected flat-headed cats (*Prionailurus planiceps*) // *Veterinary Clinical Pathology*, 2008b. – Vol. 37(1). – P. 31-41.
447. Salakij C., Salakij J., Narkkong N.A., Prihirunkit K., Kamolnorranath S., Apibal S. Haematology, cytochemical and ultrastructural characteristics of blood cells in Leopard (*Panthera pardus*) // *Comparative Clinical Pathology*, 2009. – Vol. 18. – P. 153-161.
448. Salakij C., Salakij J., Prihirunkit K., Narkkong N.A., Pitakkingthong D. Characterization of blood cells in the Leopard cat (*Prionailurus bengalensis*) // *Veterinary Clinical Pathology*, 2010. – Vol. 39(2). – P. 193-198.
449. Salakij C., Prihirunkit K., Salakij J., Narkkong N.A., Tongthainun D. Characterisation of blood cells in Jungle cat, *Felis chaus* (Carnivora, Felidae) / *Comparative Clinical Pathology*, 2011. – Vol. 20. – P. 319-326.
450. Samson C., Huot J. Reproductive biology of female black bears in relation to body mass in early winter // *Journal of Mammalogy*, 1995. – Vol. 76(1). – P. 68-77.
451. Gross M.R., Sargent R.C. The evolution of male and female parental care in fishes // *American Zoologist*, 1985. – Vol. 25. – P. 807-822.
452. Say L., Pontier D., Natoli E. High variation in multiple paternity of domestic cats (*Felis catus* L.) in relation to environmental conditions //

- Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2005. – Vol. 266. – P. 2071-2074.
453. Say L., Pontier D., Natoli E. Influence of oestrus synchronization on male reproductive success in the domestic cat (*Felis catus* L.) // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2005. – Vol. 268. – P. 1049-1053.
454. Schmidt K., Jedrzejewski W., Okarma H. Spatial organization and social relations in the Eurasian lynx population in Bialowieza Primeval Forest, Poland // Acta Theriologica, 1997. – Vol. 42(3). – P. 289-312.
455. Schmidt K. Maternal behaviour and juvenile dispersal in the Eurasian lynx // Acta Theriologica, 1998. – Vol. 43(4). – P. 391-408.
456. Schmidt P.M. Feline breeding management // Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice, 1986. – Vol. 16(3). – P. 435-451.
457. Schmidt P.M., Lopez R.R., Collier B.A. Survival, fecundity, and movements of free-roaming cats // Journal of Wildlife Management, 2007. – Vol. 71(3). – P. 915-919.
458. Schneider J.E. Energy balance and reproduction // Physiology and Behavior, 2004. – Vol. 81. – P. 289-317.
459. Schneider J.E., Wade G.N. Effects of maternal diet, body weight and body composition on infanticide in Syrian hamsters // Physiology and behavior, 1989. – Vol. 46(5). – P. 815-821.
460. Schneirla T.C., Rosenblatt J.S., Tobach E. Maternal behavior in the cat // Maternal behavior in mammals / H. Rheingold. – John Wiley & Sons, 1963. – P. 122-168.
461. Schuurs A.H.W.M., Verweul H.A.M. Effects of gender and sex steroids on the immune response // Journal of Steroid Biochemistry, 1990. – Vol. 35(2). – P. 157-172.
462. Serieys L.E.K., Foley J., Owens S., Woods L., Boydston E.E., Lyren L.M., Poppenga R.H., Clifford D.L., Stephenson N., Rudd J., Riley S.P.D. Serum chemistry, hematologic, and post-mortem findings in free-ranging bobcats (*Lynx rufus*) with notoedric mange // Journal of Parasitology, 2013. – Vol. 99(6). – P. 989-996.
463. Sheldon B.C., Verhulst S. Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology // Trends in Ecology and Evolution, 1996. – Vol. 11(8). – P. 317-321.
464. Shen H.-P., Lee L.-L. Mother-young interactions in a maternity colony of *Myotis formosus* // Journal of Mammalogy, 2000. – Vol. 81(3). – P. 726-733.
465. Sheoran A.S., Timoney J.F., Holmes M.A., Karzenski S.S., Crisman M.V. Immunoglobulin isotypes in sera and nasal mucosal secretions and their

