

В.С. Громов

ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ У ГРЫЗУНОВ

физиологические, этологические
и эволюционные аспекты



Российская академия наук

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова

Программа фундаментальных исследований Президиума РАН
«Живая природа: современное состояние и проблемы
развития»

В.С. Громов

**ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ У ГРЫЗУНОВ:
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭТОЛОГИЧЕСКИЕ
И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ**



Товарищество научных изданий КМК
Москва 2013

УДК 591.552: 599.323.4

В.С. Громов. Забота о потомстве у грызунов: физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М.: Тов-во научных изданий КМК. 2013. 338 с.

В монографии обобщены результаты многолетних полевых и лабораторных исследований автора, проведенных в 1976–2012 гг. и дополненных литературными данными о поведении более 40 видов грызунов. Рассмотрены физиологические и этологические механизмы формирования и регуляции родительского поведения, а также его связь с пространственно-этологической структурой популяций грызунов и формированием феномена социальности в эволюционном аспекте.

Для широкого круга зоологов, экологов и этологов, а также студентов биологических специальностей.

Табл. 25, рис. 138, библиограф. 924 назв.

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН *В.В. Рожнов*

Рецензенты:
доктор биологических наук *Н.Ю. Феоктистова*
доктор биологических наук *Л.В. Осадчук*

Редактор
доктор биологических наук *О.Ф. Чернова*

На обложке: самка полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*,
с детенышами (фото автора)

*Материалы монографии подготовлены при поддержке Российского
фонда фундаментальных исследований (грант 07-04-00142)*

ISBN 978-5-87317-890-2

© В.С. Громов, 2013.
© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2013.
© Товарищество научных изданий КМК, 2013.

Введение

Поведение животных является предметом пристального изучения зоологов, этологов и других специалистов-биологов уже более двух с половиной веков. Помимо того, что поведение “братьев наших меньших” само по себе – многоплановый и интересный феномен, оно дает пищу для размышлений об эволюционных корнях наших побуждений, поступков и действий. Систематическое изучение поведения животных началось со второй половины XVIII века, когда ведущие ученые-биологи того времени Ж. Бюффон, Р. Реомюр, Э. Кондильяк, Г. Реймарус и другие заложили основы этологии (науки о поведении) в попытках определить, что такое ощущение, инстинкт и разум по отношению к человеку и животным. Маститые ученые прошлого столетия (О. Хейнрот, Н. Тинберген, У. Крейг, К. Лоренц, Ж.-А. Фабр и другие) разработали основные направления классической этологии, которая предполагает выявление связей между поведением и различными событиями и процессами, протекающими вне и внутри организма, которые предшествуют данному поведению, сопровождают его или же следуют за ним. В начале XX века в рамках классической этологии, благодаря работам В.А. Вагнера, П.А. Кропоткина, А.Н. Северцова, Д.Н. Кашкарова, родилось новое направление – зоопсихология. В рамках этого направления развиваются представления о психической и элементарной рассудочной деятельности животных, заложенные в работах Л.С. Выгодского, К.Э. Фабри, Н.Н. Ладыгиной-Котс, Л.В. Крушинского.

В настоящее время этологические и зоопсихологические исследования тесно переплетаются с экологическими, и вслед за работами Б.П. Мантейфеля, это новое направление получило название “экологии поведения животных”. Экологическим аспектам сложных форм поведения, в особенности социального и коммуникативного, посвящены работы ведущих российских ученых в 1960–1980-е годы: И.А. Шилова, Д.В. Радакова, А.Д. Слонима, Е.Н. Панова и других.

Приступая к изучению поведения, исследователи неизбежно прибегают к абстрагированию. Это необходимо, прежде всего, потому, что каждое явление, связанное с поведением, уникально, и без группирования поведенческих явлений на классы или типы было бы трудно делать обобщения и проводить сравнительный анализ. Классификация разных типов поведения производится на основании искусственно выделенных особенностей, характерных более чем для одного явления. Сравнительный подход служит одним из основополагающих методов в этологических исследованиях. Изучение поведения животных осуществляется на разных уровнях: физиологическом, организменном (индивидуальном) и групповом (анализ взаимодействий и взаимоотношений особей).

Выделение различных форм поведения позволяет объединять их на основе общих характеристик и таким образом относить к тем или иным типам поведения. Простое перечисление типов поведения не имеет особой ценности, пока они не будут классифицированы по группам. Классификация ос-

новывается на определенных критериях. На практике успешно применяются три системы классификации, опирающиеся на (1) общности причинных факторов, (2) общности функциональных следствий и (3) общности происхождения (в онтогенезе или филогенезе).

В эколого-поведенческих исследованиях выделяют следующие типы поведения животных: (1) регуляция движений и локомоторная активность, (2) ориентировочно-исследовательская активность, связанная с ориентацией в пространстве и реакциями на различные стимулы внешней среды (визуальные, ольфакторные, и акустические), (3) комфортное поведение: поиск мест для сна и отдыха, очистка тела, перьевого или шерстного покрова от загрязнений и паразитов, (4) пищевое поведение: поиск и добывание корма, воды и других питательных веществ (например, минеральных солей), (5) гнездо-строение: поиск подходящих мест для устройства гнезда или норы, специфические реакции, связанные со строительством гнезда или подготовкой норы, а также поддержанием готового гнезда или норы в надлежащем состоянии, (6) половое поведение: поиск половых партнеров, ухаживание за самками, спаривание, (7) территориальное поведение: патрулирование и охрана участка обитания, (8) маркировочное поведение: различные способы оставления секрета специфических кожных желез, мочи и помета на объектах окружающей среды и партнерах по группе, обновление и перемаркировка запаховых меток, (9) защитно-оборонительное поведение: поиск и подготовка укрытий от хищников, различные способы избегания встречи с ними или защиты при нападении, (10) социальное поведение: активность, направленная на поиск контактов с сородичами или, наоборот, избегание контактов с ними; различные формы и способы общения, (11) родительское поведение, связанное с выкармливанием и воспитанием потомства.

Эта книга посвящена особенностям родительского поведения грызунов. Грызуны (Rodentia) – самый многочисленный отряд млекопитающих: в его составе насчитывается, по разным оценкам, от 1600 до 2300 видов (Соколов, 1977; Mammal species of the world, 2005; Павлинов, 2006). Столь значительный разброс в оценках объясняется разными подходами к выделению видов и подвидов и их критериями. Все представители отряда Rodentia ведут оседлый образ жизни, поэтому им свойствен интенси́вный тип использования пространства, при котором особи или отдельные группировки особей в течение длительного времени эксплуатируют ресурсы относительно ограниченных индивидуальных или групповых участков обитания. Грызуны демонстрируют широкое разнообразие вариантов поведения и социальных отношений: среди них выделяют виды, условно называемые одиночными, виды с агрегациями взрослых разнополых особей, виды, живущие семейными группами, и даже виды, называемые эусоциальными, поскольку имеют некоторые черты социальной организации, характерной для общественных насекомых – муравьев или термитов. Благодаря столь разнообразным особенностям экологии и поведения, грызуны служат удобным объектом для этологических исследований. К сожалению, лишь немногие виды грызунов (примерно 10% их общего числа) изучены в удовлетворительной

степени, если говорить о поведении вообще. Родительское поведение, в той или иной мере, изучено у еще меньшего числа видов. Таким образом, будущим исследователям открыто обширное поле деятельности.

Забота о потомстве у грызунов, как и у всех млекопитающих, имеет исключительно важное значение, во-первых, для успешного выживания детенышей, поскольку у подавляющего большинства видов грызунов они рождаются слепыми, голыми, нуждающимися в родительском тепле и абсолютно не готовыми к самостоятельному существованию, а, во-вторых, 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. У большинства видов грызунов заботу о потомстве проявляют только самки, тогда как самцы либо вообще не принимают никакого участия в воспитании детенышей, либо их вклад очень скромно и ограничивается, например, охраной участка обитания самки, на котором располагается ее нора с детенышами. Лишь у видов, для которых характерен семейно-групповой образ жизни, о детенышах активно заботятся оба родителя, а вместе с ними – нередко и молодые члены группы из более ранних выводков. Забота о потомстве у грызунов проявляется в двух формах – прямой (кормление, обогревание и вылизывание, или чистка детенышей) и косвенной (устройство гнезда и доставка корма в гнездо) (Kleiman, 1977). Соотношение прямой и косвенной заботы о потомстве варьирует у разных видов и тесно связано с их образом жизни.

Цель настоящей монографии – анализ литературных и собственных данных, касающихся различных проявлений прямой и косвенной заботы о потомстве у разных представителей отряда грызунов, а также физиологических и этологических механизмов формирования и регуляции родительского поведения. В основу монографии легли собственные исследования автора, посвященные изучению поведения ряда видов грызунов в природе, в условиях полувольного содержания в обширных вольерах, а также в лабораторных условиях (Gromov, 2005; Gromov et al., 2006; Громов, 2007, 2008, 2009а, б, 2010). Следует отметить, что, в силу скрытного образа жизни, родительское поведение грызунов в природе изучать очень сложно и во многих случаях практически невозможно. Наблюдения в лабораторных условиях также связаны с определенными трудностями, поскольку в неволе и при остром дефиците жизненного пространства представители разных видов ведут себя по-разному, поэтому возникают сложности с интерпретацией полученных данных, особенно если условия содержания зверьков и наблюдений за ними также различаются. Этим во многом объясняются несоответствия в выводах, сделанных разными авторами, изучавшими поведение представителей одного и того же вида в разных условиях. Во избежание этого, автором настоящего исследования использована унифицированная методика содержания и регистрации наблюдений, позволяющая корректно интерпретировать различия в родительском поведении разных видов.

Часть 1

Функциональные и физиологические аспекты родительского поведения грызунов

Забота о потомстве в наиболее общем виде определяется как родительский вклад, обеспечивающий благополучное выживание детенышей (Trivers, 1972; Wittenberger, Tilson, 1980). Физиологические процессы, связанные с активацией и регуляцией родительского поведения плацентарных млекопитающих, в том числе грызунов, находятся в фокусе внимания физиологов и этологов уже на протяжении многих десятилетий. Различным аспектам родительского поведения млекопитающих посвящены многочисленные экспериментальные исследования, публикации и монографии, но подавляющее большинство из них имеет отношение только к грызунам. Это объясняется, прежде всего, тем, что грызуны, служащие привычным и очень удобным объектом лабораторных исследований, демонстрируют широкий спектр форм социальной организации, и для них характерен целый ряд разнообразных и специфических форм поведения, связанных с заботой о потомстве. К тому же родительское поведение грызунов очень изменчиво и пластично, и это дает возможность проводить сравнительные экспериментальные исследования, полезные не только в чисто научном, но и прикладном отношении.

Обстоятельный анализ материнского поведения млекопитающих, в особенности лабораторных крыс и мышей, с подробным описанием гормональных и нейрофизиологических механизмов его стимуляции и регуляции, изложен в недавно опубликованной книге Е.П. Крученковой (2009), поэтому, во избежание повторения, в этой части настоящей монографии приведен лишь краткий обзор различных форм материнского поведения грызунов и нейрофизиологических механизмов его формирования, стимуляции и регуляции. Отдельно рассмотрены функциональные и физиологические аспекты отцовского поведения грызунов.

1.1. Функциональные аспекты родительского поведения

Как уже отмечено во Введении, детеныши большинства видов грызунов рождаются голыми, слепыми и неспособными поддерживать постоянную температуру тела. Поэтому в раннем возрасте они не могут обходиться без постоянной опеки родителей, которые обеспечивают их надежным укрытием и полноценной пищей, согревают, следят за чистотой их тела и защищают от врагов, а также незнакомых сородичей, которые нередко уничтожают чужие выводки. У грызунов различают прямую заботу о потомстве, связанную с кормлением, обогреванием и вылизыванием детенышей, и косвенную – сооружение гнезда и подходов к нему, доставку гнездового материала и корма, поддержание гнезда в надлежащем состоянии, охрану гнездовых участков с целью защиты детенышей от хищников и соплеменников

(Kleiman, 1977). Соотношение прямой и косвенной заботы о потомстве варьирует у разных видов в зависимости от особенностей их экологии и социальной организации.

1.1.1. Материнское поведение

Репродуктивная биология грызунов, как и всех других плацентарных млекопитающих, характеризуется тем, что у подавляющего большинства видов (свыше 90%, Kleiman, Malcolm, 1981) о потомстве заботятся только самки, которые обеспечивают детенышей в раннем возрасте единственно доступной и самой необходимой им пищей – молоком, вырабатываемым молочными железами, а также надежным убежищем (чаще всего, норой), гарантирующим тепло и защиту от хищников. Материнское поведение четко синхронизировано с родами и лактацией, и эта синхронизация, обусловленная тонкой настройкой физиологических механизмов, гарантирует своевременное удовлетворение всех потребностей детенышей. Сложный комплекс материнского поведения включает в себя соответствующую подготовку к появлению потомства (заблаговременный поиск и устройство подходящего убежища или норы с сухой подстилкой из травяной ветоши, соломы или другого растительного материала, с помощью которого строится гнездо), адекватное реагирование на присутствие новорожденных (кормление молоком, “насиживание” или скупивание с детенышами для их обогрева, вылизывание, перетаскивание в безопасное место), а также защиту выводка от сородичей (материнская агрессия).

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, “насиживания” и вылизывания детенышей (Grota, Alder, 1974). У мышевидных и других мелких грызунов кормящие самки для облегчения доступа детенышей к соскам, расположенным на груди и брюшной стороне тела, принимают специфическую позу, называемую кифозом (Stern, Johnson, 1990). В этой позе, называемой также позой “насиживания”, самка может находиться длительное время, прикрывая собой детенышей, располагающихся под ее животом. Близость материнского живота, нависающего над новорожденными, вызывает у них сосательный рефлекс (Stern, Johnson, 1990; Eilam et al., 1999). Позднее такая стимуляция перестает быть необходимой, и детеныши легко находят соски вне зависимости от позы матери (Stern, 1996; Eilam et al., 1999). В свою очередь, соматосенсорная (тактильная) стимуляция поверхности живота и сосков самки детенышами побуждает ее принять соответствующее положение и приступить к кормлению своих отпрысков молоком (Terkel et al., 1979; Numan et al., 1990).

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, 1973; Stern, 1997). Однако, помимо этого,

на проявление материнской заботы оказывают влияние и другие факторы, связанные с внешней средой и социальным окружением, в том числе распределение и обилие кормовых ресурсов, масса тела самок, их социальный ранг (Morris, 1998; Lambin, Yoccoz, 2001; Lonstein, De Vries, 2001; Parker, Lee, 2001; Jonsson et al., 2002a, b).

Вылизывание детенышей как одна из форм груминга или чистки (McGuire, Novak, 1984; Solomon, 1993) – также характерная черта материнского поведения, ярко выраженная практически у всех видов млекопитающих, в том числе и грызунов. Вылизывание новорожденных способствует их освобождению от амниотических оболочек и стимулирует кровообращение в периферических сосудах, что, в свою очередь, улучшает терморегуляцию (Ewer, 1968; Eilam, Smotherman, 1998). Материнский груминг повышает активность новорожденных детенышей и вызывает у них сосательный рефлекс (Alexander, Williams, 1964; Rheingold, 1963). Вылизывание анальной области и гениталий приводит к рефлекторному освобождению кишечника и мочевого пузыря от содержимого (Rosenblatt, Lehrman, 1963; Ewer, 1968), а также к активизации выделения мочи в почках (Capek, Jelinek, 1956). Важно и то, что материнский массаж гениталий способствует формированию нормального полового поведения у молодых самцов (Moore, 1984). К этому остается добавить, что, массируя живот и анальную область языком, самка поглощает все выделения детеныша и, тем самым, поддерживает его тело, а также и гнездо в относительной чистоте. Это крайне важно не только ради гигиены, но и потому, что отсутствие экскрементов в гнезде затрудняет его обнаружение хищниками, ориентирующимися в поисках своей жертвы, помимо прочего, на запахи мочи и помета.

Массаж анальной области и гениталий полезен не только детенышам, но и самой самке. Вскармливая детенышей молоком, самка обеспечивает их необходимыми питательными веществами, солями, микроэлементами и водой (Jenness, 1974). Вылизывая детенышей и поглощая их выделения, самка в определенной степени восполняет собственные потери влаги и солей в период лактации (Friedman, Bruno, 1976; Friedman et al., 1981; Gubernick, Alberts, 1983). Наиболее часто и интенсивно самки вылизывают детенышей в первые дни после рождения, а к концу периода молочного вскармливания частота материнского груминга заметно снижается. Однако у ряда видов грызунов груминг отмечается во взаимодействиях матери не только с новорожденными, но и подросшими детенышами, которые справляются с гигиенической чисткой своего тела самостоятельно. В этом случае груминг выполняет другую, социальную функцию: он способствует укреплению социальных связей между матерью и потомством.

Другая важная форма материнской заботы заключается в том, что самка периодически затаскивает в гнездо детенышей, которые по тем или иным причинам оказываются снаружи (*pup retrieval*). В первые дни после родов такое нередко случается, если самка выходит из гнезда с детенышами, присосавшимися к ее соскам. Те через некоторое время отцепляются от сосков и, оказавшись вне гнезда, подвергаются опасности быть обнаруженными

хищниками либо своими же сородичами, которые могут их умертвить. Чтобы этого не произошло, самка своевременно переносит детенышей в гнездо, прихватывая резцами за кожу в области шеи или спины, либо на животе. У многих грызунов детеныши в возрасте 10-12 дней становятся значительно более подвижными, переходят на твердые корма и нередко покидают гнездо в поисках пищи. В этом случае самка, обнаружив детенышей вне гнезда, также старается затащить их обратно, перенося в зубах. Подобная родительская опека прекращается только с окончанием периода молочного вскармливания, когда детеныши у большинства видов грызунов становятся вполне самостоятельными и готовятся оставить материнское убежище навсегда.

У многих видов грызунов детеныши первые 10-12 дней, скучившись, постоянно находятся в гнезде, и в этот период необходимость их индивидуального опознавания матерью отсутствует. У ряда видов, живущих сложными семейными группами, самкам необходимо отличать свой выводок от других. Этому способствует пахучие вещества, содержащиеся в моче и секрете специфических кожных желез, а у некоторых видов грызунов – и акустические сигналы, подаваемые детенышами.

Однако какими бы заметными или существенными ни были межвидовые различия в поведении самок по отношению к своим отпрыскам, адаптивный смысл материнской заботы остается одним: обеспечить потомству наиболее благоприятные условия для выживания и нормального физического и психофизиологического развития.

1.1.2. Отцовское поведение

У большинства видов грызунов парные связи очень слабые, неустойчивые, и самцы, живущие обособленно, образуют альянсы с самками только на короткий срок (фактически, на период спаривания). Соответственно, они не принимают никакого участия в воспитании потомства. При такой стратегии поведения особи этого пола добиваются максимального репродуктивного успеха, спариваясь с наибольшим (по возможности) числом самок, и наиболее преуспевающие в этом передают свои гены относительно многочисленному потомству (Trivers, 1972).

Наблюдения показывают, что самцы многих видов грызунов избегают либо убивают чужих детенышей, а нередко и своих отпрысков в отсутствие матери. Инфантицид подавляется благодаря социальным факторам, связанным со спариванием и другими взаимодействиями с самками (vom Saal, Howard, 1982; Brooks, Schwarzkopf, 1983; vom Saal, 1985; Elwood, 1985; Elwood, Ostermeyer, 1986). Лишь у немногих видов, для которых характерен семейно-групповой образ жизни, самцы живут постоянно с одной, реже – двумя-тремя самками, и проявляют заботу о детенышах.

Под отцовским поведением подразумеваются любые действия, связанные с пассивным присутствием или активным участием самцов, способствующим повышению индивидуальной приспособленности потомства (Kleiman, Malcolm, 1981). Полагают, что воспитание детенышей с участием

самцов становится оправданным только в том случае, если отцовская опека обеспечивает успешное выживание молодняка (Gubernick, Teferi, 2000) либо выкармливание большего числа детенышей в выводках (Woodroffe, Vincent, 1994). Считается, что затраты времени и энергии со стороны самцов на помощь самкам, выхаживающим детенышей, должны определенным образом компенсироваться и, в конечном итоге, быть выгодными для особей этого пола (Woodroffe, Vincent, 1994).

Существует мнение, что формированию прочных парных связей и, как следствие, проявлению отцовской заботы о потомстве способствует низкая плотность населения, при которой энергетические затраты на поиск рецептивных самок существенно возрастают (Maynard-Smith, 1977; Carter, Getz, 1993; Getz, Carter, 1996). Многие исследователи рассматривают отцовское поведение у грызунов как эволюционный компромисс (trade-off), обеспечивающий улучшение условий выживания относительно немногочисленного потомства за счет ограничения возможности свободного спаривания самцов с наибольшим числом самок и, соответственно, более широкого распространения своих генов в популяции (Trivers, 1972; Werren et al., 1980; Dewsbury, 1985).

Отцовское поведение наиболее характерно для видов с семейно-групповым образом жизни, поэтому можно было бы ожидать, что самец в семейной группе, спариваясь с одной самкой (у видов с моногамными парами) или двумя-тремя самками (у видов со сложными семьями), воспитывает свое прямое потомство, обеспечивая закрепление и распространение в популяции генотипа “заботливого отца”. Однако, как показывают исследования, самки нередко спариваются “на стороне”, и самцы, наряду с собственными детенышами, воспитывают чужих. Следовательно, отбор генотипов в популяциях видов с семейно-групповым образом жизни происходит иначе и не вписывается в простую схему передачи генов по наследству.

Проявляя активную заботу о потомстве, самцы некоторых видов грызунов демонстрируют весь репертуар родительского поведения, свойственного самкам, за исключением, конечно, кормления детенышей молоком. Прямая забота о потомстве выражается в том, что самец затаскивает выползающих детенышей в гнездо (*pup retrieval*), “насиживает”, согревая теплом своего тела, и вылизывает (Elwood, 1975, 1979; McGuire, Novak, 1984; Wang, Insel, 1996). Косвенная забота о потомстве у самцов проявляется в деятельности, связанной с обустройством гнезда, а также защитой детенышей от хищников или же своих соплеменников (Barash, 1975; Mallory, Brooks, 1978). У видов с семейно-групповым образом жизни и отсрочкой расселения молодняка отцовская опека проявляется в играх с подрастающими детенышами и их обучении, что также важно для формирования нормального (адекватного) социального поведения у молодых особей и успешного встраивания их в структуру семейной группы.

На родительское поведение самцов оказывают влияние многие факторы, в том числе экологические условия существования вида, система спаривания, социальный и сексуальный опыт, стимуляция со стороны самки и дете-

нышей, гормональный статус (Brown, 1993). В неволе особое значение приобретают условия содержания, присутствие самки и других особей своего вида, а также возраст детенышей. Например, самцы лабораторных крыс, *Rattus norvegicus*, в экспериментальных ситуациях активнее демонстрировали родительское поведение по отношению не к новорожденным детенышам, а к молодым особям старшего возраста (Dewsbury, 1985). У самцов монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, реакцию обнюхивания новорожденных, а также активность, связанную с обустройством гнезда, провоцируют издаваемые детенышами ультразвуки (Elwood, 1979). Типичный для самцов многих видов инфантицид подавляется в присутствии самки (Lonstein, De Vries, 2000a, b).

У ряда видов присутствие самца в гнезде с детенышами существенно отражается на поведении самки, которая меньше времени проводит в гнезде и уделяет меньше внимания своему потомству (Calhoun, 1962; Elwood, Broom, 1978), но у многих других видов постоянное присутствие самца никак не влияет на проявление материнского поведения (Wang, Novak, 1992; Shilton, Brooks, 1989; König, Markl, 1987). Показано также, что отцовская забота обеспечивает более высокие темпы развития детенышей у прерийной полевки, *Microtus ochrogaster* (Wang, Novak, 1992, 1994), пенсильванской полевки, *M. pennsylvanicus* (Storey, Snow, 1987), монгольской песчанки, *M. unguiculatus* (Gerling, Yahr, 1979), калифорнийского хомячка, *Peromyscus californicus* (Dudley, 1974; Gubernick et al., 1993a), однако это подтверждается не во всех случаях, и у других видов не обнаруживается (Elwood, Broom, 1978; Priestnall, Young, 1978; Wuensch 1985; Shilton, Brooks, 1989). Выявлен еще один эффект присутствия взрослого самца на ранних стадиях постнатального развития детенышей: у молодых самцов домовый мыши, *Mus musculus*, это способствует росту агрессивности в зрелом возрасте, что, по видимому, вполне адаптивно для данного вида (Wuensch, Cooper, 1981).

