

**Российская Академия Наук
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова**

**Особенности размножения
и постнатального развития
евразийской рыси**



Москва – 2005

Найденко С.В. Особенности размножения и постнатального развития евразийской рыси. Москва: Т-во научных изданий КМК. 2005. 111 с.

Книга обобщает результаты многолетних исследований на научно-экспериментальной базе “Черноголовка” ИПЭЭ РАН. Представлены данные о методике содержания и разведения рысей и других кошачьих в неволе. Детально описаны изменения сроков гона, репродуктивный успех рысей, особенности репродуктивных стратегий самцов и самок рысей, динамика массы молодняка и факторы, оказывающие на нее влияние. Для зоологов, этологов, экологов.

Ответственный редактор — д.б.н. В.В. Рожнов

Рецензенты — д.б.н. Б.В. Новиков

к.б.н. А.Д. Поярков

Книга опубликована при поддержке Фонда Джона и Кэтрин
МакАртуров

ISBN 5-87317-258-7

© Т-во научных изданий КМК, 2005

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, 2005

СОЦИАЛЬНЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ВЗРОСЛЫХ РЫСЕЙ

Социальные взаимоотношения половозрелых самцов рысей строятся, в основном, на элементах агрессивного поведения. Иногда и лишь при первых встречах между взрослыми самцами регистрировали назо-анальные контакты. Как правило, через сетку взрослые самцы пытались достать друг друга лапами с выпущенными когтями, рычали друг на друга и осуществляли выпады корпусом с одновременной агрессивной вокализацией. Неоднократно отмечаемая при приветствиях у рысей такая специфичная форма поведения, как «бодание», у взрослых самцов перерастала в соперничество. Находясь по разные стороны от сетки, звери стучались лбами так, что звуки столкновения (удара кости о кость) были отчетливо слышны на расстоянии до 50 м.

В отдельных случаях, когда самцы оказывались в одной вольере, всегда происходили драки, приводившие к тяжелым травмам зверей. Как правило, один из зверей забивался в укрытие: в домик, под него, занимал позицию у входа в клетку таким образом, что не пропускать соперника через узкое входное отверстие, или устраивался на возвышении, мешая подняться туда партнеру. Сходное поведение описано во взаимодействиях самок домашней кошки (Leyhausen, 1973). Кроме глубоких царапин и укусов звери получали и более серьезные травмы: кожа и мышцы могли быть порваны ударами лап или зубами противника, размер ран в диаметре достигал 4 см. Нам неизвестны случаи гибели самцов рысей в результате драк друг с другом в природе, однако, подобное описано для других кошачьих (Юдаков, Николаев, 1987; Пикун, Коркишко, 1992; Лукаревский, 1995).

Драки самцов рысей регистрировали во все сезоны года. В одном случае (в феврале) в результате драк один из самцов получил серьезные раны в области тазобедренных суставов и от их воспаления впоследствии погиб. Сильные травмы два зверя получили во время драки в июне. По нашим наблюдениям, интенсивность драк в период гона и характер повреждений соперников не всегда были максимальными. Агрессивные взаимодействия между самцами были в значительной степени персонифицированы. Так, находясь в выгуле, соседствующем с вольерами двух половозрелых самцов, третий взрослый самец постоянно пытался зацепить лапой и прорвать стенку лишь к одному из них, ограничиваясь рычанием по отношению ко второму. В другом случае, в вольере в 2 м от взрослого самца помещали по очереди других поло-

возрелых самцов рыси. При этом зверь четко выделял одного из них, рычал на него, выслеживал и пытался скрадывать. При содержании зверей в клетках, два самца, разделенные клеткой с третьим самцом, пытались зацепить его когтями, рычали и активно кидались на сетку. В то же время не отмечали их агрессивных взаимодействий с другими самцами, содержащимися в соседних клетках. Один из самцов, содержащихся на базе, во взаимодействиях с различными особями всегда выступал инициатором агрессивных контактов.

В отдельных случаях наблюдали взаимодействия половозрелых и неполовозрелых (около 10 месяцев) самцов в большой вольере. Открытой агрессии в поведении взрослых самцов мы не регистрировали, однако молодые животные постоянно демонстрировали характерную позу подчинения, подставляя аногенитальную область для обнюхивания партнерам, и, кроме того, постоянно уступали дорогу взрослым самцам, стараясь держаться от них на расстоянии не менее 1,5 метров. Сходное поведение молодых самцов было зарегистрировано и в возрасте 21 и 26 месяцев, то есть уже после достижения самцами половозрелости (Kvam, 1991). В колониях домашних кошек описано формирование групп из молодых самцов ("brotherhood"), которые могли вместе атаковать взрослого самца, что вело к дракам (Leyhausen, 1988). Вероятно, это возможно только при очень высокой плотности зверей в местах с обилием кормовых ресурсов (на фермах), поэтому не характерно для рыси и других диких кошачьих.