- neonatal transfer and distribution in horses // American Journal of Veterinary Research, 2000. – Vol. 61(9). – P. 1099-1105.
466. Shine R. "Costs" of reproduction in reptiles // Oecologia, 1980. – Vol. 46(1). – P. 92-100.
467. Shipka M.P., Ford S.P. Relationship of circulating estrogen and progesterone concentrations during late pregnancy and the onset phase of maternal behavior in the ewe // Applied Animal Behaviour Science, 1991. – Vol. 31(1-2). – P. 91-99.
468. Shrivastav A.B., Singh K.P. Tigers blood: haematological and biochemical studies // Blood Cell: An Overview of Studies in Hematology / T.E. Moschandreu. – InTech, 2012. – P. 229-242.
469. Siegel H.S. Physiological stress in birds // BioScience, 1980. – Vol. 30(8). – P. 529-534.
470. Siiteri P.K., Stites D.P. Immunologic and endocrine interrelationships in pregnancy // Biology of Reproduction, 1982. – Vol. 26. – P. 1-14.
471. Silver R., Andrews H., Ball G.F. Parental care in an ecological perspective: a quantitative analysis of avian subfamilies // American Zoologist, 1985. – Vol. 25(3). – P. 823-840.
472. Simpson-Morgan M.W., Smeaton T.C. Transfer of antibodies by neonates and adults // Advances in veterinary science and comparative medicine, 1972. – Vol. 16. – P. 355-386.
473. Sinervo B., DeNardo D.F. Costs of reproduction in the wild: path analysis of natural selection and experimental tests of causation // Evolution, 1996. – Vol. 50(3). – P. 1299-1313.
474. Sinervo B. Mechanistic analysis of natural selection and a refinement of Lack's and Williams's principles // The American Naturalist, 1999. – Vol. 154(S1). – P. S26-S42.
475. Slattery D.A., Neumann I.D. No stress please! Mechanisms of stress hyporesponsiveness of the maternal brain // The Journal of Physiology, 2008. – Vol. 586(2). – P. 377-385.
476. Smiseth P.T., Kölliker M., Royle N.J. What is parental care? // The Evolution of Parental Care / N.J. Royle, P.T. Smiseth, M. Kölliker. – Oxford University Press, 2012. – P. 1-17.
477. Speakman J.R., Gidney A., Bett J., Mitchell I.P., Johnson M.S. Limits to sustained energy intake // Journal of Experimental Biology, 2001. – Vol. 204. – P. 1957-1965.

478. Speakman J.R. The physiological costs of reproduction in small mammals // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2008. – Vol. 363. – P. 375-398.
479. Spencer-Booth Y., Hinde R.A. Tests of behavioural characteristics for rhesus monkeys // Behaviour, 1969. – Vol. 33. – P. 179-211.
480. Spinka M., Newberry R.C., Bekoff M. Mammalian play: training for the unexpected// The Quarterly Review of Biology, 2001. – Vol. 76(2). – P. 141-168.
481. Stearns S.C. Trade-offs in life-history evolution // Functional Ecology, 1989. – Vol. 3(3). – P. 259-268.
482. Stefanski V., Raabe C., Schulte M. Pregnancy and social stress in female rats: Influences on blood leukocytes and corticosterone concentrations // Journal of Neuroimmunology, 2005. – Vol. 162. – P. 81-88.
483. Stehlik J. Reproductive biology of the European lynx, *Lynx lynx* (Linnaeus, 1758) at Ostrava Zoo // Zoologische Garten, 2000. – Vol. 70. – P. 351-360.
484. Stern J.M. Offspring-induced nurturance: Animal-human parallels // Developmental Psychobiology, 1997. – Vol. 31(1). – P. 19-37.
485. Summers K., McKeon C.S., Heying H. The evolution of parental care and egg size: a comparative analysis in frogs // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2006. – Vol. 273. – P. 687-692.
486. Svensson E., Råberg L., Koch C., Hasselquist D. Energetic stress, immunosuppression and the costs of an antibody response // Functional Ecology, 1998. – Vol. 12. – P. 912-919.
487. Swanson W.F., Roth T.L., Brown J.L., Wildt D.E. Relationship of circulating steroid hormones, luteal luteinizing hormone receptor and progesterone concentration, and embryonic mortality during early embryogenesis in the domestic cat // Biology of Reproduction, 1995. – Vol. 53. – P. 1022-1029.
488. Tanriverdi F., Silveira L.F., MacColl G.S., Bouloux P.M. The hypothalamic-pituitary-gonadal axis: immune function and autoimmunity // Journal of Endocrinology, 2003. – Vol. 176. – P. 293-304.
489. Tardif S.D., Power M., Oftedal O.T., Power R.A., Layne D.G. Lactation, maternal behavior and infant growth in common marmoset monkeys (*Callithrix jacchus*): effects of maternal size and litter size // Behavioral Ecology and Sociobiology, 2001. – Vol. 51. – P. 17-25.