Таким образом, заботу о потомстве у самцов грызунов следует рассматривать как комплексный феномен, представленный совокупностью разнообразных поведенческих реакций со сложной системой корреляционных связей (Elwood, 1979). Наиболее полно отцовское поведение проявляется у видов, характеризующихся семейно-групповым образом жизни (*Microtus socialis*, *M. ochrogaster*, *M. pinetorum*, *M. unguiculatus*, *Lasiopodomys brandti*, *L. mandarinus* и др.).

Следует отметить, что в полевых условиях очень непросто оценить степень участия самцов в воспитании потомства. Это касается, прежде всего, видов, активных в ночное время или населяющих биотопы с зарослями густой растительности, где они недоступны наблюдателю. Единственный выход из этой ситуации – наблюдения в лабораторных условиях. Однако поведение грызунов в неволе может существенно меняться, и, как показывает ряд исследований, самцы некоторых видов демонстрируют активную заботу о потомстве при совместном содержании с самками в небольших лабораторных клетках, хотя в природе ничего подобного не происходит (McCarty, Southwick, 1977; Hartung, Dewsbury, 1979; Xia, Millar, 1988). В связи с этим

к результатам лабораторных наблюдений и экспериментов следует относиться критически, если они не подкреплены данными полевых исследований.

1.2. Гормональные и нейрофизиологические механизмы материнского поведения

Основа исследований, нацеленных на изучение гормональных и нейрофизиологических механизмов материнского поведения грызунов, заложена еще в 30-е годы прошлого столетия, когда рабочими объектами служили лабораторные крысы, *R. norvegicus* и домовые мыши, *M. musculus*, *M. domesticus* (Beach, 1937; Koller, 1955; Beach, Jaynes, 1956; Fisher, 1956; Beach, Wilson, 1963; Rosenblatt, Lehrman, 1963). Позднее этот список дополнили другие виды грызунов, которых ныне используют в качестве лабораторных объектов наравне с мышами и крысами – монгольская песчанка, *M. unguiculatus*, сирийский хомяк, *Mesocricetus auratus*, пенсильванская полевка, *M. pennsylvanicus*, прерийная полевка, *M. ochrogaster*, и ряд других видов (Dieterlen, 1959, 1962; Elwood, 1975; Sachser, Hendrichs, 1982; Insel, Shapiro, 1992; Lonstein et al., 2002). Наиболее распространенная экспериментальная модель изучения материнского поведения грызунов – предъявление самкам собственных (или чужих) детенышей в специально оборудованных клетках с гнездовой камерой: в этой ситуации заботливые матери достаточно быстро затаскивают детенышей в гнездо (*pup retrieval*), а незаботливые – либо игнорируют, либо убивают. Различия в реакции самок служат оценкой материнского поведения. В подавляющем большинстве описанных ниже лабораторных исследований использована именно эта модель.

1.2.1. Изменения в эндокринной системе, связанные с беременностью и родами

На поздних стадиях беременности и в течение родов ряд гормонов оказывает прямое воздействие на определенные центры головного мозга, стимулируя материнское поведение. К таковым, в первую очередь, относятся стероидные гормоны – эстрадиол и прогестерон, которые вырабатываются в яичниках и плаценте, а оттуда поступают в кровь, а также нейропептидные гормоны – пролактин, окситоцин и вазопрессин, являющиеся продуктом секреции гипоталамуса и нейрогипофиза (Rosenblatt et al., 1988; Bridges, 1990; Rosenblatt, 1990; Insel, 1990a, b; Peterson 1991; McCarthy et al., 1994; Numan, Numan, 1994; Pedersen et al., 1994; Bridges, Freemark, 1995). Изменения в уровне секреции стероидных и нейропептидных гормонов на протяжении беременности у самок лабораторных крыс графически отображены на рис. 1.2.1.1.

Концентрация прогестерона в плазме крови у самок крыс высока на протяжении почти всей беременности и резко снижается незадолго до родов, тогда как содержание эстрадиола остается низким в течение первой полови-

ны беременности, а затем резко повышается и остается на максимальном уровне до наступления родов (рис. 1.2.1.1, А).

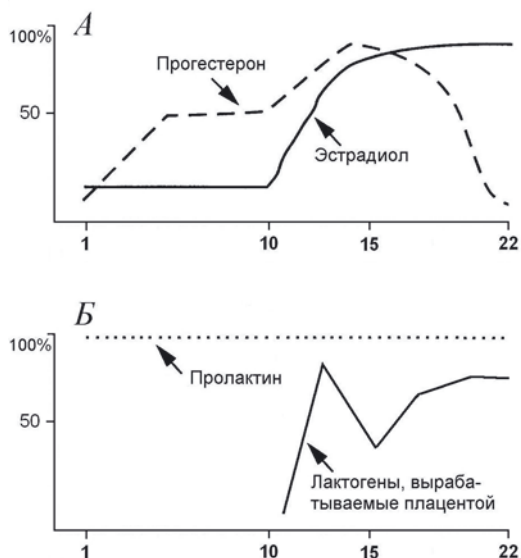


Рис. 1.2.1.1. Изменения в уровне секреции эстрадиола и прогестерона (А), а также пролактина и лактогенов, вырабатываемых плацентой (Б), на протяжении 22-дневной беременности самок лабораторных крыс. Вертикальная шкала – уровень секреции в % от максимального; по горизонтали – дни беременности (по: Bridges, 1996 и Grattan, 2001, с изменениями).

У самок сирийского хомяка (Baranczuk, Greenwald, 1974) и домашней мыши (Soares, Talamantes, 1982) концентрация и прогестерона, и эстрадиола в плазме крови возрастает на протяжении всей беременности и достигает максимума перед родами, а через 4 часа после рождения детенышей снижается до базовых значений. Таким образом, у разных видов грызунов обнаруживаются различия в динамике секреции стероидных гормонов на протяжении беременности и во время родов.

Помимо увеличения секреции стероидных и нейропептидных гормонов, в предродовой период повышается активность гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы и, соответственно, увеличивается секреция глюкокортикоидов (Mastorakos, Pias, 2003). У самок лабораторных крыс, к примеру, перед наступлением родов в плазме крови повышается содержание кортикостерона и кортизола (Neumann, 2001). Существенные изменения в период беременности и во время родов происходят благодаря повышению уровня секреции бета-эндорфина и некоторых медиаторов, в первую очередь, дофамина, норадреналина, глутаминовой и гамма-аминомасляной кислоты, которые также обеспечивают активацию материнского поведения (Rosenberg et al., 1976; Caldwell et al., 1987; Bridges, 1990; Insel, 1990a, b; Young et al., 1997; Stafisso-Sandoz et al., 1998; Byrnes et al., 2002; Lonstein et

al., 2003; Olazábal et al., 2004; Numan et al. 2005a; Arrati et al., 2006; Numan, Stolzenberg, 2009).

Окситоцин – гормон белковой природы, в составе которого насчитывается 9 аминокислот. Он вырабатывается нервными клетками супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса и нейрогипофизом. Окситоцин вызывает сокращение матки во время родов и миоэпителиальных клеток молочных ходов в млечных железах, что приводит к выделению молока. Концентрация этого гормона в плазме крови резко возрастает на последней фазе родов перед самым изгнанием плода (Blanks, Thornton, 2003, цит. по Numan et al., 2006). Содержание окситоцина увеличивается и в определенных центрах головного мозга, особенно в средней преоптической области гипоталамуса (*medial preoptic area*) и других его ядрах, а также в обонятельных луковицах и латеральной перегородке (*lateral septum*) (Landgraf et al., 1991; Neumann et al., 1993a, b). Повышение секреции окситоцина сопровождается увеличением чувствительности к этому гормону соответствующих рецепторов в определенных структурах центральной нервной системы (Broad et al., 1999). На увеличение чувствительности рецепторов положительно влияет высокая концентрация стероидных гормонов, в особенности эстрадиола, во второй половине беременности (Terenzi et al., 1999). Таким образом, во время родов происходит синхронизация синтеза и высвобождения окситоцина в различных отделах головного мозга с последующим возрастанием активности этих отделов благодаря увеличению числа рецепторов, чувствительных к окситоцину (Neumann et al., 1994).

Пролактин – гормон, также имеющий белковую основу, но составлен из 198 аминокислотных остатков. Он вырабатывается передней долей гипофиза, а также плацентой (так называемые плацентные лактогены). Этот гормон оказывает влияние на многие физиологические процессы, в том числе регулирует развитие молочных желез, выделение молока, реактивность иммунной системы, эффективность осморегуляции, вызывает определенные поведенческие реакции (Ben-Jonathan et al., 2002). Секреция пролактина контролируется стероидными гормонами (Tate-Ostroff, Bridges, 1987). У самок лабораторных крыс уровень секреции пролактина на протяжении второй половины беременности снижается до минимума, тогда как содержание в плазме крови лактогенов, вырабатываемых плацентой, напротив, увеличивается (рис. 1.2.1.1, Б). Сходная динамика секреции пролактина отмечается и у самок домового мыши. У самок переднеазиатского хомяка наиболее высокий уровень секреции пролактина приурочен к началу беременности, а перед родами и на протяжении всего периода лактации секреция этого гормона поддерживается на среднем уровне (Bast, Greenwald, 1974). После родов необходимый уровень секреции пролактина обеспечивается стимуляцией молочных желез и поверхности живота самки детенышами (Bridges, Goldman, 1975a; Stern, 1977; Champagne et al., 2001). Другие исследователи (Jakubowski, Terkel, 1986), однако, полагают, что стимуляция сосков не играет заметной роли. Существует даже мнение, что высокое содержание

пролактина в плазме крови никак не связано с активацией материнского поведения (Bridges et al., 1974).

Вазопрессин – гормон, состоящий из 9 аминокислот, вырабатывается нервными клетками супраоптического и паравентрикулярного ядер гипоталамуса, а также ядрами ложа терминальной пластинки (*ventral bed nucleus of stria terminalis*), средней области миндалины (*medial amygdala*) и нейрогипофизом (de Vries, Miller, 1998) во время беременности и в период лактации. Вазопрессин действует на специфические рецепторы средней преоптической области гипоталамуса и, наряду с другими гормонами, также обеспечивает своевременную активацию церебральных структур, ответственных за стимуляцию материнского поведения (Neumann et al., 1993a, b; Pedersen et al., 1994).

Во время родов в головном мозге изменяется содержание и других пептидных гормонов. Так, концентрация бета-эндорфина увеличивается на протяжении беременности, а при родах резко снижается, особенно в средней преоптической области гипоталамуса (Bridges, Ronsheim, 1987). В этом же отделе головного мозга во время беременности отмечен рост числа рецепторов, чувствительных к μ -опиатам (Bridges, Hammer, 1992; Hammer et al., 1992).

С родами связаны общая активация норадренэргической системы и мощный выброс всех основных медиаторов, особенно в гипоталамусе, гиппокампе и коре головного мозга (Fajardo et al., 1994, цит. по Numan et al., 2006; Numan, Stolzenberg, 2009). Выброс норадреналина во время родов зарегистрирован в тех же центрах головного мозга, где возрастает концентрация окситоцина. Это свидетельствует о том, что за стимуляцию материнского поведения ответственны оба гормона (Numan et al., 2006).

Таким образом, на поздних стадиях беременности в плазме крови самок постепенно увеличивается концентрация эстрадиола, пролактина, кортизола и бета-эндорфина, а во время родов активируются норадренэргическая и окситоцинэргическая системы. Те же процессы происходят и в головном мозге. Одновременная активация различных и напрямую не связанных между собой структур центральной нервной системы свидетельствует о том, что материнское поведение находится под контролем сложного комплекса гормональных и нейрофизиологических механизмов.

1.2.2. Гормональная стимуляция материнского поведения

Выше уже было отмечено, что самки, не имеющие сексуального или материнского опыта, нередко убивают чужих детенышей. Побуждение к инфантициду подавляется стероидными гормонами и нейропептидами, секреция которых, существенно возрастающая в период беременности и во время родов, стимулирует у самок заботу о новорожденных (Terkel, Rosenblatt, 1968, 1972; Moltz et al., 1969; Bridges, 1975; Rosenblatt, Siegel, 1975; Bridges et al., 1978; Peters, Kristal, 1983; Mayer, Rosenblatt, 1984; McCarthy, 1990a).

В табл. 1.2.2.1 приведены обобщенные данные ряда экспериментальных исследований о влиянии гормонов на различные проявления материнского поведения у лабораторных грызунов.

Таблица 1.2.2.1

Влияние различных гормонов на материнское поведение лабораторных грызунов (по: Rosenblatt, 2002)

Грызуны	Прогестерон и эстрадиол	Кортизол	Пролактин	Окситоцин
Серая крыса	Регуляция всего комплекса материнского поведения; материнская агрессия	Вылизывание детенышей, длительность периодов нахождения в гнезде	Регуляция всего комплекса материнского поведения	Регуляция всего комплекса материнского поведения
Домовая мышь	Материнская агрессия и поведение, связанное с обустройством гнезда	Функция не определена	Затаскивание детенышей в гнездо и сучивание с ними	Подавление инфантицида

Эстрадиол и прогестерон. Эксперименты с лабораторными крысами показывают, что инъекции эстрадиол-бензоата самкам, не имевшим сексуального опыта, стимулируют у них материнскую заботу уже через 1-2 дня после предьявления детенышей, тогда как без гормональных инъекций первые признаки материнского поведения отмечаются на 3-4 дня позже (Siegel, Rosenblatt, 1975; Stern, McDonald, 1989). Эффект эстрогена (эстрадиол-бензоата) блокируется инъекциями прогестерона (Siegel, Rosenblatt, 1978; Doerg et al., 1981). Результаты этих экспериментов указывают на существенную роль эстрадиола в стимуляции материнского поведения. Прогестерон же выполняет двойственную функцию: длительная секреция этого гормона обеспечивает физиологическую адаптацию организма самки к высокому уровню секреции эстрадиола в конце беременности и во время родов, а снижение секреции прогестерона незадолго до родов способствует своевременной активации материнского поведения (Numan, 1978; Numan et al., 2006). У самок домовых мышей поведение, связанное с подготовкой гнезда, также стимулируется высоким уровнем секреции прогестерона и пониженной секрецией эстрадиола (Lisk, 1971).

Самки переднеазиатского хомяка начинают строить гнездо в середине беременности на фоне увеличения секреции обоих гормонов (Swanson, Campbell, 1979). Другая особенность физиологии размножения этого вида заключается в том, что стероидные гормоны не имеют отношения к регуляции прямой материнской заботы, и уровень секреции эстрадиола и прогес-

терона падает до минимальных значений в течение последних дней беременности (Siegel, Rosenblatt, 1980).

Таким образом, роль стероидных гормонов в регуляции материнского поведения оказывается различной у разных видов грызунов. Кроме того, секреции одних лишь стероидных гормонов недостаточно для полноценного проявления материнской заботы (LeRoy, Krehbiel, 1978).

Глюкокортикоиды. При родах содержание кортикостерона и кортизола в плазме крови существенно возрастает, однако, каково влияние этих гормонов на материнское поведение в первые дни после родов, долгое время оставалось непонятным. Удаление надпочечников (основного источника глюкокортикоидов) у самок лабораторных крыс в одних случаях стимулировало заботу о потомстве, а в других, наоборот, подавляло (Thoman, Levine, 1970; Hennessy et al., 1977). Лишь в последние годы удалось установить, что кортикостерон действует как модулирующий фактор в отношении некоторых форм материнского поведения, и, в частности, влияет на интенсивность вылизывания детенышей, а также на длительность периодов нахождения самки в гнезде (Rees et al., 2004).

Пролактин. Эксперименты с девственными самками лабораторных крыс с удаленным гипофизом свидетельствуют, что инъекции стероидных гормонов не вызывают у них никакой реакции по отношению к детенышам. Однако если тем же самкам вводили пролактин, они демонстрировали материнское поведение точно так же, как и интактные особи (Bridges et al., 1985). В другой серии экспериментов (Bridges, Ronsheim, 1990) наблюдали за нерожавшими самками лабораторных крыс с удаленными яичниками, которым перед инъекциями эстрадиола вводили бромокриптин (ингибитор эндогенного пролактина). В результате отмечалась задержка (на 4-5 дней) в демонстрации таких форм материнского поведения, как “насиживание” детенышей и затаскивание их в гнездо. Экспериментальные исследования свидетельствуют, что пролактин из кровяного русла попадает в мозг, минуя гематоэнцефалический барьер, и воздействует, в первую очередь, на рецепторы средней преоптической области гипоталамуса, побуждая самок проявлять заботу о детенышах. У кормящих самок секреция пролактина увеличивается также в ответ на стимулы, получаемые ими от детенышей (Tate-Ostroff, Bridges, 1987).

Окситоцин. Стимулирующее влияние этого гормона на материнское поведение в послеродовой период остается пока под вопросом. Полагают, что у самок лабораторных крыс окситоцин играет важную роль в формировании материнского поведения, подавляя аверсивную реакцию (избегание новорожденных). Однако самки домашних мышей с нуль-мутацией гена, ответственного за секрецию окситоцина, способны полноценно заботиться о потомстве (Insel et al., 2001). Эти межвидовые различия обусловлены, по видимому, особенностями нейроанатомии и, в частности, распределением рецепторов, чувствительных к окситоцину. Подобная дифференциация, имеющая, возможно, генетическую основу, обнаруживается у видов с по-

лярными репродуктивными стратегиями, о которых подробнее будет сказано во второй и третьей частях этой книги.

После родов проявление материнского поведения практически не зависит от гормонального статуса (во всяком случае, от уровня секреции половых стероидов) (Rosenblatt, Siegel, 1983; Orpen et al., 1987; Fleming et al., 1999). Более того, после выкармливания первого выводка самки способны заботиться о последующих выводках без предварительной гормональной стимуляции (Bridges, 1978). Полноценная материнская реакция на новорожденных формируется у них в течение 48 часов. Основную роль в становлении материнского поведения играет тактильная стимуляция поверхности живота самки детенышами, постоянно находящимися рядом с ней (Stern, 1977; Orpen, Fleming, 1987), тогда как запах различных экскретов новорожденных не играет заметной роли (Jakubowski, Terkel, 1986). У самок домашней мыши поведение, связанное с гнездостроением, во время беременности, как уже отмечено выше, стимулируется секрецией прогестерона (Koller, 1955; Lisk, 1971), а после родов – присутствием детенышей и, особенно, их ультразвуковыми сигналами (Noirot, 1972, 1974). По мере подрастания молодняка активность самок, связанная с поддержанием гнезда в надлежащем состоянии, постепенно затормаживается. Исключение составляют виды с послеродовым эструсом и следующим за ним спариванием: ко времени завершения выкармливания первого выводка у самок, находящихся на поздних стадиях очередной беременности, вновь повышается активность, связанная с обустройством гнезда.

Несмотря на то, что гормоны играют существенную роль в стимуляции и регуляции материнского поведения, экспериментальные исследования свидетельствуют, что самки лабораторных крыс с удаленными яичниками или гипофизом способны заботиться о детенышах в не меньшей степени, чем интактные особи, если они находятся в непосредственном контакте с детенышами длительное время – не менее 10 дней (Rosenblatt, 1967; Moltz et al., 1970; Terkel, Rosenblatt, 1971). Результаты этих экспериментов позволяют сделать вывод, что, по крайней мере, у лабораторных крыс, существуют некие базовые механизмы стимуляции материнского поведения, не имеющие отношения к гормонам (Fleming, Rosenblatt, 1974). Природа этих механизмов пока не вполне понятна, но, вероятно всего, они связаны с активизацией определенных структур центральной нервной системы под влиянием стимулов, источником которых являются детеныши.

1.2.3. Гормональная регуляция материнской агрессии

Кормящие самки многих видов млекопитающих, в том числе грызунов, агрессивны по отношению к своим сородичам. Такое поведение вполне адаптивно, поскольку взрослые особи нередко убивают чужих детенышей, поэтому новорожденное потомство нуждается в защите матери. Агрессивность самок – известный феномен, хорошо изученный у лабораторных мышей и крыс, а также ряда других видов грызунов (Gandelman, Davis, 1973;

Wolff, 1985; Mayer et al., 1987; Palanza, Parmigiani, 1994; Albertand, Walsh, 1995; Vella et al., 2005). Наиболее типичная экспериментальная ситуация для изучения материнской агрессии – подсаживание “чужака” (самца или самки своего вида) в клетку к кормящей самке, при этом детенышей либо оставляют с матерью, либо временно отсаживают. Для количественной оценки материнской агрессии используют такие показатели, как латентный период первой атаки, общее число и продолжительность атак, число угрожающих поз самки и защитных поз “чужака”.

Самки лабораторных крыс становятся агрессивными на последней неделе беременности, и их агрессивность постепенно снижается лишь через две недели после родов (Svare, 1981; Mayer, Rosenblatt, 1984; Flanelly, Flanelly, 1987; Consiglio, Bridges, 2009). Это обстоятельство позволяет утверждать, что агрессивность самок контролируется гормонами, продуцируемыми в период беременности и во время родов (Mayer et al., 1987). Экспериментальные исследования подтверждают это предположение. Так, у самок с удаленными на 16-й день беременности яичниками и маткой отмечали агрессивную реакцию на подсаживаемых самцов после инъекций эстрадиолбензоата (Mayer, Rosenblatt, 1987). Эстрадиол стимулирует агрессивную реакцию на самцов и у самок, не имеющих сексуального опыта (Mayer et al., 1990a, b). Прогестерон также повышает агрессивность самок, но лишь после длительного применения либо в комбинации с эстрадиолом (Hansen, Ferreira, 1986; Mayer et al., 1990a). У кормящих самок серой крысы и переднеазиатского хомяка агрессивность возрастает на фоне повышения секреции пролактина (Wise, Pryor, 1977; Consiglio, Bridges, 2009).

Хотя повышения агрессивности у девственных самок можно добиться с помощью одной только гормональной терапии, максимально выраженную материнскую агрессию можно наблюдать только в присутствии детенышей на фоне действия стероидных гормонов (Mayer et al., 1990b; Mayer, Rosenblatt, 1993).

Феномен материнской агрессии у домашних мышей выражен иначе, чем у лабораторных крыс. Уровень агрессивности самок домашней мыши на протяжении беременности и во время послеродового эструса невысок, но достигает максимума на вторые сутки после родов (Svare, 1981; Ghiraldi et al., 1993). В отличие от крыс, эстрадиол подавляют материнскую агрессию у домашних мышей (Ghiraldi et al., 1993), а прогестерон стимулирует демонстрацию угрожающих поз (Svare, 1981). Самки с удаленной маткой не проявляли агрессии по отношению к незнакомым самцам, но имплантация прогестерона восстанавливала агрессивную реакцию, хотя и не в полной мере, давая основания полагать, что в регуляции материнской агрессии у домашних мышей задействованы и другие факторы (Svare et al., 1986).

1.2.4. Мотивация материнского поведения

Проявление видоспецифического поведения нередко разделяют на две фазы – побуждающую (подготовительную) и завершающую, т.е. обеспечи-

вающую достижение цели (Wallen, 1990). Если рассматривать материнское поведение у грызунов в этом контексте, то завершающей фазой следует считать кормление детенышей молоком, а подготовительной – подход к ним и/или затаскивание в гнездо. Гормоны и другие физиологические факторы стимулируют проявление материнской заботы и на подготовительной, и на завершающей фазе.

Полагают, что, наряду с гормональными факторами, существуют и негормональные механизмы стимуляции материнского поведения. Хорошо известно, что у лабораторных крыс самки, не имеющие сексуального или материнского опыта, в тестовой ситуации чаще всего либо отвергают чужих новорожденных детенышей, либо убивают их (Gandelman et al., 1971; Fleming, Rosenblatt, 1974; Jakubowski, Terkel, 1985; Mennella, Moltz, 1988; Hayes, De Vries, 2007). Однако если дать возможность самкам контактировать с детенышами регулярно, то через 4-7 дней реакция избегания сменяется устойчивым проявлением материнской заботы (Rosenblatt, 1967; Fleming, Rosenblatt, 1974; Stern, 1983). Установлено, что поведение самок изменяется под влиянием запаховых, акустических и тактильных стимулов, источником которых являются детеныши. Под воздействием этой стимуляции происходит процесс *сенситизации* (Gray, Chesley, 1984; Izquierdo et al., 1992; Kinsley, 1994; Stern, 1997; Lonstein et al., 1999), который, в конечном итоге, обуславливает проявление нормального материнского поведения, выражающегося, в частности, в подготовке гнезда, скупивании с детенышами и, при необходимости, затаскивании их в гнездо. Следует, однако, подчеркнуть, что поведение девственных сенситизированных самок нельзя считать полноценной материнской заботой, поскольку они не могут обеспечить самую важную ее часть – кормление детенышей молоком.