Возможно, что в природе при значительной степени перекрытия участков обитания взрослых самцов (Jedrzejewski et al., 1996), рыси избегают агрессивных взаимодействий путем использования "общей" территории в различное время или перемещаясь по различным маршрутам, как это описано у самцов красной рыси (Anderson, 1988) и тигра (Брагин, 1986) и самок пумы, *Puma concolor* (Seidensticker et al., 1973).

При ссаживании самок рысей социальные отношения в каждой конкретной паре зверей были еще более вариабельны и персонализированы, чем у самцов. В наиболее типичном случае их характер был следующим. При первых контактах взрослые незнакомые самки рысей пытались обнюхать друг друга (при этом назо-назальные контакты были редки и звери часто не позволяли партнерам обнюхивать свою аногенитальную область) и начинали бодаться. Последний элемент поведения в значительной степени был отличен от наблюдавшегося у самцов интенсивностью, так как это были скорее не удары, а толчки друг друга головами. Сила толчков постепенно увеличивалась

и приводила к тому, что один из зверей (заяввший подчиненную позицию) во время боданий начинал использовать такие элементы агрессии, как замахи и удары лапой без выпущенных когтей. Иногда подобное приветствие перерастало в схватку.

Взаимоотношения самок в разных парах значительно различались. В одних случаях на протяжении всего периода активности животных самки-подчиненные постоянно следовали за доминирующей самкой на дистанции от 3 до 15 метров. При попытках приблизиться к доминанту на расстояние менее 2 метров, та атаковала подчиненного зверя, однако “схватка” ограничивалась 1–2 ударами, после чего подчиненная самка с громким визгом опрокидывалась на спину, а доминирующая продолжала свой путь. С другими самками эта же самка-доминант устраивалась на общей лежке, вылизывала их и не проявляла по отношению к ним никаких элементов агонистического поведения. Подобная высокая степень индивидуализации поведения описана и для социальных отношений львов внутри прайдов (Bertram, 1975), а также для домашних кошек (Salden, 1983). Сходный характер социальных отношений (преобладание агрессии во взаимодействиях самок и в то же время избегание животными всех форм жестких агрессивных контактов) описан у тигров (Salwan, 1986).

Парные часовые ссаживания самцов с самками проводили только в период предгона (конец января–февраль) и в период покоя репродуктивной системы (в июле–августе). В разнополых парах агрессивные контакты рысей при ссаживаниях отмечали крайне редко и, в основном, со стороны самок, как в летний, так и в зимний период. Летом в 18 парных часовых ссаживаниях агрессию самок по отношению к самцам зарегистрировали только дважды (в одной паре 4 агрессивных вокализации, во второй — два удара лапой), а зимой — один раз в 8 ссаживаниях (1 агрессивная вокализация и 3 удара лапами). Вместе с тем, при кормлении рысей, содержащихся в одной вольере, неоднократно возникали ситуации, когда один из зверей атаковал другого с рычанием и ударами лап, отгоняя его от корма. Практически всегда инициатором агрессии был более крупный зверь в паре — самец.

Количественный анализ частоты демонстраций агонистического поведения у рысей проводили при ссаживании их разнополыми парами и группами (один самец и две самки). Опыт группового содержания рысей в неволе был успешно опробован Николаевским зоопарком (Бондаренко, Топчий, 1986) при содержании пар родственных самок (мать–дочь) с выводками. В нашем случае мы анализировали

взаимоотношения неродственных самок рысей. Они строились, в основном, на агрессивных контактах. Их частота на 1 час активности при ссаживании группы рысей (1 самец и 2 самки) была почти в 20 раз выше, чем при парных ссаживаниях самок с самцами ($5,84 \pm 1,77$, $n=15$ и $0,33 \pm 0,24$, $n=18$ соответственно; по критерию Манна-Уитни $U=226$, $p<0,01$). Достоверные различия отмечены и в количестве агрессивных вокализаций со стороны самок в подобных ссаживаниях ($2,17 \pm 0,67$, $n=18$ и $0,22 \pm 0,22$, $n=18$ соответственно; $U=253$, $p<0,05$). При этом у тех же самок при постоянном парном содержании с самцами, агонистических контактов не отмечали вовсе.