490. Théoret-Gosselin R., Hamel S., Côté S.D. The role of maternal behavior and offspring development in the survival of mountain goat kids // *Oecologia*, 2015. – Vol. 178(1). – P. 175-186.
491. Thompson K.V. Play-partner preferences and the function of social play in infant sable antelope, *Hippotragus niger* // *Animal Behaviour*, 1996. – Vol. 52. – P. 1143-1155.
492. Thrall M.A., Weiser G., Allison R.W., Campbell T.W. *Veterinary hematology and clinical chemistry*. – John Wiley & Sons, 2012. – 776 p.
493. Toman M., Faldyna M., Knotigova P., Pokorova D., Sinkora J. Postnatal development of leukocyte subset composition and activity in dogs // *Veterinary Immunology and Immunopathology*, 2002. – Vol. 87(3-4). – P. 321-326.
494. Trigo T.C., Schneider A., de Oliveira T.G., Lehugeur L.M., Silveira L., Freitas T.R.O., Eizirik E. Molecular data reveal complex hybridization and a cryptic species of neotropical wild cat // *Current biology*, 2013. – Vol. 23(24). – P. 2528-2533.
495. Robert T. Parental investment and sexual selection // *Sexual Selection and the Descent of Man* / B. Campbell. – Aldine-Atherton, 1972. – P. 136-179.
496. Tuomi J., Hakala T., Haukioja E. Alternative concepts of reproductive effort, costs of reproduction, and selection in life-history evolution // *American Zoologist*, 1983. – Vol. 23. – P. 25-34.
497. Turner D.C. Social organization and behavioural ecology of free-ranging domestic cats // *The Domestic Cat: The Biology of its Behaviour* / D.C. Turner, P. Bateson. – Cambridge University Press, 2014. – P. 63-70.
498. Uhrbrand H. The number of circulating eosinophils. Normal Figures and Spontaneous Variations // *Acta Medica Scandinavica*, 1958. – Vol. CLX(II). – P. 99-104.
499. Valderrábano J., Gomez-Rincón C., Uriarte J. Effect of nutritional status and fat reserves on the periparturient immune response to *Haemonchus contortus* infection in sheep // *Veterinary Parasitology*, 2006. – Vol. 141. – P. 122-131.
500. van Dijk H., Bloksma N., Rademaker P.M., Schouten W.J., Willers J.M. Differential potencies of corticosterone and hydro-cortisone in immune and immune-related processes in the mouse // *International Journal of Immunopharmacology*, 1979. – Vol. 1(4). – P. 285-292.

501. Varricchio D.J., Moore J.R., Erickson G.M., Norell M.A., Jackson F.D., Borkowski J.J. Avian paternal care had dinosaur origin // *Science*, 2008. – Vol. 322. – P. 1826-1828.
502. Vasilieva N.A., Tchabovsky A.V. Timing is the only thing: reproduction in female yellow ground squirrels (*Spermophilus fulvus*) // *Canadian Journal of Zoology*, 2014. – Vol. 92(8). – P. 737-747.
503. Veasey J.S., Houston D.C., Metcalfe N.B. Flight muscle atrophy and predation risk in breeding birds // *Functional Ecology*, 2000. – Vol. 14(1). – P. 115-121.
504. Vegiopoulos A., Herzig S. Glucocorticoids, metabolism and metabolic diseases // *Molecular and Cellular Endocrinology*, 2007. – Vol. 275. – P. 43-61.
505. Vihan V.S., Rai P. Certain hematological and biochemical attributes during pregnancy, parturition and post-parturition periods in sheep and goats // *The Indian Journal of Animal Sciences*, 1987. – Vol. 57(11). – P. 1200-1204.
506. Villablanca J.R., Olmstead Ch.E. Neurological development of kittens // *Developmental Psychobiology*, 1979. – Vol. 12(2). – P. 101-127.
507. Visser M.E., Lessells C.M. The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*) // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2001. – Vol. 268. – P. 1271-1277.
508. von Keyserlingk M.A.G., Weary D.M. Maternal behavior in cattle // *Hormones and Behavior*, 2007. – Vol. 52. – P. 106-113.
509. Wade G.N., Schneider J.E. Metabolic fuels and reproduction in female mammals // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 1992. – Vol. 16. – P. 235-272.
510. Walker C.-D., Lightman S.L., Steele M.K., Dallman M.F. Suckling is a persistent stimulus to the adrenocortical system of the rat // *Endocrinology*, 1992. – Vol. 130(1). – P. 115-125.
511. Wauters L., Bijnsens L., Dhondt A.A. Body mass at weaning and juvenile recruitment in the red squirrel // *Journal of Animal Ecology*, 1993. – Vol. 62(2). – P. 280-286.
512. Weaver J.L., Johnson M.R. Hematologic and serum chemistry values of captive Canadian lynx // *Journal of Wildlife Diseases*, 1995. – Vol. 31(2). – P. 212-215.
513. Wedekind C., Folstad I. Adaptive or nonadaptive immunosuppression by sex hormones? // *The American Naturalist*, 1994. – Vol. 143(5). – P. 936-938.