Существует мнение, что сенситизация вызывает в организме девственных самок определенные физиологические изменения, аналогичные тем, что происходят в конце беременности, и эти изменения, вероятнее всего, обусловлены действием двух важнейших гормонов – эстрадиола и пролактина (Amenomogi et al., 1970; Numan, Insel, 2003). В связи с этим, утверждать, что стимуляция материнского поведения возможна совершенно без участия гормонов, все же не вполне правильно.

Физиологические процессы, связанные с беременностью и родами, влияют на мозг самок таким образом, что привлекательность стимулов, источником которых являются новорожденные, существенно возрастает (Fleming et al., 1989, 1993, 1999; Numan, 2007), обеспечивая уже названный выше процесс сенситизации, и главным центром, задействованным в этом процессе, является средняя преоптическая область гипоталамуса (Numan, 2007). На поведении впервые рожаящих самок сенситизация отражается таким образом, что реакция неophobia (избегания новорожденных) затормаживается и сменяется реакцией обследования, обнюхивания и вылизывания детенышей. Определенную роль в подавлении реакции избегания играют нейропептидные гормоны – пролактин и окситоцин (Torner et al., 2002). Полагают, что физиологические изменения в материнском организме в кон-

це беременности и во время родов приводят к усилению секреции церебрального пролактина и окситоцина, и эта секреция в дальнейшем поддерживается на достаточно высоком уровне благодаря стимуляции со стороны детенышей. Полагают, что именно повышение секреции этих гормонов обуславливает подавление реакции избегания детенышей у самок после родов (Neumann et al., 2000; Bale et al., 2001).

В дальнейшем материнскую мотивацию подкрепляют регулярные взаимодействия самки с детенышами, и эта мотивация уже не зависит более от секреции гормонов. Эксперименты, в частности, показывают, что кормящие самки лабораторных крыс ухаживают за детенышами и агрессивно реагируют на самцов даже после удаления гипофиза (Numan et al., 2006).

У видов с семейно-групповым образом жизни самки могут приносить подряд два-три выводка, и, как показывают наблюдения, подрастающие детеныши из старшего выводка (или выводков), в особенности самки, нередко проявляют родительскую заботу в отношении своих младших собратьев: скучиваются с ними, вылизывают и затаскивают в гнездо, если те оказываются снаружи. Такое поведение называют помощничеством (*alloparenting*). Установлено, что опыт помощничества положительно влияет на родительское поведение самок в зрелом возрасте, когда они начинают ухаживать за собственным потомством. Формирование материнского поведения и в этом случае происходит под влиянием сенситизации в раннем возрасте. У самок лабораторных крыс наиболее выраженный эффект сенситизации отмечается в возрасте 22-24 дней (Gray, Chesley, 1984), и впоследствии они начинают проявлять материнскую заботу о собственном потомстве быстрее, чем самки, не имевшие опыта ухаживания за младшими собратьями (Stern, Rogers, 1988). Сходный эффект помощничества отмечен и у прерийной полевки (Wang, Insel, 1996; Lonstein, De Vries, 2001).

1.2.5. Нейрофизиологические аспекты материнского поведения

К основным структурно-функциональным отделам головного мозга, ответственным за стимуляцию и регуляцию материнского поведения, относят, в первую очередь, лимбическую систему и гипоталамус. Эти формации, в которых, наряду с другими процессами, осуществляется обработка сигналов, поступающих от органов чувств и, прежде всего, обонятельных стимулов, обуславливают как мотивацию, или побуждение, к проявлению заботы о потомстве, так и подавление материнского инстинкта.

Органы чувств и материнское поведение. У грызунов, как и многих других млекопитающих, обоняние играет важную роль в формировании материнского поведения, и благодаря обонянию, в частности, обеспечивается координация взаимодействий между матерью и детенышами. У нерожавших самок запах детенышей, как правило, вызывает негативную реакцию и подавляет любые проявления материнской заботы. Однако изменение гормонального статуса во время беременности приводит к тому, что запах новорожденных не только становится привлекательным для самок, но само их

присутствие действует как мощный фактор стимуляции материнского поведения. Под влиянием указанных запаховых стимулов происходят существенные функциональные изменения в определенных структурах головного мозга и, в первую очередь, в основных обонятельных луковицах. Некоторые пахучие компоненты вызывают специфические реакции. Так, додецилпропионат в секрете препуциальных желез новорожденных побуждает самок вылизывать у них ано-генитальную область (Lévy et al., 2004).

В известной концепции мультисенсорной регуляции материнского поведения (Beach, Jaynes, 1956) постулировано, что забота о потомстве проявляется как интегральная реакция на комплекс сигналов (стимулов), подаваемых детенышами (либо связанных с ними), и ни один из них не может быть единственно необходимым или наиболее существенным. Так, эксперименты с кормящими самками лабораторных крыс, лишенных зрения, обоняния, слуха или тактильного восприятия, свидетельствуют, что они не перестают адекватно реагировать на детенышей. Более того, самки, лишенные хирургическим путем двух органов чувств одновременно, в стандартной тестовой ситуации продолжали заносить детенышей в гнездо, хотя и с заметной задержкой (Herrenkohl, Rosenberg, 1972; Kenyon et al. 1981; Kolunie et al., 1994; Ihnat et al., 1995). Однако самки домашних мышей, лишенные обоняния, становились неспособными действовать адекватно в аналогичной ситуации (Gandelman et al., 1971; Vandenberg, 1973; Lepri et al., 1985). Следовательно, органы чувств могут быть по-разному задействованы в обеспечении родительской опеки у разных видов грызунов.

Возникает и другой вопрос: какова связь между чувственным восприятием различной модальности и другими проявлениями материнской заботы? Этот вопрос пока остается без ответа за неимением соответствующих экспериментальных данных. Установлено лишь, что в ответ на соматосенсорную (тактильную) стимуляцию сосков и поверхности живота самки лабораторных крыс рефлекторно принимают позу “насиживания”, или кифоза (Stern, 1991, 1996; Lonstein, Stern, 1997a, 1998).

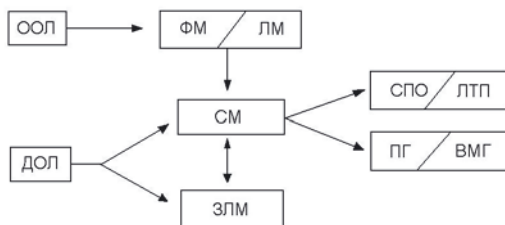


Рис. 1.2.5.1. Схема взаимосвязей основных структур головного мозга, участвующих в обработке обонятельных сигналов, связанных со стимуляцией и подавлением материнского поведения. ООЛ, ДОЛ – основная и дополнительная обонятельные луковицы; ФМ – фронтальная область миндалины; ЛМ – латеральная область миндалины; СМ – средняя область миндалины; ЗЛМ – заднелатеральная область миндалины; СПО – средняя преоптическая область гипоталамуса; ЛТП – ложе терминальной пластинки; ПГ – передний гипоталамус; ВМГ – вентромедиальное ядро гипоталамуса (по: Numan et al., 2006, с изменениями).

Нейрофизиологические механизмы регуляции. Сигналы, поступающие в головной мозг от органов чувств, достигают определенных центров, обуславливающих стимуляцию (или подавление) реакций, связанных с заботой о детенышах. На рис. 1.2.5.1 приведена схема, иллюстрирующая, в частности, какими путями обонятельные сигналы поступают в основные центры регуляции материнского поведения.

Первичная обработка сигналов осуществляется в основной и дополнительной обонятельных луковицах, при этом важную роль в процессе обработки сигналов играет, как полагают, окситоцин (Yu et al., 1996). Из обонятельных луковиц сигналы поступают во фронтальную и среднюю области миндалины, а оттуда, для окончательной обработки, передаются в среднюю преоптическую область гипоталамуса и ложе терминальной пластинки, ответственные за стимуляцию материнского поведения, либо в переднее и вентромедиальное ядра гипоталамуса, которые оказывают ингибирующее действие, вызывая, в частности, негативную реакцию на детенышей у девственных самок лабораторных крыс (Canteras et al., 1995; Sheehan et al., 2001). Повреждение средней области миндалины (СМ) или переднего и вентромедиального ядер гипоталамуса облегчает стимуляцию материнского поведения (Sheehan et al., 2001). Электростимуляция СМ, напротив, затрудняет процесс сенситизации у самок лабораторных крыс, находящихся в эструсе (Morgan et al., 1999).

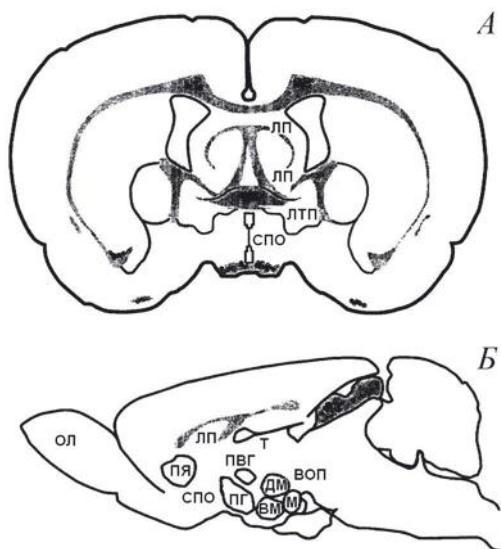


Рис. 1.2.5.2. Фронтальный (А) и сагиттальный (Б) срезы головного мозга крысы. ЛП – латеральная перегородка, СПО – средняя преоптическая область гипоталамуса, ЛТП – ложе терминальной пластинки, ОЛ – обонятельная луковица, ПЯ – прилежащее ядро, ПВГ – паравентрикулярное ядро гипоталамуса, Т – таламус, ПГ – передний гипоталамус, ДМ – дорзомедиальное ядро гипоталамуса, ВМ – вентромедиальное ядро гипоталамуса, М – мамиллярное тело, ВОП – вентральная область покрышки среднего мозга (по: Numan et al., 2006, с изменениями).

На рис. 1.2.5.2. представлены фронтальный и сагиттальный срезы головного мозга крысы с указанием основных формаций, ответственных за стимуляцию либо подавление материнского поведения.

Установлено, что у самок лабораторных крыс и ряда других видов грызунов материнское поведение нарушается при хирургическом, химическом или электрошоковым повреждении средней преоптической области гипоталамуса (СПО) и связанного с ней ядра ложа терминальной пластинки (ЛТП), а также нейронных связей этих формаций с другими отделами головного мозга (Numan, 1974, 1988; Jacobson et al., 1980; Numan, Callahan, 1980; Fleming et al., 1983; Gray, Brooks, 1984; Franz et al., 1986; Numan, Numan, 1996, 1997; Kalinichev et al., 2000; Lee et al., 2000; Oxley, Fleming, 2000; Lee, Brown, 2002; Stack et al., 2002; Numan et al., 2005b). Слабое электрическое раздражение СПО вызывает материнскую реакцию у девственных самок крыс (Morgan et al., 1999). Результаты этих исследований свидетельствуют, что указанные структуры головного мозга играют ведущую роль в формировании и регуляции материнского поведения, в особенности прямой заботы о потомстве, связанной с кормлением, “насиживанием”, вылизыванием детенышей и затаскиванием их в гнездо (*pup retrieval*), а также косвенной заботы о потомстве, связанной с подготовкой гнезда.

Нейрофизиологические исследования показывают, что средняя преоптическая область гипоталамуса в определенной мере ответственна за регуляцию функций передней доли гипофиза (Gunnert, Freeman, 1983; Silverman et al., 1994, цит. по Numan, Insel, 2003). В нейронах СПО и ЛТП локализованы рецепторы эстрогенов (Rosenblatt et al., 1994; Shughrue et al., 1997; Numan et al., 1999) и пролактина (Pi, Grattan, 1998; Bakowska, Morrell, 1997, 2003), число которых увеличивается во второй половине беременности (Giordano et al., 1989, 1991; Wagner, Morrell, 1996; Bakowska, Morrell, 1997; Rosenblatt et al., 1998). Кроме того, эстрадиол, пролактин и плацентные лактогены оказывают прямое воздействие на СПО и ЛТП и служат гормональными стимуляторами материнского поведения (Numan, 1988; Bridges et al., 1990, 1997). Наконец, у самок, проявляющих активную заботу о потомстве, в СПО и ЛТП увеличивается число нейронов с *fos*-протеинами (*c-fos*, *fos B*, *Fra-1*, *Fra-2*), которые, как известно, являются продуктом так называемых быстродействующих генов (*immediate early genes*), активируемых гормонами и медиаторами. *Fos*-протеины, в свою очередь, воздействуют на структурные гены (*late-responding structural genes*), которые изменяют функциональное состояние нейронов, ответственных за стимуляцию материнского поведения (Sheng, Greenberg, 1990; Morgan, Curran, 1991; Stafisso-Sandoz et al., 1998). Доказано, что у кормящих самок экспрессия *c-fos*- и *fos B* протеинов в СПО и ЛТП существенно возрастает (Fleming et al., 1994; Fleming, Walsh, 1994; Numan, Numan, 1995; Walsh et al., 1996; Lonstein et al., 1998; Stack, Numan, 2000; Stack et al., 2002). Графически это отражено на рис. 1.2.5.3. Можно полагать, что *fos*-протеины обеспечивают функциональную интеграцию нейронов СПО и ЛТП, и их экспрессия остается высокой, под-

держивая соответствующий уровень стимуляции материнского поведения, на протяжении всего периода лактации (Stack, Numan, 2000).

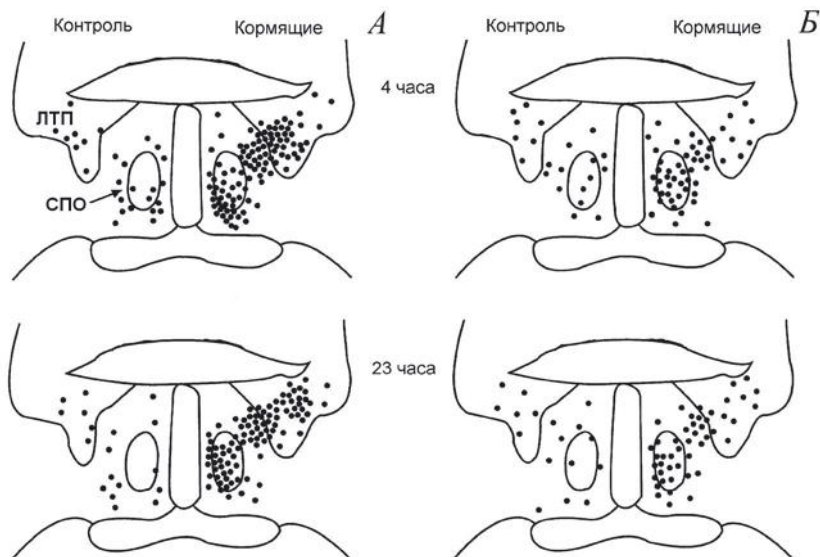


Рис. 1.2.5.3. Распределение нейронов, иммунореактивных к *c-fos* (А) и Fos B протеинам (Б), в пределах средней преоптической области гипоталамуса (СПО) и ложа терминальной пластинки (ЛТП) на фронтальных срезах головного мозга нерожавших (контроль) и кормящих самок лабораторных крыс, находившихся вместе с детенышами в течение 4 и 23 часов (по: Stack, Numan, 2000, с изменениями).

В стимуляции и регуляции материнского поведения задействованы и другие структуры ЦНС (см. рис. 1.2.5.2), в частности, кора головного мозга, паравентрикулярное ядро гипоталамуса, вентральная область покрышки среднего мозга (*ventral tegmental area*) и прилежащее ядро (*nucleus accumbens*) (Beach, 1937; Numan, Smith, 1984; Numan, Numan, 1991; Stack et al., 2002; Numan, Insel, 2003). С другой стороны, существуют нейрофизиологические механизмы подавления материнского поведения, в частности, путем активации связи между нейронами средней области миндалины и переднего гипоталамуса, а также между нейронами латеральной перегородки и ядрами мамиллярного комплекса (Canteras et al., 1994, 1995; Sheehan et al., 2000).

Таким образом, к стимуляции и регуляции материнского поведения имеют отношение различные структуры головного мозга, прежде всего, средняя преоптическая область гипоталамуса и ложе терминальной пластинки, а также ряд медиаторов и гормонов, в особенности нейропептиды.

Нейропептиды. К таковым, в первую очередь, относятся окситоцин, пролактин и эндогенные опиаты. Эксперименты с лабораторными крысами

позволяют утверждать, что окситоцин способствует пробуждению материнской заботы во время родов, но в дальнейшем этот гормон не оказывает существенного влияния на родительское поведение (Pedersen, 1997; Pedersen, Vossia, 2003). Введение окситоцина в желудочки головного мозга стимулирует материнское поведение у девственных самок крыс с удаленными яичниками, но, однако, лишь после инъекций эстрадиола (Pedersen, Prange, 1979; Pedersen et al., 1982; Fahrbach et al., 1984, 1986; Wamboldt, Insel, 1987). Введение в мозг антагонистов окситоцина дает противоположный эффект (Fahrbach et al., 1985; Pedersen et al., 1985; van Leengoed et al., 1987). Таким образом, эффект окситоцина не проявляется без стероидных гормонов, особенно эстрадиола и прогестерона, которые обеспечивают его синтез в головном мозге и, прежде всего, в паравентрикулярных ядрах гипоталамуса (Burbach et al., 1990; Amico et al., 1995, 1997).

Стероидные гормоны не только содействуют синтезу окситоцина, но и стимулируют синтез его рецепторов, представляющих собой сдвоенные молекулы G-протеина, локализующиеся в клеточной мембране нейронов в различных структурах лимбической системы и гипоталамусе (Kremarik et al., 1995; Veinante, Freund-Mercier, 1997). Во время родов у самок лабораторных крыс значительно увеличивается число рецепторов окситоцина в средней преоптической области и вентромедиальных ядрах гипоталамуса, а также в вентральной области покрышки среднего мозга и ложе терминальной пластинки (Insel, 1986; Pedersen et al., 1994).

Эндогенные опиаты подразделяют на три основные группы: бета-эндорфины, энкефалины и динарфины. Соответственно, существуют три категории опиатных рецепторов, связанных с G-протеинами – μ , δ и κ . Бета-эндорфины, действующие на μ -рецепторы средней преоптической области гипоталамуса, подавляют материнское поведение у самок крыс, тогда как неспецифические эндогенные опиаты, действующие на неспецифические рецепторы, локализованные в вентральной области покрышки среднего мозга, наоборот, стимулируют заботу о детенышах (Mann et al., 1990, 1991; Stafisso-Sandoz et al., 1998).

Изменение гормонального статуса самок во время беременности приводит к повышению содержания динарфинов, которые, действуя на δ - и κ -рецепторы в поясничном отделе спинного мозга, обеспечивают снижение болевой чувствительности во время родов (Gintzler, Liu, 2001).

Пролактин, синтезируемый передней долей гипофиза, действует как медиатор (DeVito, 1988; Shivers et al., 1989; Dutt et al., 1994). Экспериментальные данные о влиянии церебрального пролактина на материнское поведение противоречивы. У самок лабораторных крыс отмечен позитивный эффект (Bridges, Mann, 1994), также как и у самок домовых мышей (Voci, Carlson, 1973). Однако в другом, более позднем, исследовании подобного эффекта не выявлено (McCarthy, 1990a). Существует мнение, что пролактин действует как фактор, координирующий нейроэндокринные и поведенческие реакции у беременных и кормящих самок (Grattan, 2001). Противоречивость экспериментальных данных в ряде случаев объясняется тем, что пролактин

из кровяного русла легко проникает в головной мозг, минуя гематоэнцефалический барьер, и действует на те же структуры ЦНС, что и церебральный пролактин. В связи с этим трудно дифференцировать эффект пролактина, синтезируемого гипофизом, и эффект плацентных лактогенов в ранний послеродовой период.

1.2.6. Соматосенсорная (тактильная) стимуляция

Вагинально-цервикальная стимуляция. Тактильная стимуляция влагалища и шейки матки во время спаривания играет роль триггера (пускового механизма) материнского поведения даже у небеременных, но ранее рожавших самок (Yeo, Keverne, 1986), активируя выработку окситоцина в паравентрикулярном ядре гипоталамуса (Kendrick, 2000), а также, по-видимому, и вазопрессина (Numan, Insel, 2003). Однако это становится возможным лишь на фоне действия стероидных гормонов, поскольку вагинально-цервикальная стимуляция самок с удаленными яичниками оказывается неэффективной.

Предложена модель, объясняющая различия в поведении самок у видов с условно одиночным и семейно-групповым образом жизни (см. Части 2 и 3). Что касается последних, то вагинально-цервикальная стимуляция и сопутствующие спариванию социальные взаимодействия обуславливают повышение секреции окситоцина и вазопрессина, действие которых на рецепторы в прилежащем ядре и вентральной области покрышки среднего мозга активирует дофаминэргическую систему и вызывает соответствующий поведенческий ответ (в частности, формирование устойчивой социальной связи). У видов, относящихся к условно одиночным, активируются рецепторы латеральной перегородки, и это не связано с формированием постоянных семейных пар (Numan, Insel, 2003). Таким образом, нейрофизиологические механизмы регуляции поведения, в том числе родительского, могут действовать по-разному у видов с разными репродуктивными стратегиями.

Тактильная стимуляция кожных покровов. Находясь с детенышами в гнезде, самка регулярно вылизывает их, при этом первоочередное внимание уделяется ано-генитальной области, и лишь затем животу, бокам, спине и голове. Детеныши, в свою очередь, стремятся находиться в тесном контакте с матерью и ощущать близость ее тела. Эти две основные формы тактильных контактов – вылизывание, или груминг, и скучивание – крайне важны для нормального психофизиологического развития молодняка и оказывают, помимо прочего, существенное влияние на формирование родительского поведения.

Сравнительные экспериментальные исследования на лабораторных крысах свидетельствуют, что самки, выращенные собственными или приемными матерями, уделявшими вылизыванию детенышей и скучиванию с ними большое количество времени, став половозрелыми, также отличались высокими показателями материнской заботы в сравнении с теми особями, которые в раннем возрасте испытывали недостаток материнского внимания

(Francis, Meany, 1999; Francis et al., 1999; Gonzalez, Fleming, 2002; Novakov, Fleming, 2005). Это обусловлено, в частности, тем, что сигналы, поступающие от тактильных рецепторов поверхности тела в соответствующие отделы гипоталамуса, через гипоталамо-гипофизарную систему влияют на формирование эмоциональных реакций и устойчивость к стрессу, а в конечном итоге, и на родительское поведение. При дефиците тактильной стимуляции в раннем возрасте, к которому может приводить простое сокращение времени пребывания самки в гнезде (Gonzalez et al., 2001), взрослые особи становятся эмоционально неуравновешенными и легче подверженными стрессу; высокий уровень тактильной стимуляции дает обратный эффект (Liu et al., 1997).

Еще одно исследование было посвящено сравнению показателей родительского поведения самок лабораторных крыс, воспитанных либо матерями, либо выкормленных искусственно. В последнем случае детенышей разделили на две группы: одна группа не получала никакой дополнительной стимуляции, а детенышей другой группы регулярно стимулировали, поглаживая мягкой кисточкой, имитируя материнский груминг (Gonzalez et al., 2001). В зрелом возрасте у этих самок сравнивали показатели материнского поведения с 6-го по 10-й дни после родов, при этом оценивали время “насиживания” детенышей, продолжительность вылизывания ано-генитальной области и туловища, а также активность, направленную на сооружение гнезда (рис. 1.2.6.1 и 1.2.6.2).