При сравнении частоты демонстраций различных форм агрессивного поведения в ходе трехчасовых групповых ссаживаний у самцов и самок рысей не выявлено каких-либо достоверных различий. Вместе с тем, у самок частота агрессивных контактов была максимальной во второй час ссаживаний и снижалась к концу наблюдений (соответственно $5,8 \pm 1,8$ агрессивных элемента на 1 час активности, $n=15$; $8,8 \pm 4,4$, $n=12$ и $2,4 \pm 1,5$, $n=10$). При этом агрессия была наиболее жесткой в начале эксперимента: драки рысей отмечали только в первый час ссаживания (рис. 1).

Осуществляемые ежедневно в течение 3 дней групповые ссаживания рысей позволили выявить динамику агрессивных взаимодействий

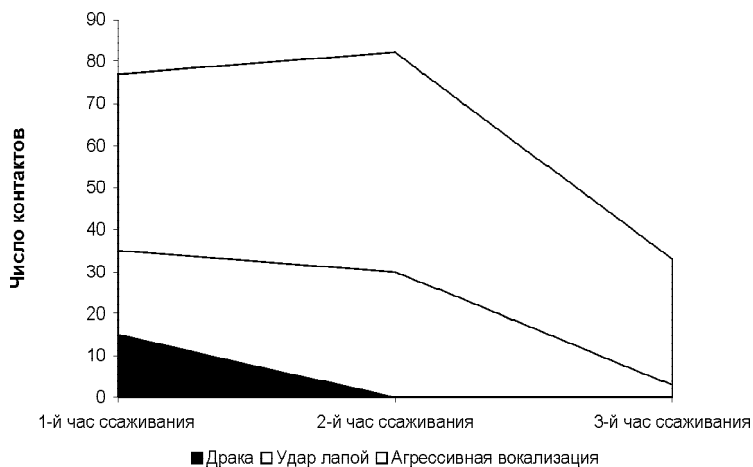


Рис. 1. Число различных агрессивных контактов самок рысей в первые три часа взаимодействий.

зверей. Наибольшей интенсивность агрессивных контактов у самок была во второй день ссаживаний (соответственно $5,2 \pm 1,6$ агрессивных элемента на 1-й час активности, $n=5$; $9,7 \pm 5,8$, $n=5$ и $0,7 \pm 0,4$, $n=4$). Третий день характеризовался резким снижением числа агрессивных взаимодействий, особенно наиболее жестких из них — драк и ударов лапами.

За одной из пар самок рысей проводили наблюдения в течение двух недель в зимний период, с целью выявления динамики социальных отношений. Рысей посадили вместе в большой вольере (0,75 га) и не рассаживали после наблюдений. Драка рысей была отмечена лишь однажды — сразу при их выпуске в общую вольеру. В ней была быстро выявлена доминирующая самка, и в дальнейшем происходила формализация агрессивных контактов. В большинстве случаев (87,8%, $n=9$) подчиненная самка провоцировала агрессивные взаимодействия. Она следовала за самкой-доминантом на расстоянии 6–10 м по всей вольере, однако, при попытках последней приблизиться к ней на расстояние 2–3 м, опрокидывалась с визгом на спину, размахивая всеми лапами. Самка-доминант обычно останавливалась ненадолго, а затем меняла направление движения. Лишь в двух случаях она наносила 2–3 удара лапами по самке, лежащей на спине.

Самок рысей неоднократно содержали вместе в вольере и выгулах (74 м^2) в различные сезоны года. В период гона иногда образовывали группы зверей (1 самец и 2–3 самки). Почти во всех случаях между самками устанавливались иерархические отношения, и число агрессивных взаимодействий было невелико. Тем не менее, за 17 лет работы дважды были отмечены случаи гибели самок рысей от травм, полученных в драках с другими самками. Отмечены значительные индивидуальные различия в агрессивном поведении самок. Например, одна из них практически сразу (без боданий, агрессивных вокализаций и ударов лапами) начинала драку с самкой, к которой ее подсаживали, пытаясь удушить противника (в одном случае лишь наблюдателю удалось разнять схватку).