514. Wesolowski T. The origin of parental care in birds: a reassessment // Behavioral Ecology, 2004. – Vol. 15(3). – P. 520-523.
515. West M. Social play in the domestic cat // American Zoologist, 1974. – Vol. 14(1). – P. 427-436.
516. Wiehn J., Korpimäki E., Bildstein K.L., Sorjonen J. Mate choice and reproductive success in the American kestrel: a role for blood parasites? // Ethology, 1997. – Vol. 103(4). – P. 304-317.
517. Wigger A., Lörscher P., Oehler I., Keck M.E., Naruo T., Neumann I.D. Nonresponsiveness of the rat hypothalamo-pituitary-adrenocortical axis to parturition-related events: Inhibitory action of endogenous opioids // Endocrinology, 1999. – Vol. 140(6). – P. 2843-2849.
518. Wildt D.E., Guthrie S.C., Seager S.W.J. Ovarian and behavioral cyclicity of the laboratory maintained cat // Hormones and behavior, 1978. – Vol. 10(3). – P. 251-257.
519. Williams G.C. Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle // The American Naturalist, 1966. – Vol. 100(916). – P. 687-690.
520. Williams T.D., Christians J.K., Aiken J.J., Evanson M. Enhanced immune function does not depress reproductive output // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 1999. – Vol. 266. – P. 753-757.
521. Williams T.D., Caunter J.E., Lillicrap A.D., Hutchinson T.H., Gillings E.G., Duffell S. Evaluation of the reproductive effects of tamoxifen citrate in partial and full life-cycle studies using fathead minnows (*Pimephales promelas*) // Environmental Toxicology and Chemistry, 2007. – Vol. 26(4). – P. 695-707.
522. Wilting A., Buckley-Beason V.A., Feldhaar H., Gadau J., O'Brien S.J., Linsenmair K.E. Clouded leopard phylogeny revisited: support for species recognition and population division between Borneo and Sumatra // Frontiers in Zoology, 2007. – Vol. 4(15). – P. 1-10.
523. Wingfield J.C. Environmental and endocrine control of reproduction in the song sparrow, *Melospiza melodia*: I. Temporal organization of the breeding cycle // General and Comparative Endocrinology, 1984. – Vol. 56(3). – P. 406-416.
524. Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty Jr. A.M., Ball G.F. The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // The American Naturalist, 1990. – Vol. 136(6). – P. 829-846.

525. Wojtaszek J., Dziewulska-Szwajkowska D., Lozinska-Gabska M., Adamowicz A., Dzugaj A. Hematological effects of high dose of cortisol on the carp (*Cyprinus carpio* L.): cortisol effect on the carp blood // General and Comparative Endocrinology, 2002. – Vol. 125. – P. 176-183.
526. Yamane A. Male reproductive tactics and reproductive success of the group-living feral cat (*Felis catus*) // Behavioural Processes, 1998. – Vol. 43. – P. 239-249.
527. Yerga J., Calzada J., Manteca X., Vargas A., Rivas A. Early development and growth in captive-born Iberian lynx (*Lynx pardinus*) // Zoo Biology, 2014. – Vol. 33(5). – P. 381-387.
528. Yerga J., Calzada J., Manteca X., Herrera I., Vargas A., Rivas A. Lactation and suckling behavior in the Iberian lynx // Zoo Biology, 2016. – Vol. 35(3). – P. 216-221.
529. Zera A.J., Cisper G. Genetic and diurnal variation in the juvenile hormone titer in a wing-polymorphic cricket: implications for the evolution of life histories and dispersal // Physiological and Biochemical Zoology, 2001. – Vol. 74(2). – P. 293-306.
530. Zera A.J., Harshman L.G. The physiology of life history trade-offs in animals // Annual Review of Ecology and Systematics, 2001. – Vol. 32. – P. 95-126.
531. Zhou L., Yoshimura Y., Huang Y.-Y., Suzuki R., Yokoyama M., Okabe M., Shimamura M. Two independent pathways of maternal cell transmission to offspring: through placenta during pregnancy and by breast-feeding after birth // Immunology, 2000. – Vol. 101. – P. 570-581.
532. Zuk M., McKean K.A. Sex differences in parasite infections: patterns and processes // International Journal for Parasitology, 1996. – Vol. 26(10). – P. 1009-1024.
533. Zysling D.A., Greives T.J., Breuner C.W., Casto J.M., Demas G.E., Ketterson E.D. Behavioral and physiological responses to experimentally elevated testosterone in female dark-eyed juncos (*Junco hyemalis carolinensis*) // Hormones and Behavior, 2006. – Vol. 50(2). – P. 200-207.