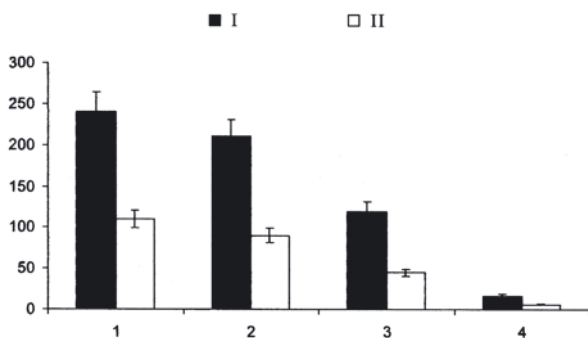


Рис. 1.2.6.1. Сравнение показателей ($M \pm m$) материнского поведения у самок лабораторных крыс, воспитанных матерью (I) и выкормленных искусственно (II). Вертикальная шкала – время, с; по горизонтали: 1 – “насиживание” детенышей, 2 – вылизывание ано-генитальной области, 3 – вылизывание туловища, 4 – активность, связанная с сооружением гнезда (по: Gonzalez et al., 2001, с изменениями).

Показатели, отражающие прямую заботу о потомстве и связанные с тактильной стимуляцией собственных детенышей, у самок, выкормленных искусственно, оказались значительно более низкими в сравнении с теми же показателями у самок, выращенных матерями (рис. 1.2.6.1).

Группу искусственно выкормленных самок, которых стимулировали поглаживанием кисточки, разделили на две подгруппы: в одной подгруппе самки получали минимум стимуляции (кисточкой поглаживали только аногенитальную область дважды в сутки по 45 с), в другой – максимум стимуляции (поглаживали все туловище пять раз в сутки по 2 минуты).

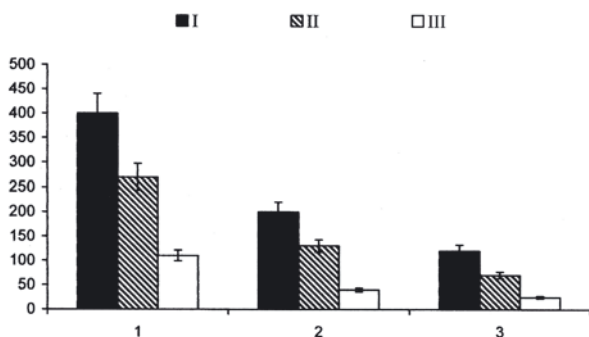


Рис. 1.2.6.2. Сравнение показателей ($M \pm m$) материнского поведения у самок лабораторных крыс, воспитанных матерью (I) и выкормленных искусственно (II – с максимальной стимуляцией, III – с минимальной стимуляцией). Остальные обозначения как на рис. 1.2.6.1 (по: Gonzalez et al., 2001, с изменениями).

Искусственно выкормленные самки в подгруппе с минимальной тактильной стимуляцией отличались самыми низкими показателями родительской заботы, тогда как в подгруппе самок с максимальной тактильной стимуляцией показатели материнского поведения были существенно более высокими, хотя и заметно меньшими, чем у самок, выкормленных матерями (рис. 1.2.6.2). Дальнейшие наблюдения показали, что существует достоверно высокая положительная взаимосвязь между уровнем родительской заботы у матерей и соответствующими количественными характеристиками поведения их дочерей (Gonzalez et al., 2001). Результаты этих экспериментов свидетельствуют, что тактильная стимуляция детенышей действительно оказывает существенное влияние на формирование материнского поведения, и приобретенные навыки ухаживания за потомством могут передаваться от поколения к поколению (Champagne, Meaney, 2001).

Механизмы, посредством которых материнская стимуляция детенышей оказывает влияние на процессы формирования родительского поведения и показатели материнской заботы в зрелом возрасте, пока еще изучены недостаточно, однако на основании уже имеющихся данных можно делать определенные выводы. В частности, существуют неопровержимые доказательства того, что тактильная стимуляция приводит к изменению функциональных связей в коре головного мозга, гиппокампе и других структурах лимбической системы (Cramer, 1988; Pascual, Figueroa, 1996; Rosenzweig, Bennet, 1996; Post et al., 1998). Недостаток тактильной стимуляции сказывается на

развитии средней преоптической области гипоталамуса и связанных с ней центров – миндалины, ложа терминальной пластинки и вентральной области покрышки среднего мозга (Numan, 1994), либо, что более вероятно, на уровне активации рецепторов и процессах синтеза и высвобождения медиаторов, ответственных за стимуляцию либо подавление материнского поведения, например, окситоцина, дофамина и ряда других (Insel, 1990b; Bridges, 1996; Hall et al., 1999). Наконец, недостаток материнской заботы отрицательно сказывается на функционировании всей гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (Champagne, Meaney, 2001). В результате у детенышей меняется метаболизм, увеличивается экспрессия fos-протеинов в некоторых ядрах гипоталамуса, а в средней преоптической области, наоборот, уменьшается; отмечается также более высокий, чем в норме, уровень глюкокортикоидов в плазме крови при различных стрессовых воздействиях (Suchecki et al., 1993; Vasquez et al., 1996; Hall, 1998; Kuhn, Schanberg, 1998; Champagne, Meaney, 2001; Gonzalez, Fleming, 2002). Все это негативно отражается на социальном поведении в целом и на родительском поведении в частности. Напротив, при высоком уровне тактильной стимуляции “запускаются” механизмы, благоприятствующие проявлению “полноценного” материнского поведения.

Завершая этот раздел, остается лишь добавить, что наши знания о нейрофизиологических механизмах регуляции материнского поведения у грызунов все еще недостаточно полны и ограничиваются данными, полученными для очень узкого круга видов. В основном это – лабораторная крыса (*R. norvegicus*), домовые мыши (*M. musculus*, *M. domesticus*) и сирийский хомяк (*M. auratus*). Но даже у этого, весьма ограниченного, числа видов выявлены заметные различия в синтезе и динамике циркуляции гормонов, медиаторов, а также их влиянии на различные структуры центральной нервной системы. Тем не менее, можно утверждать, что основные механизмы гормональной, соматосенсорной и нейрофизиологической регуляции поведения самок, связанного с заботой о потомстве, равно как и церебральные структуры, ответственные за формирование соответствующих поведенческих реакций, в настоящее время вполне определены и достаточно хорошо изучены. Более того, исследования в этом направлении продолжают, в их сферу вовлекаются все новые и новые виды, и в будущем это поможет составить более полное представление об изучаемом феномене.

1.3. Гормональные и нейрофизиологические механизмы регуляции отцовского поведения

Следует, прежде всего, отметить, что экспериментальных данных, позволяющих судить о физиологических механизмах стимуляции и подавления отцовского поведения, к настоящему времени накоплено несравненно меньше, чем аналогичных сведений, касающихся материнского поведения. Современные исследования, ориентированные на изучение гормональных механизмов заботы о потомстве у самцов, базируются на представлении о

гомологичности отцовского и материнского поведения, имеющего, по мнению большинства исследователей, одну общую нейрофизиологическую основу (Brown, 1993; Wynne-Edwards, Reburn, 2000; Lee, Brown, 2002). Следовательно, можно полагать, что одни и те же гормоны, активирующие определенные центры головного мозга самок и самцов, должны стимулировать одинаковые реакции, связанные с заботой о потомстве. В пользу этого предположения свидетельствует, во-первых, факт, что, за исключением небольшого числа генов, локализованных в Y-хромосоме, самцы и самки одного вида обладают одинаковым генотипом, и значит, половой диморфизм родительского поведения объясняется не различиями в церебральных структурах у разных полов, а дифференцированной экспрессией генов (Kelleu, 1988). Во-вторых, эволюционная трансформация центральной нервной системы с образованием специализированных структур, ответственных за разные поведенческие программы у самцов и самок, представляется гораздо более сложной и менее вероятной, чем дифференциация функций уже существующих структур ЦНС. Материнская забота о потомстве – неотъемлемая форма поведения всех без исключения млекопитающих. Следовательно, если в эволюции млекопитающих возникла необходимость в отцовской опеке потомства, наиболее простой и экономичный путь – это “включение” материнского поведения у самцов. Наконец, экспериментально доказано, что нейроэндокринные механизмы активации материнского поведения имеются и у самцов. В частности, установлено, что кастрированные самцы лабораторных крыс, которые в норме не проявляют никакой заботы о детенышах, становятся столь же заботливыми, как самки, после подкожной имплантации эстрадиола или эстрадиол-бензоата и прогестерона (Rosenblatt, Ceus, 1998). Тем не менее, некоторые исследователи (например, De Vries, Boyle, 1998) все же полагают, что одни и те же формы поведения у самок и самцов могут контролироваться разными нейрофизиологическими механизмами. Не приходится, однако, сомневаться, что родительское поведение самцов стимулируется либо подавляется определенными гормонами.

1.3.1. Стероидные гормоны

Среди стероидных гормонов, оказывающих заметное влияние на отцовское поведение, наиболее известен, конечно, тестостерон. У сезонно размножающихся видов уровень секреции тестостерона обычно высок в репродуктивный период (при длинном световом дне) и низок, когда грызуны не размножаются (при коротком световом дне) (Zucker et al., 1980; Leonard, Ferkin, 1999). Сезонная динамика изменений концентрации тестостерона в плазме крови подробно изучена у трех видов хомячков рода *Phodopus* – *Ph. roborovskii*, *Ph. sungorus*, *Ph. campbelli* (Феокистова, 2008).

У хомячка Роборовского, *Ph. roborovskii*, уровень тестостерона достоверно увеличивался перед началом первого (весеннего) пика размножения в феврале (рис. 1.3.1.1, 1) и в течение всей весны не изменялся, а затем достигал максимума в летние месяцы во время второго пика размножения. Осе-

нию концентрация тестостерона падала, достигая минимальных значений в январе. У хомячка Кэмпбелла, *Ph. campbelli* (рис. 1.3.1.1, 2), и джунгарского, *Ph. sungorus* (рис. 1.3.1.1, 3) уровень тестостерона не возрастал ни перед началом размножения, которое у обоих видов начинается в марте, ни в период весеннего размножения. В летний период, отличающийся наиболее активным размножением, у хомячка Кэмпбелла отмечалось небольшое возрастание концентрации тестостерона, но у джунгарского хомячка этого не происходило.

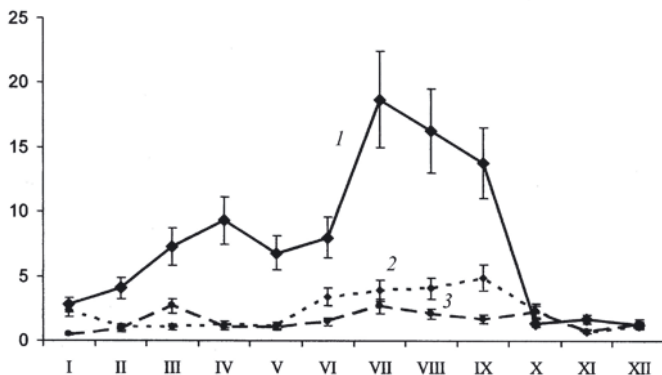


Рис. 1.3.1.1. Изменение уровня тестостерона в плазме крови в течение года у трех видов хомячков рода *Phodopus* – *Ph. roborovskii* (1), *Ph. campbelli* (2), *Ph. sungorus* (3). Вертикальная шкала – концентрация тестостерона, нг/мл, по горизонтали – месяцы (по: Феоктистова, 2008).

Общий низкий уровень концентрации тестостерона у самцов *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*, возможно, связан с особенностями репродуктивной биологии этих двух видов. Известно, что низкий уровень секреции тестостерона характерен для самцов млекопитающих, проявляющих заботу о потомстве. Такая забота действительно описана у самцов *Ph. campbelli* в лабораторных условиях (Wynne-Edwards, 1995, 1998; Задубровская, 2011), хотя и маловероятна в природе, но полностью отсутствует у *Ph. roborovskii* и *Ph. sungorus* (Феоктистова, 2008). Выявленные межвидовые различия в уровне и динамике секреции тестостерона у самцов трех видов хомячков пока остаются не вполне понятными.

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 (Wingfield, 1984; Wingfield et al., 1990; Ketterson, Nolan, 1992). В пользу указанной гипотезы свидетельствуют некоторые исследования, показывающие, в частности, что у самцов ряда видов грызунов с семейно-групповым образом жизни (например, *M. unguiculatus*, *P. californicus*) секреция тестостерона снижается после рождения

детенышей (Brown et al., 1995; Gubernick, Nelson, 1989). Взрослые самцы монгольской песчанки после кастрации больше времени проводили в гнезде с детенышами и чаще вылизывали их в сравнении с ложнооперированными и кастрированными самцами, которым делали инъекции тестостерона (Clark, Galef, 1999). Результаты этих экспериментов свидетельствуют, что изменение уровня секреции тестостерона способствует достижению компромисса (trade-off) между половой активностью самцов и заботой о потомстве.

Внутривидовая изменчивость родительского поведения самцов довольно широка (Clark et al., 1997; Waring, Perper, 1980), и это также может быть связано с секрецией тестостерона, на которую оказывают влияние многие факторы. Установлено, в частности, что уровень секреции этого гормона у взрослых самцов оказывается более высоким, если в период внутриутробного развития они располагались в матке между эмбрионами-самцами (Perrigo et al., 1989). Соответственно, у самцов, располагавшихся в утробе матери между эмбрионами-самками, уровень секреции тестостерона был пониженным (vom Saal et al., 1983; Clark et al., 1992), и эти самцы отличались более феминизированным поведением, в том числе по отношению к детенышам (vom Saal et al., 1983; Clark et al., 1997, 1998; Clark, Galef, 2000). С другой стороны, реакция самцов домового мыши, которые в стандартной тестовой ситуации с предъявлением детенышей либо затаскивали их в гнездо, либо игнорировали, либо убивали, не зависела от уровня содержания тестостерона в плазме крови (Svare et al., 1977). В другом исследовании установлено, что ни у интактных, ни у кастрированных в зрелом возрасте самцов домового мыши введение тестостерона не стимулировало инфантицид; однако если тестостерон вводили взрослым самцам, кастрированным в раннем возрасте, то они под влиянием этого гормона становились детоубийцами (Gandelman, Saal, 1975). Негативное отношение к детенышам, в том числе инфантицид, у самцов домового мыши подавляется после спаривания с самками, и происходит это в результате формирования специфических функциональных связей в головном мозге (Perrigo et al., 1991).

Хорошо известно, что уровень секреции тестостерона увеличивается до определенного возраста. Параллельно с этим меняется и поведение самцов. Так, молодые самцы монгольской песчанки и прерийной полевой практически не агрессивны по отношению к чужим детенышам (Lonstein, De Vries, 2000a), но у половозрелых самцов монгольской песчанки в аналогичной ситуации нередко отмечается инфантицид (Lonstein, De Vries, 2000b).

Монгольская песчанка – пока единственный вид среди грызунов, у которого, благодаря специально проведенному исследованию (Probst, 1987), изучена возрастная динамика секреции тестостерона (рис. 1.3.1.2).

Изменение концентрации тестостерона в семенниках и плазме крови у самцов монгольской песчанки происходит согласованно с момента рождения до 2 лет. У новорожденных самцов концентрация тестостерона и в плазме крови, и в семенниках относительно высока. В возрасте около 1 месяца она резко падает, а к 2-3 месяцам возрастает до максимально возмож-

ных величин. У полугодовалых самцов секреция тестостерона вновь снижается в несколько раз и затем поддерживается на относительно постоянном уровне в течение многих месяцев (до 2 лет). Можно ожидать, что, параллельно изменениям уровня секреции тестостерона, меняется и поведение самцов, связанное с заботой о потомстве.

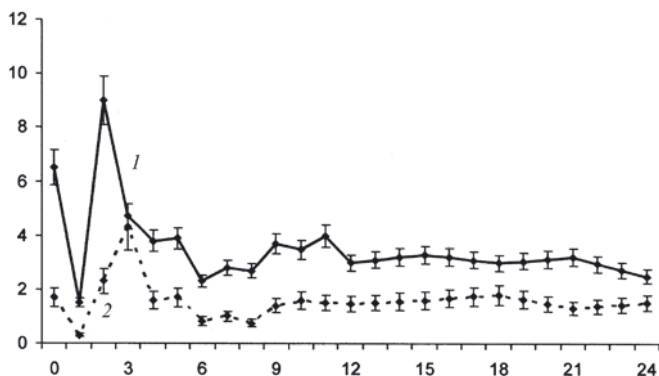


Рис. 1.3.1.2. Возрастная динамика секреции тестостерона в семенниках (1) и его содержания в плазме крови у самцов монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*. Вертикальная шкала – концентрация тестостерона в нг/мг (1) и нг/мл (2); по горизонтали – возраст особей (мес) (по: Probst, 1987, с изменениями).

Специально проведенное исследование показало, что такая связь действительно существует (Clark, Galef, 2001). Самцов и самок монгольской песчанки объединяли в семейные пары с таким расчетом, чтобы потомство в одной экспериментальной группе (№1) появилось, когда самцы достигли возраста 3-4 месяцев (с повышенной секрецией тестостерона), а в другой (№2) – в возрасте 6-8 месяцев (с пониженной секрецией тестостерона). Последующее тестирование показало, что самцы в группе №2 были более заботливыми отцами, чем самцы из группы №1. Авторы этого исследования, однако, оценивают полученные результаты с осторожностью, замечая, что обнаруженная закономерность является исключительно корреляционной и не доказывает, что существует прямое влияние тестостерона на родительское поведение самцов (Clark, Galef, 2001).

Действительно, исследования, выполненные в последние годы, дают противоречивые результаты. В частности, установлено, что кастрация самцов прерийной полевки и хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), резко снижающая уровень секреции тестостерона, не приводила к феминизации поведения и повышению уровня экспрессии родительской заботы (Lonstein, De Vries, 1999, 2000a; Hume, Wynne-Edwards, 2005), как это происходило у кастрированных самцов монгольской песчанки (Clark, Galef, 1999) или лабораторных крыс (McCullough et al., 1974; Brown, 1986). У кастрированных самцов прерийной полевки и калифорнийского хомячка родительское пове-

дение, наоборот, оказывалось подавленным и восстанавливалось только после подкожной имплантации капсул с кристаллическим тестостероном (Wang, De Vries, 1993; Trainor, Marler, 2001; Lonstein et al., 2002). У самцов китайской полевки (*L. mandarinus*) уровень секреции тестостерона в семенниках, оцениваемый на 12-й день после рождения детенышей, также оказался более высоким, чем у самцов, чьи детеныши погибли в первые 2-3 дня после рождения (Громов, Вознесенская, 2009). С другой стороны, у самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) обнаружена отрицательная корреляция между уровнем секреции тестостерона в семенниках и экспрессией родительского поведения, что согласуется с упомянутой выше гипотезой (Ketterson, Nolan, 1992), тогда как у самцов степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) корреляция между соответствующими показателями отсутствовала вовсе (Громов, Вознесенская, 2010).

Современные исследования подтверждают, что тестостерон действительно может стимулировать родительскую заботу у самцов грызунов, но стимулирующий эффект проявляется не напрямую, а в результате ароматизации этого гормона при участии ряда ферментов и превращения его в эстрадиол (E_2) в средней преоптической области (СПО) гипоталамуса (Numan, 1974; Numan et al., 1977). Во всяком случае, путем имплантации эстрадиола (E_2) в СПО удавалось стимулировать родительское поведение у самцов лабораторных крыс (Rosenblatt, Ceus, 1998). Заботу о потомстве у самцов калифорнийского хомячка на фоне повышения секреции тестостерона также связывают с указанным физиологическим механизмом (Trainor, Marler, 2002).

У ряда видов выявлены определенные изменения в содержании тестостерона в плазме крови самцов в связи с беременностью и лактацией у самок. Так, у хомячка Кэмпбелла концентрация тестостерона в плазме крови повышалась за сутки до родов и оставалась высокой в первые сутки после рождения детенышей, а затем постепенно снижалась (Reburn, Wynne-Edwards, 1999).

Изложенные выше материалы показывают, что влияние тестостерона на родительское поведение самцов может быть различным: у одних видов этот гормон подавляет заботу о потомстве, у других – наоборот, стимулирует, а у третьих не оказывает никакого заметного влияния. Видовая специфика действия тестостерона, по-видимому, связана с особенностями репродуктивной биологии каждого конкретного вида, и для прояснения этого вопроса необходимо продолжать исследования.

1.3.2. Нестероидные (пептидные) гормоны

Пролактин. Уровень секреции этого гормона во многом зависит от выработки половых стероидов (Tate-Ostroff, Bridges, 1987). У самцов полосатой мыши (*Rhabdomys pumilio*) концентрация пролактина в сыворотке крови увеличивается в сезон размножения (Schradin, Pillay, 2004), и этот гормон

способствует формированию и поддержанию устойчивых парных связей (Leonard, Ferkin, 1999).

Из наиболее общих закономерностей следует также отметить, что у самцов пролактин активизирует те же центры головного мозга, ответственные за стимуляцию родительского поведения, что и у самок. В частности, введение пролактина в мозг стимулирует заботу о потомстве у взрослых самцов лабораторных крыс (Sakaguchi et al., 1998). У молодых самцов этого вида уровень секреции пролактина также увеличивается, если они демонстрируют заботу о детенышах (Kinsley, Bridges, 1988). Вместе с тем, согласно другому исследованию (Brown, Moger, 1983), концентрация пролактина в плазме крови заботливых самцов уменьшалась при длительном совместном содержании с детенышами. Более того, имелась положительная связь между степенью проявления родительского поведения самцов и уровнем секреции тестостерона. Что касается других видов, то, например, у калифорнийского хомячка (Gubernick, Nelson, 1989), монгольской песчанки (Brown et al., 1995) и хомячка Кэмпбелла (Reburn, Wynne-Edwards, 1999, 2000) концентрация пролактина в сыворотке крови самцов после рождения детенышей увеличивается, и это совпадает с первыми признаками проявления отцовской заботы. С другой стороны, в экспериментах с самцами прерийной полевки, которым длительное время вводили бромокриптин для понижения уровня секреции пролактина, не выявлено никаких изменений родительского поведения, и на этом основании сделан вывод, что забота о потомстве у самцов этого вида не зависит от уровня секреции пролактина (Lonstein, De Vries, 2000b).

Кратко резюмируя, можно сделать вывод, что изменение уровня секреции пролактина у самцов в зависимости от того, участвуют они в воспитании потомства или уклоняются от родительской заботы, может быть видоспецифическим.

Вазопрессин. Этот гормон, синтезируемый нейрогипофизом, играет существенную роль в укреплении парных связей у видов, живущих семейными группами, таких как, например, прерийная полевка (Winslow et al., 1993; Carter et al., 1995; Insel, Hulihan, 1995; Young, 1999; Cushing et al., 2002), и, наряду с этим, стимулирует родительскую заботу у самцов (Bamshad et al., 1994; Bester-Meredith, Marler, 2003a). В частности, установлено, что введение аргинин-вазопрессина в латеральную перегородку самцам указанного вида приводит к увеличению времени “насиживания” и вылизывания детенышей (Wang et al., 1994). Стимулирующий эффект вазопрессина, однако, отсутствовал в экспериментах с самцами горной полевки, *Microtus montanus*, которым забота о потомстве в естественных условиях не свойственна (Wang et al., 2000).

У самцов многих видов, в отличие от самок, в латеральной перегородке имеется плотная сеть нейронных тяжей, иммунореактивных к вазопрессину (Numan, Insel, 2003), и эта особенность в какой-то степени, возможно, связана с половыми различиями в родительском поведении грызунов. У самцов прерийной полевки экспрессия генов, ответственных за секрецию вазопрес-

сина, увеличивается после спаривания с самками (Bamshad et al., 1994), а также после рождения детенышей (Wang et al., 2000). Инъекции вазопрессина непосредственно в мозг самцам прерийной полевки стимулируют у них обнюхивание и груминг (чистку) самок, что особенно характерно для видов с семейно-групповым образом жизни; у одиночного вида – пенсильванской полевки – подобного эффекта не обнаружено (Young et al., 1999). Однако инъекции аргинин-вазопрессина самцам пенсильванской полевки подавляли у них агрессивную реакцию на детенышей (Parker, Lee, 2001). Имеются также указания, что эффект вазопрессина зависит от стероидных гормонов, в частности, тестостерона и его метаболитов, а также эстрогенов (Crenshaw et al., 1992; Cushing et al., 2002). Помимо прочего, вазопрессин оказывает влияние на секрецию пролактина (Shin, 1996).