В целом взаимоотношения самок характеризовались меньшей агрессивностью друг к другу, чем взаимоотношения самцов. Иерархические взаимоотношения между самками, описанные нами в неволе, в отдельных случаях могут, по-видимому, складываться и в естественных условиях обитания (Давыдов, 1983). В неволе нам удавалось формировать пары самок (как родственных животных, так и не родственных), взаимодействующих практически без агонистических контактов. В природе объединение взрослых самок отмечали у леопарда (Коркишко, Шибнев, 1983; Пикун, Коркишко, 1992) и в колониях домашних кошек (наши наблюдения).

Таким образом, необходимо отметить значительную персонификацию агрессивных контактов при взаимодействиях однополых животных. Во взаимодействиях самок наибольшее число жестких агрессивных контактов отмечено в первые часы контактов, впоследствии агрессивность зверей по отношению друг к другу значительно снижалась.

Аллогруминг регистрировали как в разнополых парах взрослых зверей, так и при содержании самок с выводками и в группах рысей с котятами в возрасте 8–9 месяцев. В первом случае частота его проявления летом составляла в среднем $1,9 \pm 0,6$ элемента на 1 час активности. Наиболее часто звери вылизывали голову партнера (в 73% случаев; $n=69$) и его бока (13%). Половых различий в летний период в частоте аллогруминга выявлено не было. Следует отметить важную роль вылизывания головы партнера в аллогруминге, тогда как при автогруминге доля умывания (то есть ухода за шерстью головы) была значительно меньше (10,6%). Зимой в девяти парных ссаживаниях разнополых рысей у самок не отмечено ни одной из форм аллогруминга. Самцы вылизывали самок так же часто, как в летний период, а из отдельных форм преобладало вылизывание головы (44%; $n=9$). В зимний же период отмечено и вылизывание самцами рысей аногенитальной области самок. Его доля в аллогруминге самцов составила 11%.

При длительном содержании разнополых пар зверей в зимне-весенний период достоверных половых различий в частоте демонстраций аллогруминга не отмечено, она была в полтора раза выше у самцов, чем у самок ($4,57 \pm 1,48$, $n=16$ и $2,98 \pm 1,21$, $n=15$), и только у них регистрировали аллогруминг аногенитальной области партнера ($15,4 \pm 10,6\%$; $n=10$). Вместе с тем следует отметить, что вылизывание самцом аногенитальной области самок, было кратковременным и скорее было связано с опознавательными контактами. Зачастую сразу после подобных вылизываний самцы демонстрировали флемен, связанный, по-видимому, с транспортом низколетучих соединений к вомероназальному органу. Для самок такая форма поведения была не характерна. Аллогруминга не отмечали ни разу в парах взрослых незнакомых однополых рысей. Отношения в таких парах строились в основном на поддержании индивидуальной дистанции и агрессивных контактах.

У рысей разного пола и возраста отмечена своеобразная форма поведения — “бодание”. Один из зверей, приблизившись к другому, несколько наклонял голову вперед и толкал головой партнера в голову или плечо. В большинстве случаев уже после 1–2 толчков партнер поворачивался к инициатору контакта и склонял голову. В дальнейшем толчки

наносились лоб в лоб обоими зверями. Как правило, за одну серию отмечали от 1 до 8 боданий, причем сила толчков шла по-нарастающей. В расчетах использовали частоту боданий на 1 час активности, подразумеваемая под этим частоту подобных серий ударов головами. Изредка, при толчке головой самкой своего 1–2 месячного котенка, тот не мог устоять на ногах и падал. Взрослые животные от особенно сильных толчков приседали на задние лапы. Так как в большинстве случаев в контакте активно участвовали два зверя, то в частоте боданий при парных типах содержания не отмечали ни достоверных половых, ни возрастных различий между взрослыми самками и 1–3-месячными котятками.

Однако частота боданий в значительной степени определялась числом присутствующих партнеров, а также их полом и возрастом (Найденко, 1997). При трехчасовых групповых ссаживаниях рысей (самец и две самки) частота боданий отмечена только в 1-й час контактов, а во 2-й и 3-й часы боданий между рысями не регистрировали ни разу. Таким образом, бодания значительно чаще регистрировали у рысей при первых контактах. При ссаживании разнополых пар рысей перед гоном в марте 2002 года частота боданий была максимальной в первые дни ссаживаний.

При часовых парных ссаживаниях рысей летом (самец–самка; $n=36$) была выявлена положительная корреляция между частотой бодания у животных и частотой проявления игрового поведения ($r=+0,595$; $p<0,001$), флемена ($r=+0,446$; $p<0,01$), маркировочного поведения в целом ($r=+0,398$; $p<0,05$) и, в том числе, частотой потираний щечной областью о предметы ($r=+0,507$; $p<0,01$). Однако при аналогичных ссаживаниях в зимний период ($n=16$) положительная корреляция отмечена только в частоте боданий и аллогрумминга ($r=+0,527$; $p<0,05$) и отрицательная — в частоте боданий и назо–назальных контактов ($r=-0,613$; $p<0,05$).

В часовых парных ссаживаниях половых и сезонных различий в частоте боданий зарегистрировано не было. По-видимому, мнение В.С. Андреевской (1964), что подобное поведение у рысей связано с гоном, ошибочно, так как, частота его проявлений не различалась существенно в зимний и летний период. С другой стороны, в зимний период частота боданий у рысей при парных ссаживаниях более чем втрое превосходила таковую при долговременном содержании зверей (Найденко, 1997). Следует также отметить высокие индивидуальные отличия в частоте боданий у самок рысей.

Эта форма поведения достаточно специфична для рысей. В литературе нам не удалось найти ее описания у других кошачьих, при наблюдениях за домашними, европейскими и дальневосточными лесны-

ми котами мы не регистрировали ее ни разу. Некоторые исследователи рассматривают эту форму поведения как видоспецифичную (Голубинцева Т.М., личн. сообщ.).

Таким образом, бодание — это форма поведения, частота демонстраций которой была максимальной в первые минуты взаимодействий между животными. Й.Стехлик (Stehlik, 1980) рассматривает бодание у рысей как элемент приветствия. На наш взгляд, это верно лишь отчасти. Во взаимоотношениях взрослых разнополых животных, а также разновозрастных особей, его можно рассматривать как элемент дружелюбного поведения (бодание положительно скоррелировано с частотой его отдельных форм, часто сопровождается дружелюбной вокализацией). В парах однополых и иногда разнополых взрослых животных этот элемент является своеобразной попыткой оценить силы партнера. При отсутствии демонстрации позы подчинения (подставление аногенитальной области партнеру) со стороны одного из зверей, такой “поединок” часто вел к различным агрессивным взаимодействиям рысей.

В первые часы взаимодействий животных наиболее высокой у рысей была и частота назо-анальных и назо-назальных контактов. У взрослых рысей редко отмечали обнюхивания животными каких-либо других частей тела партнеров. При взаимодействиях особей разного пола самцы рысей обнюхивали аногенитальную область партнеров в 4,8–6,0 раз чаще, чем их морду; самки — в 1,9 раза. При встречах незнакомых особей назо-назальное обнюхивание не было обязательным элементом опознавательных контактов, скорее наоборот — его отмечали достаточно редко. Доля назо-назальных контактов, обязательных при встречах незнакомых домашних кошек (Leyhausen, 1973; Воет, 1977), у европейских рысей меньше, чем полагали ранее (Stehlik, 1983). Стремления к последовательному обнюхиванию загрывка, бока и аногенитальной области партнера, описанного для домашней кошки (Leyhausen, 1973), у рысей не отмечали вовсе. Назо-анальные контакты у самцов и самок рысей регистрировали летом чаще, чем зимой, однако, только у самок сезонные различия были достоверны (соответственно $3,1 \pm 0,8$; $n=18$ и $0,1 \pm 0,1$; $n=8$; по критерию Манна-Уитни $T=48,5$; $p<0,001$). В целом, назо-анальные контакты летом и зимой отмечали достоверно чаще у самцов рысей, чем у самок (Найденко, 1997). Отмечены также значительные индивидуальные различия в частоте назо-анальных контактов.

При ссаживании рысей в группах частота назо-анальных контактов у всех зверей была максимальной в первый час ссаживания. У

СОДЕРЖАНИЕ

Введение	3
Методы содержания рысей в неволе	5
Социальные взаимоотношения взрослых рысей	8
Пространственная организация популяций рысей в природе	19
Размножение рысей	27
Поведенческие признаки гона и особенности подбора пар	31
Половое поведение	39
Размер выводка и соотношение полов	42
Репродуктивное поведение самок при спариваниях с двумя самцами	50
Успех размножения самок при спариваниях с двумя самцами	56
Физическое развитие рысят	61
Некоторые особенности онтогенеза молодняка рысей	76
Специфические драки в раннем онтогенезе рысят	82
Изменения уровня стероидных гормонов в крови рысят в раннем постнатальном онтогенезе	88
Заключение	95
Благодарности	97
Литература	98