Результаты ряда исследований показывают, однако, что влияние вазопрессина на родительское поведение самцов не столь однозначно, как может показаться на первый взгляд. Так, кастрация самцов прерийной полевки приводит к существенному снижению концентрации вазопрессина в латеральной перегородке, но это никак не отражается на проявлении отцовской заботы (Lonstein, De Vries, 1999). Следовательно, увеличение экспрессии генов, ответственных за секрецию вазопрессина, может быть результатом каких-то иных процессов, а не одним из факторов стимуляции отцовского поведения (Numan, Insel, 2003).

Окситоцин. Полагают, что этот гормон также играет важную роль в укреплении парных связей у видов с семейно-групповым образом жизни (Carter et al., 1992, 1995, 1997; Young, 1999). В частности, наблюдения за семейными парами калифорнийского хомячка показали, что после спаривания с самками содержание окситоцина в плазме крови самцов заметно увеличивалось и оставалось высоким на протяжении первых двух недель беременности самок, затем снижалось и оставалось низким в течение всего периода выкармливания детенышей. У самцов, не имевших сексуального опыта, концентрация окситоцина в плазме крови оставалась низкой (Gubernick et al., 1995). Эксперименты с введением антагонистов окситоцина самцам прерийной полевки показали, что они становятся более агрессивными и менее заботливыми родителями (Bales et al., 2001). Однако повышение уровня секреции окситоцина после спаривания отмечено и у самцов лабораторных крыс (Numan, Insel, 2003), которые не образуют постоянных пар с самками и не заботятся о потомстве, поэтому роль окситоцина в процессах формирования парных связей и регуляции родительского поведения самцов пока еще остается не вполне понятной. Возможно, эффект окситоцина проявляется не напрямую, а через активацию рецепторов дофамина (Gingrich et al., 2000), и этот вопрос требует уточнения.

В целом можно констатировать, что нейропептидные гормоны играют существенную роль в укреплении парных связей и формировании семейных групп у грызунов, активируя определенные структуры центральной нервной системы и стимулируя, в частности, проявление заботы о потомстве у самцов. Однако действие этих нейрофизиологических механизмов зависит от

целого ряда внешних и внутренних факторов и проявляется по-разному у видов с различной социальной организацией. Экспериментальные исследования в этом направлении находятся еще на самом начальном этапе, и для более обстоятельных выводов пока не хватает данных.

1.3.3. Нейрофизиологические механизмы

Выше уже отмечено, что у самцов, вероятно, действуют те же нейроэндокринные механизмы активации родительского поведения, что и у самок, однако, если у самок эти механизмы “включаются” в период беременности и во время родов, то у самцов все происходит иначе. У видов со слабыми парными связями, таких, как лабораторные крысы, отцовское поведение проявляется в условиях, обеспечивающих постоянство или, по крайней мере, регулярность контактов самцов с детенышами. В этом случае отмечается тот же эффект сенситизации, что и у самок (Brown, Moger, 1983; Dewsbury, 1985; Walsh et al., 1996). У самцов лабораторных крыс и домашних мышей сенситизация может происходить в очень раннем возрасте (например, уже по окончании периода молочного вскармливания) при условии регулярных контактов с детенышами, как это случается при воспитании самкой двух разновозрастных выводков (Gray, Chesley, 1984; McCarthy, 1990).

У видов с семейно-групповым образом жизни, таких, как монгольская песчанка, инфантицид подавляется, а проявление отцовской заботы иницируется нейроэндокринными изменениями, обусловленными образованием постоянных семейных пар. У самцов, не имеющих опыта ухаживания за детенышами, становление отцовского поведения приурочено к периоду вынашивания самкой первого выводка. Самцы, приобретшие отцовский опыт, демонстрируют заботу о потомстве в любой ситуации и уже независимо от репродуктивного состояния самки (Elwood, 1977). В период, когда самки вынашивают и выкармливают детенышей, у самцов отмечается увеличение концентрации пролактина в плазме крови, и параллельно снижается содержание андрогенов (Brown et al., 1995). Однако у другого вида с семейно-групповым образом жизни – калифорнийского хомячка – становление отцовского поведения происходит иначе. Обычно самцы убивают чужих детенышей, даже если живут в парах с беременными самками. Инфантицид сменяется проявлением родительской заботы только после рождения своего потомства. Однако если самку с детенышами отсадить от самца, в его поведении по отношению к чужим отпрыскам вновь проявляется инфантицид (Gubernick, Alberts, 1989). Эти эксперименты свидетельствуют, что у некоторых видов самцы ведут себя как заботливые родители только по отношению к собственному потомству (либо потомству, рожденному самкой, с которой они живут в паре).

Как и у самок, основным отделом головного мозга, ответственным за стимуляцию родительского поведения, у самцов является средняя преоптическая область гипоталамуса (СПО), а также дополнительные обонятельные луковицы и средняя область миндалины (Kirkpatrick et al., 1994a, b). Экспе-

рименты с кастрированными самцами лабораторных крыс, в частности, показывают, что повреждение СПО негативно отражается на индуцированном гормонами отцовском поведении (Rosenblatt et al., 1996; Sturgis, Bridges, 1997; Rosenblatt, Ceus, 1998). Напротив, имплантация эстрадиола непосредственно в СПО стимулирует у самцов проявление родительской заботы (Rosenblatt, Ceus, 1998). Справедливость этих выводов подтверждается и экспериментами с другими видами грызунов (Gubernick et al., 1993b; Trainor et al., 2003).

Вазопрессин, играющий существенную роль в укреплении парных связей и стимулирующий родительскую заботу у самцов, действует на определенные рецепторы (V_{1a}), локализованные в различных структурах головного мозга (Lim et al., 2004). Распределение этих рецепторов (рис. 1.3.3.1) у самцов двух видов полевок (*M. montanus* и *M. ochrogaster*) оказалось различным (Young et al., 1999), и обусловлено это, по-видимому, особенностями репродуктивной биологии, поскольку горная полевка (*M. montanus*) относится к условно одиночным видам, у которых о потомстве заботятся только самки, а у прерийной полевки (*M. ochrogaster*), живущей семейными группами, детенышей с рождения опекают оба родителя (McGuire, Novak, 1986; Oliveras, Novak, 1986).

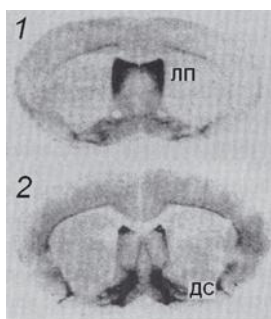


Рис. 1.3.3.1. Распределение рецепторов V_{1a} (зачерненные участки) в головном мозге горной полевки *Microtus montanus* (1) и прерийной полевки *M. ochrogaster* (2), выявленное радиографическим методом. ЛП – латеральная перегородка, ДС – диагональная связка (по: Young et al., 1999, с изменениями).

Сходные различия обнаружены и у другой пары близкородственных видов – калифорнийского хомячка, живущего семейными группами, и белоногого хомячка (*Peromyscus leucopus*), относящегося к условно одиночным видам (Metzgar, 1971; Ribble, Salvioni, 1990). У самцов калифорнийского хомячка распределение рецепторов вазопрессина в ядрах ложа терминальной пластинки и латеральной перегородке оказалось значительно более скученным и плотным, чем у самцов белоногого хомячка (Bester-Meredith et al., 1999). Выявленные особенности распределения рецепторов вазопрессина позволяют предположить, что межвидовые различия в социальной организации, выражающиеся в специфике репродуктивной биологии (высокая или слабая прочность парных связей, участие или неучастие самцов в воспитании потомства и др.), могут быть обусловлены различиями в нейроанатомии головного мозга и иммунореактивности к вазопрессину (Insel et al., 1994; Bester-Meredith et al., 1999).

Распределение рецепторов вазопрессина варьирует не только у самцов разных видов, но и у самцов одного вида в зависимости от репродуктивного статуса. Так, у самцов прерийной полевки, живущих в парах с самками и совместно с ними воспитывающих потомство, плотность распределения указанных рецепторов в латеральной перегородке была более низкой, чем у

самцов, не имеющих сексуального опыта и содержащихся изолированно (Bamshad et al., 1994). Выше уже было отмечено, что кастрация самцов прерийной полевки негативно отражается на родительском поведении особей этого пола, и это сопровождается сокращением числа рецепторов вазопрессина (V_{1a}) в ядрах ложа терминальной пластинки, латеральной перегородке и средней области миндалины (Wang, De Vries, 1993), т.е. в структурах, ответственных за стимуляцию родительского поведения и формирование прочных парных связей.

Определенную роль в формировании парных связей и стимуляции родительского поведения у самцов, возможно, играет окситоцин. Установлено, в частности, что распределение рецепторов окситоцина в структурах головного мозга у видов с семейно-групповым образом жизни (как, например, *M. ochrogaster*) отличается от такового у видов со слабыми парными связями (*M. montanus*, *M. pennsylvanicus*) (Insel, Shapiro, 1992). У прерийной полевки обнаруживается повышенная концентрация рецепторов окситоцина в прилежащем ядре и предлимбической коре, тогда как у горной и пенсильванской полевок – в латеральной перегородке. Установлено, что инъекции антагонистов окситоцина в прилежащее ядро и предлимбическую кору блокируют поведение, связанное с формированием семейных пар у прерийной полевки (Young et al., 2001).

Таким образом, формирование родительского поведения самцов находится, скорее всего, под контролем тех же церебральных структур, что и у самок, но среди гормонов-регуляторов ведущую роль играют тестостерон и его производные, синтезируемые в головном мозге (в особенности, эстрадиол), а также пролактин и вазопрессин.

1.3.4. Тактильная стимуляция

Выше, в соответствующем разделе, посвященном материнскому поведению, уже шла речь о значении тактильной стимуляции для формирования родительского поведения самок. Экспериментальные исследования показывают, что тактильная стимуляция (скупивание и груминг) не менее важна и для самцов, и что только благодаря этой стимуляции они становятся заботливыми родителями и партнерами.

У видов, живущих семейными группами, таких как прерийная полевка или монгольская песчанка, прямой родительский вклад самцов заключается, преимущественно, в том, что они скупиваются с детенышами в гнезде, согревая их своим теплом, и периодически вылизывают. Детеныши, таким образом, получают дополнительную тактильную стимуляцию со стороны отцов, и эта стимуляция оказывается чрезвычайно важной для процессов формирования родительского поведения у молодых особей и, в первую очередь, самцов. Подтверждением этому служат, в частности, результаты экспериментов с перекрестным выкармливанием детенышей у двух видов полевок – прерийной (вид, у которого заботу о детенышах проявляют оба родителя) и пенсильванской (вид, у которого о потомстве заботятся только

самки). У половины самцов пенсильванской полевки, выкормленных приемными родителями прерийной полевки, в зрелом возрасте стало проявляться родительское поведение: они скучивались с детенышами в гнезде, “насиживали” и вылизывали их, что в норме для этого вида не характерно (McGuire, 1988).

Сходные результаты получены в экспериментах с перекрестным выкармливанием детенышей у калифорнийского (*P. californicus*) и белогоногого (*P. leucopus*) хомячков (Beste-Meredith, Marler, 2003a).

Еще одно доказательство получено в экспериментах с особями из двух различных популяций прерийной полевки, обитающей в штатах Канзас и Иллинойс, США (Roberts et al., 1998a). Родительское поведение особей из штата Иллинойс было выражено в большей степени, чем у особей из Канзаса. При перекрестном выращивании, когда детенышей выкармливали родители из другой популяции, молодые особи, особенно самцы, “наследовали” характеристики родительского поведения приемных отцов в большей степени, чем приемных матерей. Эти эксперименты показывают, что заботу о потомстве у самцов некоторых видов грызунов можно стимулировать соответствующим “воспитанием” (эффект стимуляции подобного подобным), изменяя условия их содержания на ранних стадиях постнатального развития.

Если детеныши-самцы под влиянием дополнительной тактильной стимуляции со стороны отца по достижении половой зрелости становятся более заботливыми родителями, то возникает вопрос: как повлияет недостаток тактильной стимуляции на поведение самцов, выращенных в неполных семейных группах (без взрослого самца), у видов с семейно-групповым образом жизни? Ответ получен в экспериментах с семейными группами монгольской песчанки (Громов, 2009б). В этих экспериментах из семейных групп после рождения детенышей отсаживали самцов, оставляя самок заботиться о потомстве в одиночестве. Детенышей в возрасте 1 мес. отсаживали от матерей и содержали по одному в террариумах, разделенных сетчатой перегородкой на две камеры (в каждом террариуме находились особи противоположного пола). Разнополых особей с минимальной степенью родства (из разных семейных групп и разных террариумов), достигших возраста 2.5–3 мес. (1-е поколение), содержали попарно и вновь отсаживали самцов после рождения детенышей. Процедуру формирования пар с последующим отсаживанием самцов повторяли до получения 3-го поколения детенышей, выкормленных самками в одиночестве. Из особей 3-го поколения, достигших возраста 2.5–3 мес., сформировали семейные пары и провели серию наблюдений за родительским поведением. Третье поколение особей было выбрано для проведения окончательных наблюдений с тем расчетом, что ожидаемые изменения в их поведении должны быть более заметными, чем у первого поколения (эффект накопления различий). Окончательный анализ показал, что самцы, выросшие в семейных группах без отца и, соответственно, испытывавшие дефицит тактильной стимуляции, демонстрировали ослабление привязанности к самке (это выражалось в сокращении времени,

затрачиваемого на груминг партнера) и пассивнее заботились о детенышах в течение первых двух недель после их рождения (меньше времени проводили в гнезде и реже вылизывали детенышей). Полное восстановление уровня родительской заботы до нормальных значений у самцов и самок в экспериментальных группах произошло лишь в конце 24-дневного периода наблюдений.

Результаты этих экспериментов свидетельствуют, что отсутствие взрослого самца в семейной группе негативно отражается на формировании родительского поведения у потомства, и наиболее заметные отклонения обнаруживаются, прежде всего, у молодых особей того же пола. Эти отклонения обусловлены, прежде всего, дефицитом тактильной стимуляции, которая на ранних стадиях постнатального развития детенышей играет важную роль в формировании родительского поведения у самцов точно так же, как и у самок.

Подводя итог, остается еще раз отметить, что родительское поведение самцов находится под общим контролем гормональных и нейрофизиологических механизмов регуляции, равно как и у самок. Однако эти механизмы имеют определенную специфику, выражающуюся преимущественно в том, что родительское поведение самцов в значительно меньшей степени контролируется гормонами, тогда как ведущую роль играет внешняя, в том числе тактильная, стимуляция на ранних стадиях постнатального развития, а также, по-видимому, социальные факторы, связанные с формированием устойчивых парных связей (через посредство нейропептидных гормонов) и присутствием самки с детенышами. В связи с этим лишь у относительно малого числа видов самцы проявляют активную заботу о своем потомстве (подробнее об этом будет сказано в Части 2). Но анализ даже тех ограниченных данных, касающихся немногочисленных изученных видов, обнаруживает существование заметных межвидовых различий в гормональных механизмах стимуляции отцовского поведения. Остается надеяться, что будущие исследования с привлечением новых видов принесут больше сведений в общую копилку наших знаний о феномене родительской заботы у самцов грызунов.

Часть 2

Сравнительный анализ родительского поведения грызунов

Материалы, изложенные в Части 1, свидетельствуют о том, что родительское поведение грызунов – сложный и многообразный феномен. Ниже будет показано, что степень проявления родительской заботы во многом зависит от видоспецифической системы использования пространства и социальных отношений, т.е. от пространственно-этологической структуры. Это понятие введено в популяционную экологию И.А. Шиловым (1977). Предлагаемый вниманию читателей сравнительный анализ родительского поведения грызунов построен на сопоставлении видов с разными типами пространственно-этологической структуры, о которых предварительно следует дать соответствующие пояснения.

2.1. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов и ее типологическая классификация

Любая популяция, как известно, объединяет особей одного вида, являющихся потенциальными конкурентами. Поскольку обострение внутривидовой конкуренции может поставить под угрозу благополучное существование популяции, возникает проблема смягчения конкурентных отношений. Простейший способ решения этой проблемы – разобшение особей, или пространственная сегрегация, которая легко обнаруживается у многих видов животных. Однако полное разделение особей в пространстве входит в противоречие с другой биологической задачей – обеспечением контактов между ними, т.е. с процессами функциональной интеграции, благодаря которым популяция сохраняет структурную и функциональную целостность, адаптированную к условиям внешней среды. Следовательно, “центробежная” тенденция пространственной сегрегации должна уравниваться противоположной, “центростремительной” тенденцией функциональной интеграции. Обе тенденции, реализующиеся в виде определенных поведенческих взаимодействий между сородичами, в конечном итоге приводят к формированию видоспецифической пространственно-этологической структуры, выражающейся в закономерном распределении особей и их группировок в пространстве и упорядоченной системе взаимоотношений между ними (Шилов, 1977, 1991, 2002).

Отряд грызунов (Rodentia) демонстрирует широкое разнообразие вариантов использования пространства и социальных отношений. Поскольку грызуны ведут оседлый образ жизни, им свойствен интенсивный тип использования пространства, при котором особи или компактные группировки в течение длительного периода эксплуатируют ресурсы относительно ограниченных индивидуальных или групповых участков обитания. Пространственно-этологическую структуру поселений грызунов можно харак-

теризовать качественно и количественно с помощью таких показателей, как степень привязанности к территории (оседлость), степень дисперсности (или агрегированности) особей, состав группировок, прочность парных связей, степень асимметрии взаимодействий, характер внутригрупповых отношений (агрессивный или миролюбивый), и целый ряд других. Разные авторы выделяют среди грызунов виды, условно называемые одиночными, виды с агрегациями взрослых разнополых особей, виды, живущие семейными группами и даже эусоциальные виды, у которых социальная организация обладает чертами, свойственными сообществам муравьев и термитов. Все они характеризуются определенными различиями в родительском поведении. Однако сравнительный межвидовой анализ заботы о потомстве у грызунов существенно проигрывает без типологической классификации пространственно-этологической структуры, которую можно использовать в качестве своеобразной системы координат и располагать в ней разные виды, ориентируясь на сходство или различия между ними в характере использования пространства и социальной организации. Такая классификация, разработанная автором (Громов, 2004а, 2005а, 2008), позволяет сопоставлять виды и по другим признакам, характеризующим, к примеру, прочность парных связей или степень участия самцов и самок в ухаживании за потомством.

Подробный анализ четырех основных типов пространственно-этологической структуры популяций грызунов приведен в другой монографии (Громов, 2008), здесь же можно ограничиться их кратким описанием.

Тип I – система обособленных индивидуальных участков обитания. Взрослые особи живут обособленно, отношения между ними преимущественно агрессивны, поэтому их участки распределяются в пространстве относительно диффузно, а некоторая неравномерность распределения (если таковая обнаруживается) обусловлена особенностями рельефа и мозаичностью в распределении кормов, но не социальными связями. Исключение составляют перекрывающиеся участки обитания самцов и самок, степень индивидуализации (обособленности) которых по отношению к особям противоположного пола относительно низка. У видов с подобной системой использования пространства элементарных группировок, как правило, не существует, если не считать группировками временные альянсы самцов и самок с перекрывающимися участками обитания. Такие альянсы возникают только в период спариваний и лишь на короткий срок – от нескольких часов до нескольких суток; по окончании сезона размножения связь самцов с самками ослабевает. Система спаривания – промискуитет либо полигиния. У некоторых видов в репродуктивный период могут формироваться временные агрегации самцов с частично перекрывающимися участками, совпадающими с гнездовыми участками рецептивных самок. Агрегации самцов нестабильны и распадаются в конце сезона размножения.

Тип II – система относительно устойчивых агрегаций взрослых разнополых особей с частично перекрывающимися участками обитания. В подобных агрегациях, называемых также *парцеллами* (Наумов, 1967, 1971), *дема-*

ми (Флинт, 1977; Евсиков и др., 2001), ассоциациями (Macdonald, 1981; Gromov et al., 2000) или *breeding colonies* (Bujalska, Saitoh, 2000), самки занимают относительно обособленные и нередко охраняемые гнездовые участки, на которые накладываются обширные, взаимно перекрывающиеся и, соответственно, менее монополизированные участки самцов. Вследствие перекрывания участков обитания внутривидовая конкуренция обостряется, и это приводит к формированию иерархии доминирования среди самцов. Система спаривания – промискуитет или полигиния. Прочные парные связи отсутствуют: самцы объединяются с самками на относительно короткий период (максимум – две недели). Молодняк расселяется вскоре после окончания периода молочного вскармливания.

Тип III – слабо консолидированные семейные группы, нередко распадающиеся с окончанием репродуктивного периода. В таких семейных группах самец объединяется чаще с одной, реже – с двумя-тремя самками. Семейная пара занимает частично или полностью обобществленный участок обитания. Если в семейной группе присутствует не одна, а две или три самки, они могут либо сосуществовать на одном гнездовом участке, либо занимать обособленные охраняемые территории. Взаимоотношения между половыми партнерами и членами семейной группы характеризуются толерантностью и низкой частотой агрессивных актов. Иерархия выражена слабо и проявляется в доминировании взрослых особей над молодыми членами группы. Молодняк относительно рано становится половозрелым и обычно выселяется из семейных групп в течение текущего сезона размножения. Система спаривания лабильна, и половые партнеры (в особенности, самцы) в сезон размножения могут спариваться с особями из соседних семей, поэтому, наряду с моногамией, отмечается полигиния и полиандрия.

Тип IV – структурированные семейные группы, которые по составу взрослых особей мало отличаются от слабо консолидированных семейных групп, но к ним присоединяются один-два, в некоторых случаях даже три, выводка молодых особей. Характерной особенностью таких семейных групп является кооперация в различных формах деятельности, связанной с рытьем нор или сооружением убежищ, фуражированием, охраной территории, запаховой маркировкой, воспитанием потомства. Охраняемые семейно-групповые участки располагаются обособленно; напротив, пространство в пределах семейно-группового участка полностью обобществлено, за исключением тех ситуаций, когда в семейной группе имеются размножающиеся самки, занимающие отдельные охраняемые территории. Молодые зверьки первого помета могут частично выселяться из семейных групп в течение текущего сезона размножения, но более поздние выводки остаются на зимовку с родителями и расселяются с началом весеннего размножения либо позднее. У ряда видов крупных грызунов, таких как, например, сурки (*Marmota olympus*, *M. sibirica*, *M. menzbieri* и др.) или бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*), молодняк расселяется на втором и даже третьем году жизни (Barash, 1973a; Сунцов, 1981; Машкин, 1983). Для структурированных семейных групп характерна сложная социальная организация. Внутригруппо-

вые отношения отличаются высокой степенью толерантности; агрессивные взаимодействия крайне редки. Хорошо выражена возрастная иерархия, проявляющаяся в доминировании взрослых особей над молодыми, а среди молодняка – доминирование особей из старших выводков над младшими. Прочность парных связей у этой категории видов наиболее высока, но система спаривания, тем не менее, весьма лабильна: нередко образуются моногамные пары, но постоянные половые партнеры в сезон размножения не отпускают возможности спариваться с особями из соседних семейных групп, поэтому наряду с моногамией отмечается полигамия, а также факультативная полигиния и полиандрия.

Ниже приведены краткие очерки экологии и поведения видов, распределенных по четырем категориям в соответствии с выделенными типами пространственно-этологической структуры. Каждому виду дана обобщенная эколого-поведенческая характеристика, предвещающая описание результатов исследований родительского поведения.

2.2. Виды с системой обособленных индивидуальных участков обитания (тип I)

Среди многочисленных видов грызунов, выделенных в эту категорию, забота о потомстве изучена в той или иной степени лишь у немногих. Все они относятся к одному семейству (Cricetidae): серый хомячок (*Cricetulus migratorius*), хомячок Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*), джунгарский хомячок (*Phodopus sungorus*), переднеазиатский хомяк (*Mesocricetus auratus*) и горная полевка (*Microtus montanus*).

Серый хомячок, *C. migratorius*, широко распространен на евразийском континенте от Восточных Балкан на западе до Алтая, Монголии и Северо-Восточного Китая на востоке. Размножение этого вида на юге ареала начинается в феврале, а на севере – в апреле, и продолжается до октября. Среднее число эмбрионов, приходящееся на одну самку, в разных регионах варьирует от 4.8 до 6.0 (Башенина, 1951; Асенов, 1988).

Пространственно-этологическую структуру поселений серого хомячка изучали в 1980-1981 гг. в юго-восточной части Заалтайской Гоби на площадках мечения размером 8 и 12 га методом повторных отловов. Размеры и конфигурацию участков обитания меченых особей определяли по крайним точкам их поимок (Васильева, Сузов, 1983, 1984).

Исследование показало, что площадь участка обитания зависела от пола, возраста и иерархического статуса особи, а также от плотности населения популяции и ряда других факторов. Участки перезимовавших самцов были относительно крупными, и их площадь достигала 1200 м², а в среднем составляла 536 м². Степень перекрытия участков была значительной – в среднем 47%.

Полувзрослые самцы занимали порой обширные участки обитания площадью до 3200 м² (рис. 2.2.1), однако их размеры в среднем оставались небольшими – 320 м².

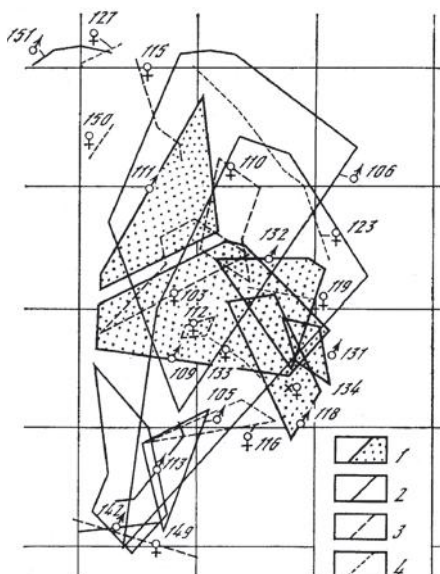


Рис. 2.2.1. Распределение участков обитания перезимовавших самцов и самок серого хомячка, *Cricetulus migratorius*, на площадке мечения в июне-августе 1981 г. (Заалтайская Гоби, Монголия). 1, 3 – перезимовавшие особи, 2, 4 – полувзрослые зверьки, 1, 2 – самцы, 3, 4 – самки. Разметка площадки – 10×10 м (по: Васильева, Суров, 1984, с изменениями).

Участки обитания перезимовавших и полувзрослых самок были приблизительно равной величины – в среднем 200 м². Взаимное перекрывание участков самок не превышало 30%. Напротив, участки обитания особей противоположного пола перекрывались практически полностью (рис. 2.2.1). Расстояние между центрами участков обитания самок (в среднем 60 м) было вдвое большим, чем у самцов (в среднем 31 м). Таким образом, пространственная структура поселений серого хомячка в сезон размножения представляет собой систему слабо перекрывающихся участков обитания взрослых самок, на которую накладываются существенно большие по размерам и значительно перекрывающиеся между собой участки обитания самцов. Есть основания полагать, что самки серого хомячка обычно спариваются с несколькими самцами (Васильева, Суров, 1983, 1984).

В связи с ночной активностью этого вида прямые наблюдения в природе крайне затруднены. Составить представление о характере отношений между взрослыми особями помогают опыты по парному ссаживанию на “нейтральной территории”. Значительная доля агонистических взаимодействий, среди которых преобладают элементы прямой агрессии, свидетельствует о высокой агрессивности этого вида (рис. 2.2.2). Агрессивные контакты характерны как для однополых, так и разнополых партнеров. У самок нега-

тивная реакция на самцов подавляется только во время эструса. В связи с этим в лабораторных условиях зверьков содержат поодиночке, ссаживая самцов и самок только на время спаривания (Gromov et al., 2006).

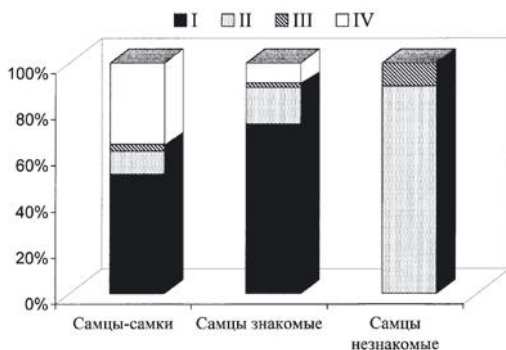


Рис. 2.2.2. Соотношение различных форм взаимодействий в опытах по ссаживанию взрослых самцов и самок серого хомячка, *Cricetulus migratorius*, на нейтральной территории (10-мин тест). Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые (по: Васильева, Суков, 1984).

Анализ поведения при ссаживании знакомых самцов позволяет говорить о существовании иерархии доминирования. Достоверные различия между доминирующими и подчиненными самцами по массе тела и размерам занимаемых ими участков обитания не выявлены. Однако установлено, что самцы-доминанты занимали более оптимальные по защитным и кормовым условиям участки обитания (Васильева, Суков, 1984).

Заслуживает внимания факт, что во взаимодействиях незнакомых самцов в парных ссаживаниях “на нейтральной территории” отмечены только элементы ритуализованного агонистического поведения и избегание контактов, тогда как прямая агрессия не проявлялась, пока зверьков не оставляли в экспериментальной камере на длительное время. Это может свидетельствовать в пользу существования иерархии доминирования, основанной на агрессивных взаимодействиях самцов, занимающих перекрывающиеся участки обитания в репродуктивный период.

Детеныши серого хомячка быстро растут (Свириденко, 1969) и рано становятся самостоятельными. В возрасте 17-18 дней самка прекращает кормить их молоком и оставляет в гнезде одних, перебираясь в другую нору. По истечении нескольких дней выводок распадается, и молодые зверьки расселяются (Башенина, 1951).

Молодые самцы по мере взросления активно конкурируют с взрослыми особями, пытаясь войти в состав иерархически организованных группировок. Если этого не происходит, они выселяются за пределы основного поселения в менее пригодные биотопы. Молодые самки, готовые к размноже-

нию, остаются вблизи материнского участка обитания либо выселяются на периферию. Некоторые из них, как и часть полувзрослых самцов, мигрируют за пределы локальных поселений (Васильева, Суров, 1984).

Наблюдения в лабораторных условиях показывают, что самки агрессивно реагируют на самцов, не допускают их в гнездо и заботятся о детенышах в одиночестве. Материнское поведение у серого хомячка изучали в лабораторных условиях (Gromov et al., 2006). Под наблюдением находились 10 самок в возрасте не менее 3-4 месяцев, рожденных в неволе от производителей, отловленных в природе. Ранее они не приносили потомства. После ссаживания с самцами и визуального контроля садок самок помещали в индивидуальные клетки и содержали в стандартных лабораторных условиях. За 7-10 дней до родов беременных самок перемещали в индивидуальные аквариумы размером 60×30×35 см с деревянной гнездовой камерой размером 15×15×8 см, оборудованной прозрачным верхом из оргстекла. Дно аквариумов засыпали слоем мелких древесных опилок толщиной 2-3 см, а в качестве подстилки в гнездовые камеры закладывали древесную стружку.

Для наблюдений использовали методику, разработанную ранее для полевых (Smorkatcheva, 2003). Период наблюдений, составлявший 20 дней, начиная со 2-го дня после рождения детенышей, разделили на четыре пятидневки: 2-6, 7-11, 12-16 и 17-21 дни. Наблюдения проводили через сутки вечером (с 19:00 до 24:00) или утром (с 9:00 до 11:00) в течение 1-1.5 часов с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки самки с детенышами находились под наблюдением не менее трех раз (в сумме не менее 3 часов), а суммарное время за весь период наблюдений составляло не менее 12 часов. С помощью секундомера фиксировали суммарное время нахождения самки в гнезде (с точностью до 1 мин), продолжительность чисток (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с), доставку гнездового материала (опилок и стружки) в гнездо, частоту манипуляций с гнездовым материалом и доставку корма в гнездо.

Все находившиеся под наблюдением самки проявляли как прямую заботу о потомстве (кормление молоком, "насиживание" детенышей для их обогрвания, чистка, или вылизывание, детенышей), так и косвенную (устройство гнезда, доставка гнездового материала и манипуляции с ним, в частности, рыхление подстилки, а также доставка корма в гнездо).

Прямая забота о потомстве. Оценку времени кормления детенышей не проводили из-за невозможности точного количественного учета этого показателя. Можно лишь утверждать, что когда самка "насиживает" детенышей в гнезде, они значительную часть времени сосут молоко, особенно в течение первых двух пятидневок.

Данные, приведенные на рис. 2.2.3, I, свидетельствуют о том, что по мере роста детенышей время, которое самка проводит с ними в гнезде, постепенно сокращается: в первую пятидневку этот показатель составлял в среднем 46.1 ± 3.5 мин за 1 час наблюдений (минимум – 17.1 мин, максимум – 55 мин), а в последнюю пятидневку – 26.2 ± 2.8 мин, т.е. почти вдвое меньше (минимум – 0 мин, максимум – 58.2 мин).

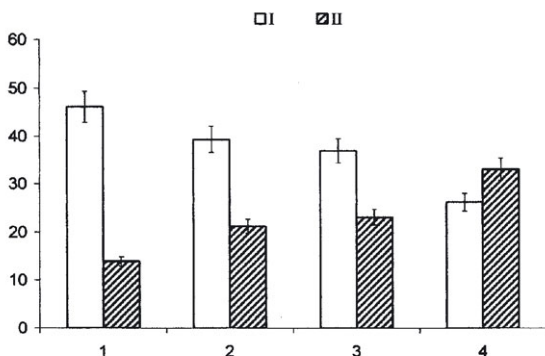


Рис. 2.2.3. Суммарное время нахождения самок серого хомячка, *Cricetulus migratorius*, в гнезде с детенышами (I) и длительность периодов (II), в течение которых детеныши остаются в гнезде одни ($M \pm m$, за 1 час наблюдений). 1-4 – номера пятидневок. Вертикальная шкала – время, мин.

По мере взросления детенышей самка чаще отлучается из гнезда. Обычно, перед тем как покинуть гнездо, она закапывает детенышей в подстилку, подгребая ее передними лапами от краев гнезда к центру. Время, в течение которого детеныши оставались в гнезде одни, по мере их роста постепенно увеличивалось (рис. 2.2.3, II): в первую пятидневку этот показатель в среднем составлял 13.9 ± 3.5 мин за 1 час наблюдений (минимум – 5 мин, максимум – 42.2 мин), а в последнюю – 33.0 ± 5.4 мин (минимум – 1.8 мин, максимум – 51.7 мин).

Находясь в гнезде, самка не только кормит детенышей молоком и обогревает их своим теплом, но и регулярно чистит, особенно тщательно вылизывая языком область гениталий и живота. Одновременно с этим она удаляет помет детенышей из центра гнезда на его периферию. По мере роста детенышей чистка распространяется и на другие части тела, в особенности спину и голову. Первую пятидневку самки чистили детенышей менее интенсивно: средний показатель составлял 62.8 ± 14.3 с за 1 час наблюдений (минимум – 14 с, максимум – 169 с), чем во вторую пятидневку (в среднем 144 ± 32 с, минимум – 50 с, максимум – 375 с), а минимальная продолжительность чисток приходилась на последнюю пятидневку (в среднем 35 с, минимум – 4 с, максимум – 88 с) (рис. 2.2.4).

Число детенышей в выводках варьировало от 2 до 7. Корреляционный анализ показал, что длительность периодов пребывания самки в гнезде и продолжительность вылизывания детенышей практически не зависели от величины выводка: коэффициенты корреляции Спирмена, вычисленные для этих двух показателей, варьировали от -0.21 до 0.58, при этом даже в последнем случае корреляция не была достоверной.

Косвенная забота о потомстве. Количественную оценку поведения самок проводили по двум показателям: доставка гнездового материала и количество манипуляций с ним в гнезде (рис. 2.2.5).

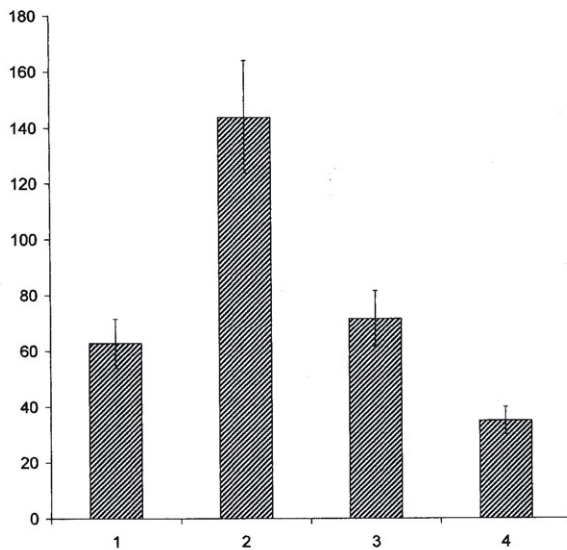


Рис. 2.2.4. Суммарная продолжительность чисток (вылизывания) детенышей самками серого хомячка, *Cricetulus migratorius* ($M \pm m$, за 1 час наблюдений). Вертикальная шкала – время, с. 1-4 – номера пятидневок.

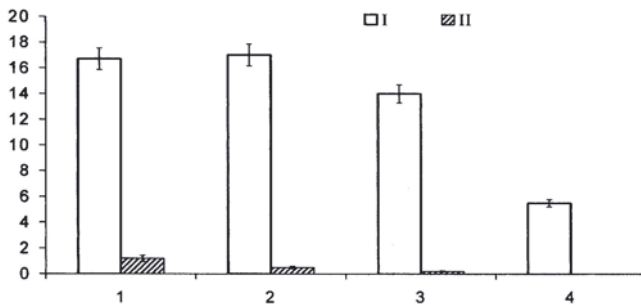


Рис. 2.2.5. Частота манипуляций с гнездовым материалом (I) и доставки его в гнездо (II) ($M \pm m$, за 1 час наблюдений) у самок серого хомячка, *Cricetulus migratorius*. 1-4 – номера пятидневок.

Самки приступают к подготовке гнезда за несколько часов до наступления родов, а после рождения детенышей доставка гнездового материала становится редкой и нерегулярной, однако периодически отмечаются манипуляции с гнездовым материалом, особенно рыхление подстилки передними лапами. Число манипуляций с гнездовым материалом, достигавшее в первую пятидневку 16.7 ± 2.4 за 1 час наблюдений (минимум – 6, максимум – 29), существенно сократилось в последнюю пятидневку и составило в среднем 5.5 ± 1.7 (минимум – 0, максимум – 14).

Доставка гнездового материала после рождения детенышей происходила редко: в первую пятидневку этот показатель составлял 1.2 ± 0.5 раза за 1 час наблюдений, а в последнюю пятидневку ни одна из самок не заносила материал для подстилки в гнездо.

Доставку корма в гнездо отмечали в конце каждого периода активности самок и кормежки вне гнезда в течение первых трех пятидневок. В последнюю пятидневку они прекращали заносить корм в гнездо. Количество выходов из гнезда для кормежки варьировало от 1 до 5 за 1 час наблюдений. Все находившиеся под наблюдением самки перед возвращением в гнездо набирали в защечные мешки мелкие кусочки овощей или яблок, заносили их в гнездо и складывали под подстилку в центре гнездовой камеры. Обычно самки совершали несколько рейдов за кормом в течение одного периода кормежки. Благодаря запасам сочного корма в гнезде постоянно поддерживалась достаточно высокая влажность. В возрасте 10-12 дней детеныши начали употреблять заготовленные самкой овощи в пищу, разыскивая их в гнезде под подстилкой. Попытки затащить в гнездо крупные куски овощей самки предпринимали, когда детенышам исполнилось две недели.

К концу последней пятидневки 6 из 10 находившихся под наблюдением самок перестали заходить в гнездовую камеру с детенышами, устраиваясь на отдых в углу аквариума. Некоторые детеныши следовали за матерью, но остальные продолжали находиться в гнезде в периоды отдыха.

На основании всего изложенного можно заключить, что у самок серого хомячка хорошо выражена как прямая, так и косвенная забота о потомстве. Первая проявляется не только в кормлении молоком, но и обогревании детенышей, а также регулярном вылизывании (груминге). Все показатели, характеризующие материнскую активность, снижались по мере роста детенышей, за исключением груминга, продолжительность которого была максимальной не в первую, а во вторую пятидневку. В последнюю пятидневку все проявления материнской заботы сократились до минимума. Динамика изменений материнского поведения у серого хомячка является типичной для рассматриваемой категории видов.

Значительное число исследований посвящено хомячку Кэмпбелла, *Phodopus campbelli*, встречающемуся в степных и полупустынных регионах Центральной Азии (Wynne-Edwards et al., 1992; Scribner, Wynne-Edwards, 1994; Суков и др., 1995; Wynne-Edwards, 1995, 1998). Этот вид отличается относительно высоким репродуктивным потенциалом: в период размножения самки приносят 3-4 выводка по 6-8 детенышей в каждом (Феоктистова, 2008). Беременность длится 18 дней, и приблизительно столько же времени самки кормят детенышей молоком (Wynne-Edwards, 1987).

Пространственно-этологическую структуру поселений этого вида изучали в Убсунурской котловине в 1986-1990 гг. (Wynne-Edwards et al., 1992; Суков и др., 1995). Данные о перемещениях и поведении меченых особей получены с помощью радиотелеметрии и визуальных наблюдений в рассеянном свете фонаря в ночные часы. Пространственное распределение уча-

стков обитания трех самцов и трех самок на одной из площадок мечения показано на рис. 2.2.6.



Рис. 2.2.6. Участки обитания взрослых самцов (выделены сплошными линиями и пунктиром) и самок (затененные области) хомячка Кэмпбелла, *Phodopus campbelli*, на площадке мечения с размером квадратов – 200×200 м летом 1988 г. (по: Суров и др., 1995, с изменениями).

Установлено, что взрослые самцы занимают широко перекрывающиеся участки обитания площадью 2-4 га с обособленными центрами активности вблизи основных нор, расположенных вне зоны перекрывания участков. Гнездовые участки самок занимают значительно меньшую площадь (1-2 га) и располагаются изолированно в пространстве (Васильева и др., 1988).

Обширные размеры участков самцов свидетельствуют о высокой подвижности особей этого пола, перемещающихся на значительные расстояния в сезон размножения (суммарный пробег самца только за одну ночь составляет 2000-3000 м), тогда как активность самок сосредоточена, в основном, вблизи гнездовых нор. Активность самцов особенно возрастает в периоды эструса самок.

Для хомячка Кэмпбелла характерна чрезвычайно низкая плотность населения, составляющая менее 0.5 особи на 1 га. В связи с этим скопление самцов вблизи гнездовых участков самок никак нельзя назвать случайным явлением. В период размножения на участке рецептивной самки в течение одного часа собирается от двух до пяти самцов, спаривающихся с ней по очереди. При этом между самцами происходят ожесточенные схватки. Однако, несмотря на агрессивные конфликты, практически всем самцам удается принять участие в спаривании. По окончании эструса, который длится несколько часов, самцы расходятся по своим участкам. Период интенсивных контактов самцов на участке рецептивной самки очень короток, но, тем не менее, у них устанавливается иерархия доминирования, и наибольшего

успеха в спариваниях (по количеству садок) добивается самый сильный самец, занимающий, к тому же, наиболее крупный участок обитания (Суров и др., 1995). Как показывают наблюдения, агрессивные взаимодействия между самцами случаются и вне периода спариваний, если на участке обитания “хозяина” территории вблизи его норы оказывается “чужак” (Телицына и др., 1988).

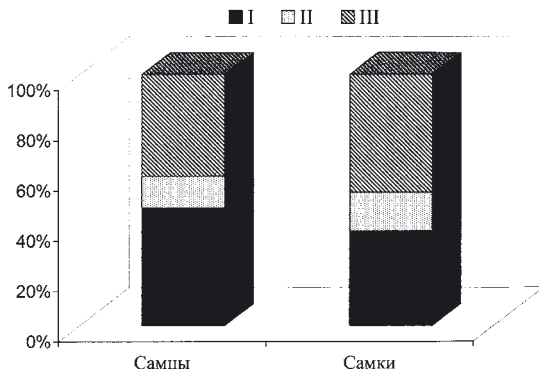


Рис. 2.2.7. Соотношение различных форм взаимодействий в экспериментах по ссаживанию взрослых самцов и самок хомячка Кэмпбелла, *Phodopus campbelli*, на “нейтральной территории”. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические (по: Wynne-Edwards, Lisk, 1987).

Результаты экспериментов по парному ссаживанию взрослых особей на “нейтральной территории” позволяют составить представление о характере взаимодействий в однополых диадах (рис. 2.2.7). Исключительно агонистические контакты, среди которых преобладают элементы прямой агрессии (более 40%), а также практически полное отсутствие миролюбивых взаимодействий свидетельствуют о высокой степени агрессивности этого вида (Wynne-Edwards, Lisk, 1987). Подобные взаимодействия приводят к обособлению участков обитания взрослых особей одного пола, а у самцов они, к тому же, способствуют установлению иерархии доминирования в период спариваний с самками (Суров и др., 1995).

В начале июня самки приносят первое потомство. Сразу же после родов они вновь спариваются с самцами, и через 18 дней рождается следующий выводок. Незадолго до этого самка покидает гнездовую нору, где остается первый выводок, и переселяется в другую подходящую нору. Таким образом, у молодых зверьков остается надежное убежище, в котором они укрываются до начала их расселения и обретения полной самостоятельности.

Наблюдения показывают, что самцы периодически используют для отдыха те же норы, что и самки. Кроме того, они посещают норы самок с подрастающими детенышами и оставляют в них запасы корма, принесенного в

защечных мешках. Один из меченых самцов жил с детенышами в одной норе в течение четырех дней после того, как мать оставила их перед наступлением очередных родов. Контакты самца с этой самкой, обитавшей в соседней норе, все эти дни не прекращались, и самец спаривался с ней во время послеродового эструса. По истечении четырех дней молодые зверьки расселились, и самец стал чаще посещать нору их матери (Суров и др., 1995; Wynne-Edwards, 1995). Нет, однако, никаких подкрепленных полевыми данными доказательств, что самцы проявляют заботу о новорожденных и подрастающих детенышах.

К сентябрю размножение в популяциях хомячка Кэмпбелла практически прекращается, хотя в это время еще отмечаются спаривания молодых самок (в возрасте 40-50 дней) с самцами, сохраняющими половую активность. Приносят ли они потомство осенью – не известно, однако весной следующего года размножаются только перезимовавшие молодые зверьки, поскольку все взрослые особи, по-видимому, погибают в течение зимовки. Данные об использовании пространства и поведении хомячка Кэмпбелла в зимний период отсутствуют.

В лабораторных условиях самцы хомячка Кэмпбелла проявляли прямую заботу о потомстве. Они скучивались с детенышами, согревая их своим теплом, и давали возможность самкам находиться определенное время вне гнезда, благодаря чему последние избегали перегрева, который негативно отражается на их репродуктивном потенциале (Scribner, Wynne-Edwards, 1994; Wynne-Edwards, 1995, 1998). Полагают, что такое поведение самцов является адаптацией к суровым экологическим условиям, характеризующимся относительно малым количеством осадков и низкой среднегодовой температурой.

При изучении родительского поведения самцов и самок хомячка Кэмпбелла в неволе (Wynne-Edwards, 1995) зверьков содержали в пластиковых клетках размером 30×20×13 см без гнездовых домиков. В лабораторном помещении, где находились зверьки, поддерживали температуру 22-24°C. Под наблюдением находились 15 выводков, выкармливаемых самками, и 7 выводков, о которых заботились родительские пары. Два выводка, выкармливаемых самками, погибли к концу наблюдений. Наблюдения проводили с 1 по 18-й день после рождения детенышей дважды в сутки (в середине дня и в вечернее время) по 30 мин (*scan samples*, Altmann, 1974) с поминутной регистрацией (*scores*) следующих показателей: нахождение взрослых особей в гнезде, их перемещения в контакте хотя бы с одним детенышем, нахождение вне гнезда. Полученные данные сгруппировали по возрасту детенышей: 1-3, 4-6, 7-9, 10-12, 13-15 и 16-18 дни.

По мере подрастания молодняка взрослые особи чаще покидали гнездо, оставляя детенышей одних на продолжительное время. Детеныши, выкармливаемые только самками, оставались без присмотра матери вдвое дольше, чем выводки, о которых заботились оба родителя (рис. 2.2.8).

Автор этого исследования (Wynne-Edwards, 1995) полагает, что дополнительная забота со стороны самцов благоприятно сказывается на выжива-

нии детенышей, поскольку в этом случае они меньше времени остаются в гнезде одни и, следовательно, не переохлаждаются. Переохлаждение может приводить к гибели выводков, что и зафиксировано в тех случаях, когда заботиться о потомстве оставляли только самок.

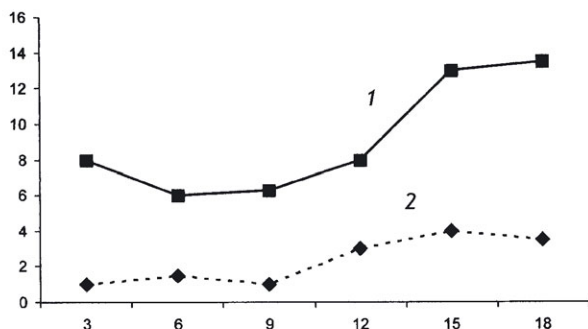


Рис. 2.2.8. Длительность периодов ($M \pm m$), в течение которых детеныши хомячка Кэмпбелла, *Phodopus campbelli*, оставались в гнезде одни. 1 – одиночные самки, 2 – семейные пары. Вертикальная шкала – время, мин; горизонтальная – возраст детенышей (по: Wynne-Edwards, 1995, с изменениями).

В другом исследовании (Задубровская, 2011) проводили тестирование самцов на 2-й день после рождения выводка, чтобы установить, затаскивают ли они детенышей в гнездо. Тестирование показало, что более 80% самцов проявили себя заботливыми родителями.

Близкородственный вид, джунгарский хомячок, *Phodopus sungorus*, также распространен в Центральной Азии (Феоктистова, 2008), однако данных по нему, в сравнении с хомячком Кэмпбелла, собрано гораздо меньше. Этот вид также отличается относительно высоким репродуктивным потенциалом: в период размножения самки приносят от 3 до 6 выводков по 4-8 детенышей в каждом (Феоктистова, 2008). Беременность длится 18 дней; приблизительно столько же времени самки кормят детенышей молоком (Jordan, 1971, цит. по: Феоктистова, 2008).

Наблюдения в природе свидетельствуют, что взрослые особи одного пола агрессивны друг к другу даже в зимний период, но хорошо уживаются в парах. Совместное использование одной норы самцом и самкой чаще является правилом, чем исключением (Wynne-Edwards, 1995). Пары относительно постоянны, и, возможно, существуют и зимой, но беременных самок в это время года обнаружить не удалось (Суров, Телицына, 1986). В летний период отмечены тесные и продолжительные связи самцов с двумя и даже тремя самками, обитающими на обособленных гнездовых участках (Wynne-Edwards, 1995).

При раскапывании нор обнаружилось, что в четырех из пяти случаев в гнезде с самкой и детенышами находился самец (Wynne-Edwards, 1995), а в

одном случае – самец без самки (отсутствие последней, возможно, объяснялось ее бегством). Это позволяет говорить о возможном участии самцов в воспитании потомства. Однако о родительском поведении самцов джунгарского хомячка существуют противоречивые мнения: одни исследователи (например, Wynne-Edwards, 1995, 1998) утверждают, что самцы этого вида практически не проявляют заботу о потомстве, тогда как другие (Хрущова, Васильева, 2007) придерживаются противоположной точки зрения.

В одном из исследований (Wynne-Edwards, 1995) проводили наблюдения за 7 выводками, выкормленных самками, и за 6 выводками, о которых заботились родительские пары. Условия содержания зверьков, методика наблюдений и регистрируемые показатели были теми же, что и для хомячка Кэмпбелла, т.е. оценивалось преимущественно время нахождения взрослых особей в гнезде и вне гнезда. Исследование показало, что по мере роста детенышей взрослые особи чаще покидали гнездо, оставляя детенышей одних на продолжительное время. Однако, в отличие от хомячка Кэмпбелла, у джунгарского хомячка существенных различий по такому показателю, как время пребывания детенышей в гнезде без взрослых особей, в зависимости от того, ухаживала за детенышами одна самка или оба родителя, не обнаружено (рис. 2.2.9). Иными словами, отсутствие в гнезде самки слабо компенсировалось присутствием самца, и, следовательно, можно сделать вывод, что самцы этого вида практически не играют никакой роли в воспитании потомства.

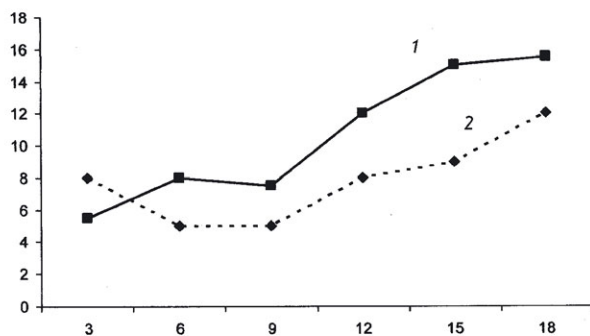


Рис. 2.2.9. Длительность периодов ($M \pm m$), в течение которых детеныши джунгарского хомячка, *Phodopus sungorus*, воспитываемые самками (1) и парами взрослых особей (2), оставались в гнезде одни. Вертикальная шкала – время, мин; горизонтальная – возраст детенышей (по: Wynne-Edwards, 1995, с изменениями).

В другом исследовании (Хрущова, Васильева, 2007) показано, что в лабораторных условиях самцы занимаются обустройством гнезда, согревают и чистят детенышей, а также затаскивают в гнездо, если они выползают наружу. В связи с этим возникает вопрос: проявляется ли родительское поведение у самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского хомячка в природе? Этот вопрос, остающийся пока без ответа, вполне закономерен, поскольку,

у некоторых видов грызунов самцы, демонстрирующие заботу о потомстве в лабораторных условиях, не заботятся о потомстве в природных условиях.

Переднеазиатский, или сирийский, хомяк, *Mesocricetus auratus*, распространен в предгорных и горных степях Сирии, Палестины и южных районов Турции. Этот вид также отличается высоким репродуктивным потенциалом: самки за сезон размножения приносят от 2 до 4 пометов, в которых может быть до 20 детенышей (Соколов, 1977).

Сведений о пространственно-этологической структуре поселений сирийского хомяка нет, однако, судя по косвенным данным, она может быть отнесена к типу I, как и у большинства представителей подсемейства хомяковых (Cricetinae), отличающихся примитивной социальной организацией (Eibl-Eibesfeldt, 1953) и отсутствием заботы о потомстве у самцов.

Поведение сирийского хомяка изучали только в лабораторных условиях (Dieterlen, 1959; Rowell, 1961a, b; Lerwill, Makings, 1971; Drickamer et al., 1973; Huang, Hazlett, 1974; Goldman, Swanson, 1975). Установлено, что при ссаживании на “нейтральной территории” между особями любого пола происходят ожесточенные схватки. Поведение самцов меняется лишь в присутствии самок, находящихся в состоянии эструса. В парах ссаживаемых самцов практически всегда выделяется доминант и подчиненный. Доминирование никак не связано со степенью знакомства с территорией: самцы-резиденты во многих случаях оказывались подчиненными при ссаживании с незнакомыми самцами (Lerwill, Makings, 1971). Эти данные косвенно свидетельствуют о том, что в природных популяциях у самцов этого вида формируется иерархия доминирования, и высокоранговые самцы могут получать преимущество в спаривании с самками даже в пределах участков обитания низкоранговых самцов, что вполне согласуется с поведением других видов грызунов, относящихся к рассматриваемой категории (тип I).

У переднеазиатского хомяка, как и у многих видов грызунов с пространственно-этологической структурой, относящейся к типу I, нередко отмечается инфантицид, причем не только у самцов, но и у самок. Самцы съедают собственных и чужих детенышей, если обнаруживают их в гнезде в отсутствие матери. Самки нередко убивают чужих детенышей, если их возраст не превышает 5-6 дней (Richards, 1966a, b; Goldman, Swanson, 1975; Diamond, Mast, 1978), и, кроме того, в случае нехватки калорийного питания могут съесть часть или всех детенышей из собственного выводка, восполняя энергетические потери (Schneider, Wade, 1989, 1991). По данным других авторов (Galef, Day, 1977), около 75% впервые рожавших самок съедали часть своих детенышей в первые сутки после родов.

Материнское поведение у самок переднеазиатского хомяка изучали многие исследователи (Rowell, 1960, 1961a, b; Noirot, Richards, 1966; Richards, 1966a, b), однако они оценивали только реакцию самок на предъявление детенышей, т.е. затаскивание их в гнездо (*pup retrieval*), что существенно ограничивает возможность сравнения этого вида с другими представителями подсемейства Cricetinae.

Более информативными можно считать наблюдения за кормящими самками, которых содержали поодиночке в стеклянных террариумах размером 76×48×13 см, заполненных смесью земли, песка и торфа, либо в сетчатых клетках размером 46×38×23 см (Daly, 1972). В качестве гнездового материала самки могли использовать фильтровальную бумагу. Наблюдения проводили ежедневно в течение 15 мин с 1-го по 27-й день после родов и регистрировали время нахождения самки в гнезде, кормление и вылизывание детенышей, затаскивание их в гнездо, а также доставку корма в гнездо и активность, связанную с обустройством гнезда. Поведение самок оценивали в баллах, при этом максимальное количество баллов за один период наблюдений равнялось 30. Весь период наблюдений разделили на четырехдневки, и данные, полученные за каждые 4 дня, усредняли. Результаты наблюдений графически отображены на рис. 2.2.10 и 2.2.11.

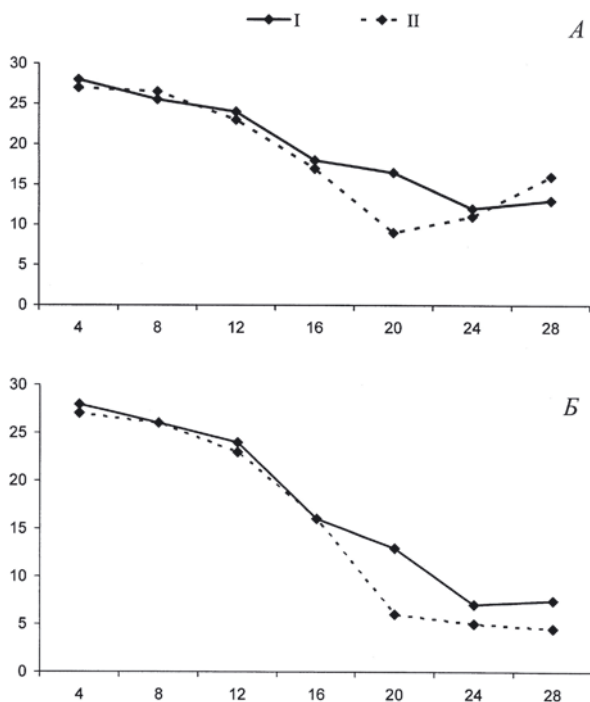


Рис. 2.2.10. Оценка (в баллах) времени нахождения самок переднеазиатского хомяка, *Mesocricetus auratus*, в гнезде с детенышами (А) и кормления детенышей молоком (Б). I – стеклянные террариумы, II – сетчатые клетки. Вертикальная шкала – баллы; по горизонтали – возраст детенышей (по: Daly, 1972, с изменениями).

Время нахождения самок в гнезде с детенышами, равно как и кормления их молоком, было максимальным в первые дни после родов. К концу чет-

вертой недели эти показатели материнского поведения снизились до минимума (рис. 2.2.10).

Сходная динамика изменений обнаружилась и для такой формы материнского поведения, как вылизывание детенышей (рис. 2.2.11, А).

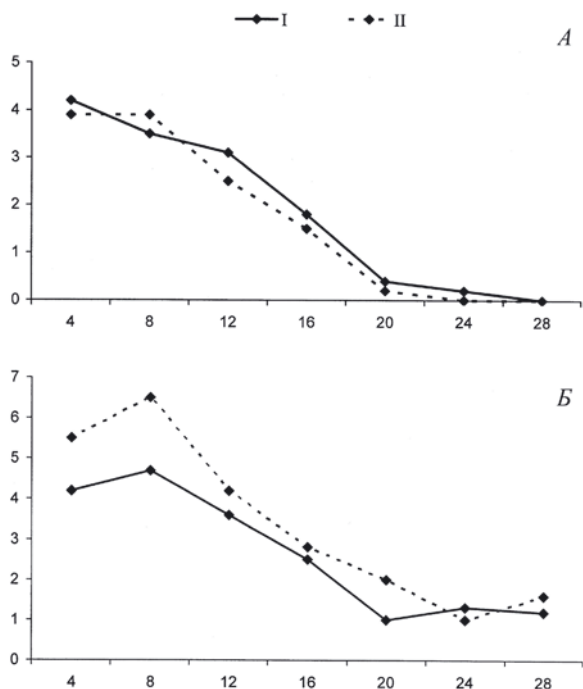


Рис. 2.2.11. Оценка (в баллах) времени вылизывания детенышей (А) и поведения, связанного с обустройством гнезда (Б), у самок переднеазиатского хомяка, *Mesocricetus auratus*. Обозначения как на рис. 2.2.10 (по: Daly, 1972, с изменениями).

Что касается активности, связанной с обустройством гнезда, то она достигала максимума лишь во вторую неделю после родов (рис. 2.2.11, Б). К концу четвертой недели самки практически прекратили кормить детенышей молоком и мало времени уделяли обустройству гнезда.

Графики, приведенные на рис. 2.2.10 и 2.2.11, свидетельствуют о том, что различия в условиях содержания практически не отражались на показателях материнского поведения.

В специально проведенном исследовании (Guerra, de Nunes, 2001) установлено, что экспрессия материнского поведения у переднеазиатского хомяка существенно зависит от величины выводка. Для оценки влияния этого фактора у самок оставляли по 1, 3, 6 или 9 детенышей в выводке и наблюдали за ними с 5-го по 25-й день после родов. Наблюдения показали, что самки тем меньше времени проводили в гнезде с детенышами, чем большей

была величина выводка. Реакция затаскивания детенышей в гнездо была максимально выраженной на 13-15-й день после родов, при этом обнаружена положительная корреляция между частотой затаскивания и числом детенышей в выводке.

В целом, забота о потомстве у переднеазиатского хомяка, как и у многих других видов с примитивной социальной организацией, проявляется в наиболее ограниченной степени и не исключает гибели детенышей по вине их собственных родителей.

Горная полевка, *Microtus montanus*, как следует из названия этого вида, распространена в гористых районах и предгорьях на западе Северной Америки. Детальное исследование пространственно-этологической структуры поселений горной полевки проведено в 1971-1975 гг. в штате Вайоминг (США) с использованием методики повторных отловов на нескольких площадках мечения размером от 0.19 до 0.52 га. Площадь и конфигурацию участков обитания определяли методом минимизации (*minimum area method*). Дополнительно регистрировали перемещения особей, меченных радиоактивным танталом (Jannett, 1978, 1980, 1981, 1982).

Исследования показали, что размножающиеся самки занимали изолированные и охраняемые гнездовые участки. Охрана участков обитания (в частности, преследование самкой-резидентом другой самки, оказавшейся на ее территории) установлена путем наблюдений за особями с радиоактивными метками. Территориальное поведение было особенно хорошо выражено у кормящих самок. Один из примеров пространственного распределения участков обитания взрослых самок показан на рис. 2.2.12.

Наблюдения за кормящими самками свидетельствуют о том, что мать оставляет детенышей, достигших возраста 13-16 дней, одних и переселяется в свободную нору, находящуюся обычно на значительном удалении от прежней гнездовой норы. У 7 из 15 находившихся под наблюдением самок подобное перемещение отмечено летом (в июне-августе), у остальных – осенью (в сентябре-октябре). Однако при высокой плотности населения самка переселяется в ближайшую незанятую нору либо остается в старом гнезде вместе с детенышами из первого выводка. В последнем случае она проживает в одной норе с двумя выводками. Таким образом, в условиях высокой плотности населения происходит отсрочка расселения молодняка и, как следствие, задержка его полового созревания. В перенаселенных популяциях молодняк не участвует в размножении в текущем сезоне.

Самцы горной полевки в сезон размножения занимают в значительной степени обособленные и охраняемые участки обитания в течение длительного периода (до 9 месяцев). Охрана территории, сочетающаяся с активной запаховой маркировкой, отмечается независимо от плотности населения. Самцы, охраняющие свои участки, отгоняют соперников на расстояние, превышающее в некоторых случаях 5-6 м. Однако прямые агрессивные контакты между самцами-соседями происходят относительно редко, и число особей со следами ран на теле в популяциях горной полевки относительно

невелико. Чаще всего следы ранений обнаруживаются у нетерриториальных самцов. В экспериментах по парному ссаживанию самцов на “нейтральной территории” отмечены настолько ожесточенные схватки, что в половине случаев тестирование приходилось прекращать досрочно (Shapiro, Dewsbury, 1986).

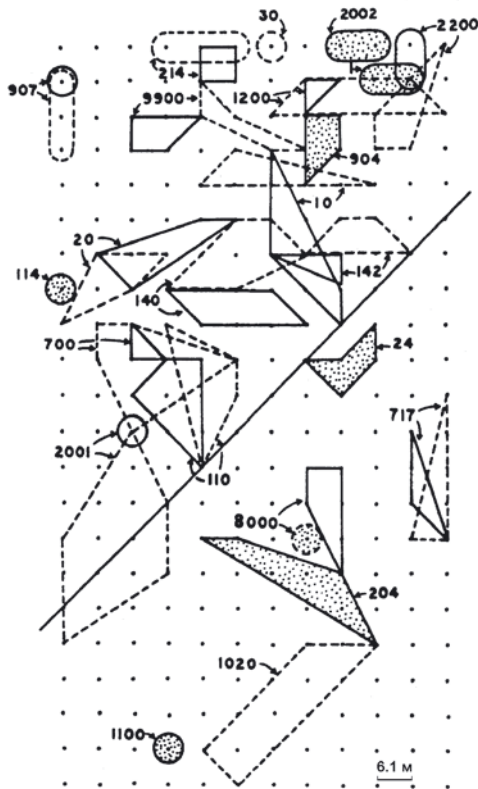


Рис. 2.2.12. Индивидуальные участки размножающихся самок горной полевки, *Microtus montanus*, на одной из площадок мечения в августе (сплошные линии), сентябре и октябре (пунктирные линии) 1973 г. (штат Вайоминг, США). Пунктирной заливкой выделены участки самок, исчезнувших в октябре. Цифрами обозначены номера зверьков. Точками показана разметка площадки (по: Jannett, 1978).

Помимо оседлых (территориальных), отмечены самцы, не имеющие постоянных участков обитания и кочующие в пределах одного или нескольких поселений. При высокой плотности населения только территориальные самцы принимают участие в размножении. Распределение участков взрослых и молодых самцов на одной из площадок мечения при относительно низкой плотности населения показано на рис. 2.2.13. Охраняемая территория каждого взрослого самца перекрывала гнездовые участки одной, двух

или трех самок, с которыми он спаривался. Вследствие этого систему спаривания у горной полевки при низкой плотности населения называют факультативно моногамной, или квазимоногамной, а при высокой плотности – полигинической или полигамной (Jannett, 1982; Shapiro, Dewsbury, 1986).

Вместе с тем, контакты самцов с самками относительно редки, поскольку взрослые особи проявляют агрессивность по отношению к сородичам любого пола. Исключение составляют только периоды спаривания, однако и в это время взаимодействия между половыми партнерами непродолжительны.

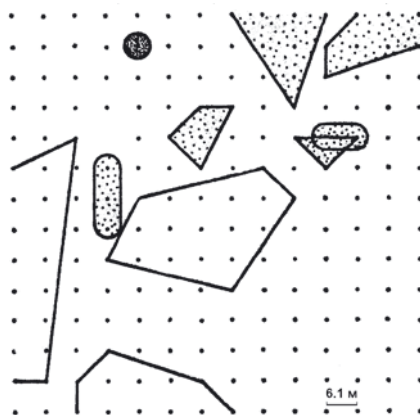


Рис. 2.2.13. Распределение индивидуальных участков трех взрослых и семи молодых самцов горной полевки, *Microtus montanus*, на одной из площадок мечения в сентябре-октябре 1973 г. (штат Вайоминг, США). Участки молодых самцов выделены точечной заливкой (по: Jannett, 1981).

Обычно самцы и самки используют разные гнездовые норы. Лишь в одном случае из 18 зарегистрировано пребывание самца и самки в одном гнезде, причем самка была бездетной. Наряду с этим отмечается тенденция смещения центра активности самца в пределах занимаемого участка обитания в зависимости от эстральных циклов самок: в большинстве случаев самец предпочитал держаться в пределах двух метров от рецептивной самки в течение четырех дней до рождения детенышей. Такое поведение особенно заметно в группировках с одним самцом и двумя самками. Тем не менее, устойчивые парные связи не возникали (Jannett, 1981). Как показали лабораторные эксперименты, у самок отсутствует предпочтение самцов-доминантов, одержавших победы в тестах парного ссаживания (Shapiro, Dewsbury, 1986). Это вполне согласуется с результатами полевых исследований, показывающих, что у самок нет возможности выбора, поскольку они спариваются, как правило, с одним (территориальным) самцом.

Эксперименты с изъятием самок, обитающих в пределах территории самца, свидетельствуют, что в этой ситуации его поведение практически не

меняется (Jannett, 1981), что подтверждает отсутствие прочных парных связей.

В тех случаях, когда группировку из трех или четырех взрослых самцов с самкой помещали в вольеру, чтобы проследить, будет ли пространство вольеры разделено на несколько охраняемых участков, к концу наблюдений в вольере оставалась только одна пара разнополюх зверьков (Jannett, 1981).

Дополнительные сведения о поведении горной полевки получены в тестах парного ссаживания самцов и самок с перекрывающимися участками обитания в лабораторных условиях на “нейтральной территории” (Jannett, 1982). Эксперименты показали, что взаимодействия “знакомых” партнеров в этой ситуации были преимущественно миролюбивыми: отмечены назоназальные контакты, скучивание, взаимные чистки и нелезание на партнера. В тех случаях, когда ссаживали “незнакомых” партнеров, их взаимодействия были исключительно агрессивными.

Исследованию родительского поведения горной полевки посвящены две работы, выполненные в лабораторных условиях (Hartung, Dewsbury, 1979; McGuire, Novak, 1986). Результаты этих работ оказались противоречивыми.

В первой работе (Hartung, Dewsbury, 1979) описаны результаты тестирования 10 пар с первыми выводками, в которых оставляли только по три детеныша. Пары содержали в пластиковых клетках размером 48×27×13 см, куда в качестве гнездового материала подкладывали вату. Тестирование проводили в течение 1 ч на 9-й и 10-й дни после рождения детенышей. В течение первых 30 мин тестирования регистрировали действия обоих родителей: время нахождения в гнезде из ваты (с точностью до 1 с), продолжительность вылизывания детенышей (с точностью до 1 с), затаскивание в гнездо детенышей, выползавших наружу (*pup retrievals*) и число манипуляций с гнездовым материалом (ватой). Затем одного из родителей удаляли из клетки и в течение следующих 30 мин регистрировали те же формы поведения у второго взрослого зверька, чтобы оценить возможное влияние партнера. На следующий день процедуру тестирования повторяли, оставляя в клетке с детенышами другого родителя. Результаты тестирования суммированы в табл. 2.2.1.

Судя по результатам тестирования, самцы проявляли активную заботу о потомстве, выражавшуюся в том, что они длительное время находились в гнезде, согревая детенышей своим теплом, вылизывали их и затаскивали в гнездо, а также поддерживали гнездо в надлежащем состоянии путем манипуляций с подстилкой. В ситуации, когда поведение самцов оценивали в присутствии самок, степень их родительского участия была ниже по всем показателям. Но если самок удаляли из клетки, активность самцов, связанная с вылизыванием детенышей и затаскиванием их в гнездо, заметно возрастала. В этой ситуации самцы меньше времени проводили в гнезде и, соответственно, реже производили манипуляции с подстилкой, хотя уменьшение этих показателей нельзя признать статистически достоверным. Поведение самок, оставленных в клетке с детенышами без самца, также изменялось: они меньше времени проводили в гнезде и реже вылизывали детены-

шей, но чаще затаскивали их в гнездо и чаще манипулировали с подстилкой. Некоторые изменения в поведении взрослых особей, оставшихся без партнера, не поддаются разумному объяснению. В частности, трудно понять, почему самцы в отсутствие самок дольше занимались чисткой (вылизыванием) детенышей, хотя время нахождения в гнезде у них существенно сокращалось. Тем не менее, результаты этого исследования позволяют утверждать, что присутствие одного партнера может оказывать значительное влияние на родительское поведение другого.

Таблица 2.2.1

Оценки родительского поведения ($M \pm m$) самцов и самок горной полевки *Microtus montanus* при содержании в небольших клетках (по: Hartung, Dewsbury, 1979)

Регистрируемые показатели	Самцы в парах с самками	Самки в парах с самцами	Самцы без самок	Самки без самцов
Время нахождения в гнезде, с	606 ± 132	836 ± 126	418 ± 128	707 ± 206
Вылизывание детенышей, с	37 ± 15	104 ± 26	107 ± 46	60 ± 13
Затаскивание детенышей	0.5 ± 0.2	1.2 ± 0.4	0.9 ± 0.5	3.5 ± 1.5
Манипуляции с подстилкой	1.1 ± 0.6	7.9 ± 4.1	0.8 ± 0.6	11.8 ± 5.11

В другом исследовании (McGuire, Novak, 1986) наблюдали за поведением 8 родительских пар, помещенных в сооружение из двух секций с размером основания 1.3×1.3 м, соединенных парой тоннелей из плексигласа и заполненных слоем торфом и сеном. В обеих секциях зверьки прокладывали систему ходов и туннелей в торфе, а из сена сооружали гнездо. Наблюдения проводили снизу, через прозрачное дно, позволявшее видеть, что происходит внутри гнезда.

Полевки успешно размножались, и у каждой пары было от 5 до 8 детенышей. Наблюдения проводили с 1-го по 20-й день после рождения детенышей ежедневно в течение 15 мин и регистрировали следующие показатели: “насиживание” детенышей в гнезде (*brooding*), контакты с детенышами, не связанные с “насиживанием”, чистка детенышей (груминг), затаскивание детенышей в гнездо, кормление детенышей молоком, время нахождения самца в гнезде и время нахождения самки вне гнезда, активность, связанную с обустройством и поддержанием гнезда в надлежащем состоянии (гнездостроение), доставку корма в гнездо. Результаты наблюдений суммированы в табл. 2.2.2.

Проведенное исследование показало, что в этих условиях самцы с самками использовали отдельные гнезда как до, так и после рождения детенышей. Если самка перед наступлением родов сооружала гнездо в одном отсеке, то самец непременно перебирался в другой, где устраивал для себя отдельное гнездо. Особи, составлявшие пару, как правило, избегали контактов

друг с другом, и если самец оказывался вблизи гнезда, самка реагировала на него агрессивно. Из 8 самцов лишь один заходил в гнездо с детенышами: на 5-й день после их рождения он провел в гнезде 15 мин, на 6-й день – 5 мин, на 8-й день – 4.5 мин. “Насиживание” и чистка детенышей у этого самца, равно как и у других, не отмечены. Таким образом, самцы практически не принимали никакого участия в уходе за потомством.

Таблица 2.2.2

Показатели родительского поведения самцов и самок горной полевки *Microtus montanus* при содержании в просторных клетках, $M \pm m$ (по: McGuire, Novak, 1986)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Кормление детенышей молоком (время, с)	261 ± 28	-
“Насиживание” детенышей (время, с)	207 ± 25	0 ± 0
Чистка детенышей (время, с)	13 ± 3	0 ± 0
Затаскивание детенышей, частота	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
Другие контакты с детенышами (время, с)	8 ± 6	15 ± 7
Нахождение в гнезде (время, с)	-	9 ± 6
Пребывание вне гнезда (время, с)	611 ± 29	-
Обустройство гнезда (время, с)	81 ± 11	0.04 ± 0.04
Доставка корма в гнездо, частота	0.02 ± 0.01	0.03 ± 0.03

Количественные показатели, характеризующие родительскую заботу у самок, свидетельствуют о тенденции неуклонного снижения материнской активности: к концу периода молочного вскармливания самки проводили в гнезде существенно меньше времени (рис. 2.2.14) и практически перестали заботиться о детенышах (рис. 2.2.15).

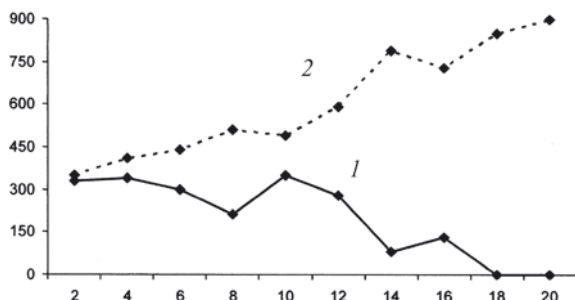


Рис. 2.2.14. Динамика показателей, отражающих поведение самок горной полевки, *Microtus montanus*, связанное с “насиживанием” детенышей в гнезде (1) и выходами из гнезда (2) на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1986).

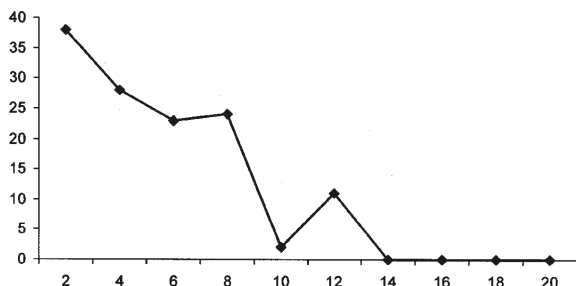


Рис. 2.2.15. Динамика чистки (вылизывания) детенышей самками горной полевки, *Microtus montanus*, на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1986).

Результаты этого исследования оказываются, таким образом, в противоречии с результатами предыдущего (Hartung, Dewsbury, 1979). Объяснение может быть только одно – выявленные различия в поведении связаны с условиями содержания зверьков. В первом случае самцов с самками содержали попарно в небольших клетках, где они не имели никакой возможности разойтись в пространстве. Во втором случае использовали сложные сооружения гораздо большей площади, и в этих условиях самец с самкой занимали отдельные гнезда. Более того, никакого стремления к взаимным контактам, за исключением периода спариваний, у них не отмечено, что вполне согласуется с данными полевых исследований. Это позволяет утверждать, что в естественных условиях самцы горной полевки не проявляют стремления заботиться о детенышах. Родительскую заботу у самцов в лабораторных условиях следует рассматривать как реакцию на существенное ограничение жизненного пространства, а также, возможно, как следствие длительного разведения в неволе, которое, опять-таки, связано с содержанием зверьков в тесных лабораторных клетках.

Обобщая изложенные в этом разделе материалы, остается выделить и подчеркнуть наиболее общие черты пространственно-этологической структуры и связанные с ними особенности родительского поведения, характерные для видов рассматриваемой категории (тип I), называемых условно одиночными. Для этих грызунов характерен преимущественно агрессивный характер взаимодействий не только между особями одного пола, но и между разнополыми партнерами. Подобные взаимодействия приводят к тому, что взрослые особи одного пола обособляются на относительно изолированных и зачастую охраняемых участках обитания. Взаимоотношения между ними в целом можно отнести к разряду территориального доминирования, при котором каждый резидент одерживает верх над другими особями своего вида в пределах занимаемого участка обитания или его наиболее охраняемого “ядра”. Среди самцов, конкурирующих за самок в сезон размно-

жения, формируется иерархия доминирования, и самцы-доминанты, располагающиеся на вершине иерархии, получают преимущественный доступ к рецептивным самкам. Характерной особенностью иерархии доминирования у рассматриваемой категории видов является ее непостоянство, и порядок доминирования во временных группировках (агрегациях) самцов, формирующихся в период спариваний, периодически меняется. Сразу после окончания периода спариваний агрегации самцов распадаются. Преимущественная стратегия размножения у рассматриваемой категории видов – промискуитет или полигиния, и каждая взрослая особь может спариваться с несколькими половыми партнерами. В связи с этим прочные парные связи отсутствуют, и самцы образуют временные альянсы с самками лишь на короткий период – от нескольких часов до нескольких суток, в зависимости от продолжительности эстрального цикла. Даже в тех случаях, когда обнаруживается постоянство в расположении перекрывающихся участков обитания некоторых самцов и самок, половые партнеры используют разные убежища и редко контактируют друг с другом вне периода спариваний.

Что касается сравнительного межвидового анализа родительского поведения, то, ввиду использования разными авторами различных способов содержания зверьков в неволе и отсутствия унификации методик наблюдения и регистрации данных, такой анализ возможен только на качественном, но не количественном уровне.

Наиболее характерной особенностью является то, что, в отсутствие прочных парных связей, самки выращивают потомство в одиночку, без участия самцов, и об этом свидетельствуют, в первую очередь, полевые исследования. Перед родами каждая самка обустроивает гнездо, принося достаточное количество гнездового материала (подстилки), чтобы укрывать им новорожденных и, тем самым, снизить потери тепла в периоды своего отсутствия. Находясь в гнезде, самка кормит детенышей молоком, согревает и регулярно вылизывает, что крайне важно для нормального развития новорожденных. К концу периода молочного вскармливания детеныши становятся вполне самостоятельными, и материнский инстинкт по отношению к ним угасает. Это выражается в постепенном снижении всех показателей материнской заботы. У самок многих видов к этому времени рождается очередная выводок, и они могут проявлять агрессивность по отношению к подросшим детенышам из первого выводка. Ослабление социальных связей между матерью и потомством по окончании периода молочного вскармливания является характерной особенностью репродуктивной биологии рассматриваемой категории видов. Многие из них отличаются высоким репродуктивным потенциалом, и самки за сезон размножения выкармливают несколько крупных выводков. У некоторых видов, в частности, переднеазиатского хомяка, показатели материнского поведения зависят от числа детенышей, и в крупных выводках они могут испытывать недостаток материнского внимания.

Самцы некоторых видов, например, *Ph. campbelli* и *M. montanus*, проявляют заботу о детенышах в лабораторных условиях. С одной стороны, это

может быть лабораторным артефактом, но, возможно, свидетельствует и о вероятной потенции образования более прочных парных связей при определенных обстоятельствах. Для прояснения данного вопроса требуются дополнительные и, прежде всего, полевые исследования, поскольку в отношении родительского поведения нельзя полностью полагаться на результаты лабораторных наблюдений, так как длительное содержание грызунов в условиях крайне ограниченного жизненного пространства может приводить к изменению поведения, в том числе родительского, особенно у самцов.

2.3. Виды с системой агрегаций индивидуальных участков обитания (тип II)

К настоящему времени репрезентативные данные, касающиеся родительского поведения, получены лишь для ограниченного числа видов этой категории: белоногий хомячок (*Peromyscus leucopus*), олений хомячок (*P. maniculatus*), южный кузнечиковый хомячок (*Onychomys torridus*), красная полевка (*Clethrionomys rutilus*), полевка Гаппера (*C. gapperi*), пенсильванская полевка (*Microtus pennsylvanicus*), полуденная песчанка (*Meriones meridianus*), домовые мыши (*Mus domesticus*, *M. musculus*) и серая крыса (*Rattus norvegicus*).

Белоногий хомячок, *Peromyscus leucopus*, широко распространен на североамериканском континенте от Канады до Мексики. Размножение в популяциях этого вида происходит с марта по октябрь. Система спаривания – промискуитет (Nicholson, 1941; Xia, Millar, 1988). Длительность беременности – 23 дня (Svihla, 1932, цит. по Nicholson, 1941). Самки приносят до 9 детенышей в одном помете, и их среднее число в выводке составляет 4.7 (Drickamer, Vestal, 1973). Молодняк расселяется в возрасте 30-45 дней (Nicholson, 1941; Sheppe, 1966). Первый эструс у молодых самок наступает уже в возрасте 40-45 дней (Clark, 1938).

Обстоятельное исследование, характеризующее образ жизни белоногого хомячка, проведено в 1935-1937 гг. в штате Мичиган, США (Nicholson, 1941). Автор этого исследования размещал небольшие деревянные ящики на площадках наблюдения размером от 0.8 до 3.1 га. Регулярные проверки этих ящиков, в которых хомячки устраивали свои гнезда, позволили собрать данные о посещении и совместном использовании искусственных убежищ взрослыми и молодыми особями. Исследование показало, что в репродуктивный период для белоногого хомячка характерен преимущественно одиночный образ жизни. Взрослые и молодые зверьки пользовались несколькими убежищами, находящимися в пределах своих участков обитания. Кормящие самки устраивали гнезда в ящиках, установленных на значительном удалении друг от друга. Расположение участков обитания взрослых особей оставалось относительно постоянным на протяжении всего сезона размножения. Гнездовые участки самок перекрывались в редких случаях. В период лактации они не допускали самцов в гнезда с детенышами. Для спаривания с самцом во время послеродового эструса самка выходила из сво-

его убежища. Самцы в период размножения посещали убежища нескольких рецептивных самок.

Наблюдения показали, что по окончании периода молочного вскармливания (25-30 дней) самки покидали подросших детенышей и переселялись в другие убежища, где приносили очередное потомство. Молодые зверьки, оставленные самками в старых гнездах, расселялись приблизительно через три недели, преодолевая значительное расстояние – до 450 м. Однако большинство молодых особей обосновывалось на собственных индивидуальных участках, удаленных от материнского гнезда не более чем на 50-60 м.

В некоторых случаях, обычно незадолго до окончания периода молочного вскармливания, к самке с подросшими детенышами присоединялся самец и оставался с молодыми зверьками до начала их расселения. Нередко он образовывал пару с какой-нибудь молодой самкой после расселения всех зверьков.

Наблюдения показывают, что в популяциях белоногого хомячка нередко происходит близкородственное скрещивание, и в спариваниях могут участвовать отец и дочь, мать и сын, а также братья и сестры. Некоторые взрослые самцы в сезон размножения образуют пары с взрослыми самками, но на короткий период – 1-2 недели.

По завершении сезона размножения взрослые особи держатся поодиночке (54.5% от общего числа регистраций) либо объединяются во временные агрегации, в состав которых могут входить пары разнополых особей или самцов, а также группы из нескольких зверьков разного возраста, в том числе и взрослые самки с подросшими детенышами. Продолжительность существования зимних агрегаций самок с последним выводком варьирует от 45 до 60 дней. Образование подобных агрегаций объясняют стремлением зверьков к скучиванию в холодное время года (Nicholson, 1941). По данным некоторых авторов, в зимовочных агрегациях отмечаются признаки иерархии доминирования (Thomsen, 1945). В марте-апреле агрегации распадаются, и перезимовавшие зверьки вновь обособляются на индивидуальных участках обитания, что сопряжено с началом сезона размножения.

Наблюдения в лабораторных условиях показывают, что начало формирования и распада зимовочных агрегаций зависит от частоты агрессивных взаимодействий между взрослыми особями. В летний период частота конфликтов существенно выше, чем зимой, и если одного взрослого зверька поместить в клетку к другому того же пола, то “чужак” подвергается непрерывным атакам и, в конечном итоге, погибает (Nicholson, 1941). Самки, выкармливающие молодняк в лабораторных условиях, не допускают в гнездо ни взрослого самца, ни подросших детенышей из первого выводка (Svihla, 1932, цит. по Nicholson, 1941).

Более позднее исследование, проведенное в 1966-1967 гг. в штате Мичиган (США) с использованием методики повторных отловов зверьков на площадке мечения размером 5.2 га (Metzgar, 1971), подтвердило ранее сформулированный вывод о том, что в весенне-летний период участки обитания взрослых самок располагаются обособленно либо слабо перекрыва-

ются (рис. 2.3.1), что вполне согласуется с данными других исследователей (Burt, 1940; Nicholson, 1941; Sheppe, 1966, цит. по Metzgar, 1971). При высокой плотности населения участки обитания особей одного пола соприкасаются своими границами, но остаются практически обособленными.

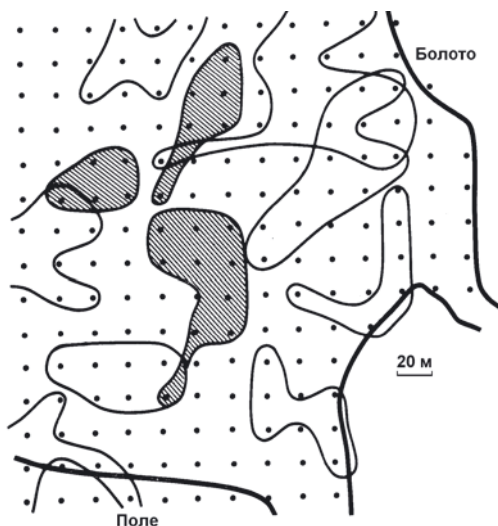


Рис. 2.3.1. Границы участков обитания взрослых самок белоногого хомячка, *Peromyscus leucopus*, на площадке мечения размером 5,2 га, установленные методом повторных отловов зверьков за период с 13 по 30 июня 1967 г. Штриховкой выделены участки самок, вселившихся на площадку 23 июня (по: Metzgar, 1971, с изменениями).

По мнению ряда исследователей, самки активно охраняют гнездовые участки, тогда как самцам охрана территории не свойственна (Nicholson, 1941; Stickel, 1968, цит. по Xia, Millar, 1988). При низкой плотности населения между индивидуальными участками располагается свободное, не заселенное пространство, и в этой ситуации участки самцов по своей площади значительно превосходят участки самок. Полного совпадения границ участков обитания самцов и самок нет, к тому же зверьки используют разные гнездовые норы (рис. 2.3.2). Это также свидетельствует об отсутствии прочных парных связей (Nicholson, 1941; Metzgar, 1971).

По оценкам разных авторов, самцы занимают участки обитания площадью от 0,53 до 1,26 га, а самки – от 0,50 до 0,91 га; половые различия в размерах участков обитания выражены слабо (Burt, 1940; Beer, 1961; Metzgar, 1973a; Mineau, Madison, 1977). По другим данным (Stickel, 1968), площадь участков обитания самцов значительно больше, чем у самок. Размеры участков обитания практически не меняются при увеличении плотности населения. Как при низкой, так и высокой численности в популяциях присутст-

вуют особи, временно не имеющие постоянных участков обитания и широко перемещающиеся в пределах одного или нескольких поселений.

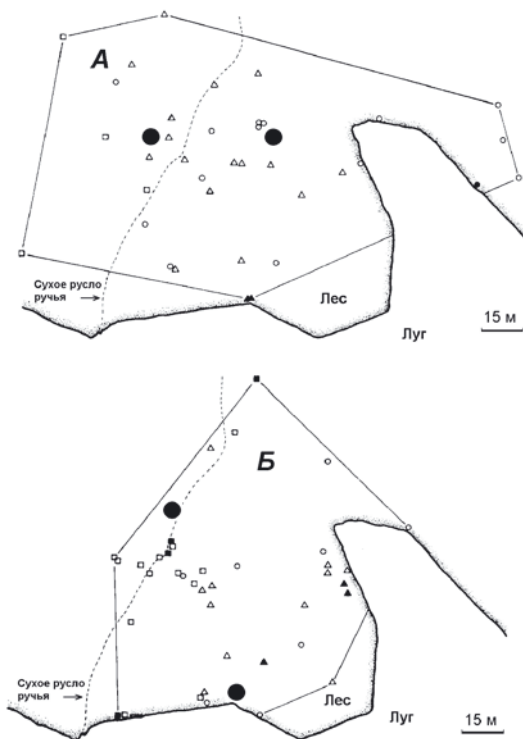


Рис. 2.3.2. Участки обитания самца (А) и самки (Б) белого хомячка, *Peromyscus leucopus*, границы которых установлены с использованием радиотелеметрии за период с 28 июля по 1 сентября. Черными кружками обозначены гнездовые норы (по: Mineau, Madison, 1977, с изменениями).

Поскольку полевые исследования свидетельствуют об отсутствии прочных парных связей у белого хомячка, самки этого вида, скорее всего, заботятся о потомстве в одиночку, без участия самцов.

Первое обстоятельное исследование, посвященное изучению материнского поведения белого хомячка, было проведено в 1968 г. (Hill, 1972). В нем использовали зверьков первого поколения, рожденных от производителей, отловленных в природе и содержавшихся в лабораторных условиях. Всего под наблюдением с 4-го по 14-й день после рождения детенышей находилось 8 самок. Каждую самку с новорожденными детенышами помещали в небольшую вольеру площадью около 14 м² с одним деревянным гнездовым домиком размером 13×13×15 см. С помощью актометра круглосу-

точно регистрировали заходы самки в гнездо и выходы из него. Наблюдения показали, что в темное время суток самки могут длительное время находиться вне гнезда, оставляя детенышей одних, однако в целом за сутки они значительную часть времени (18-20 ч) проводят в гнезде, занимаясь кормлением, обогреванием и чисткой (вылизыванием) детенышей.

Еще одно исследование, в котором изучали родительское поведение не только самок, но и самцов, было проведено двадцатью годами позже (Хя, Millar, 1988). В этом исследовании взрослых особей, отловленных в природе, содержали парами в небольших лабораторных клетках до наступления беременности у самок. Всего под наблюдением находились 14 пар. За 3-4 дня до родов каждую пару помещали в деревянную выгородку площадью 4.3 м^2 с четырьмя гнездовыми домиками размером $22 \times 15 \times 14 \text{ см}$, размещенными по углам. Выгородка находилась в помещении площадью 14.4 м^2 , и зверьки имели возможность перебираться через ее стенки внутрь помещения. Наблюдения проводили в ночное время (по 7 ч) в течение 7 дней – 3 дня до родов и 4 дня после рождения детенышей. Регистрировали время нахождения самца и самки в каком-либо из четырех гнезд, активность, связанную с обустройством гнезда и доставкой корма в гнездо, а также время нахождения самца в одном гнезде с самкой.

Исследование показало, что в каждой паре самец занимал общее гнездо с самкой лишь во время ее беременности, а после рождения детенышей переселялся в другое гнездо. Более половины самцов (8 из 14) соорудили себе гнезда за пределами выгородки и перестали посещать гнездовые домики внутри выгородки. Следует также отметить, что в 5 парах из 14 самки были крайне агрессивны по отношению к самцам на протяжении почти всего периода наблюдений, а еще в 3 парах они активно препятствовали проникновению самцов внутрь гнезда. Самцы относились к особям другого пола миролюбиво, но крайне редко заходили в гнезда с кормящими самками и не проявляли никакой прямой заботы о детенышах. Что касается косвенной заботы о потомстве, то кормящие самки могли пользоваться другими гнездами, подготовленными самцами, а также запасами корма, которые они уstraивали в этих гнездах. Однако такую косвенную заботу о потомстве у самцов следует признать не более чем условной.

Совершенно иные результаты получены в наблюдениях за 9 парами белоногих хомячков, которых содержали в небольших лабораторных клетках размером $44 \times 19 \times 12 \text{ см}$ (McCarty, Southwick, 1977). В этих клетках в качестве подстилки использовали древесную стружку, а гнездовым материалом служила хлопковая вата. С 1-го по 25-й день после рождения детенышей периодически и нерегулярно в течение 30 секунд регистрировали, находятся ли взрослые особи в гнезде и вылизывают ли детенышей. Среднее число регистраций за весь период наблюдений составило 276 ± 26 . Нахождение самок в гнезде с детенышами зафиксировано в 96% случаев, а у самцов этот показатель составил в среднем 79%. Показатель чистки детенышей самками составил 2.5%, а самцами – 0.5%.

Сходные результаты получены в другом исследовании (Hartung, Dewsbury, 1979). За размножающимися парами ($n=10$) наблюдали также в небольших лабораторных клетках размером $48 \times 37 \times 13$ см, а в качестве гнездового материала зверькам предлагали хлопковую вату. Число детенышей у каждой пары сокращали до трех. Наблюдения проводили на 9-й и 10-й день после рождения детенышей в течение 30 мин (1800 с) и регистрировали такие показатели родительского поведения, как время нахождения в гнезде и вылизывания детенышей, а также частота манипуляций с подстилкой. Результаты наблюдений суммированы в табл. 2.3.1.

Таблица 2.3.1

Оценки родительского поведения ($M \pm m$) самок и самцов белоногого хомячка *Peromyscus leucopus* при содержании в небольших лабораторных клетках (по: Hartung, Dewsbury, 1979)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Нахождение в гнезде (время, с)	1415 ± 72	1446 ± 48
Вылизывание детенышей (время, с)	79 ± 17	33 ± 12
Манипуляции с подстилкой, частота	2.6 ± 1.5	2.5 ± 1.0

Цифры, приведенные в таблице, свидетельствуют: самцы уступали самкам только в одном показателе – время вылизывания детенышей.

Таким образом, в двух последних исследованиях установлено, что самцы белоногого хомячка проявляли прямую заботу о потомстве: по такому показателю, как нахождение в гнезде с детенышами, они практически не уступали самкам, и, к тому же, достаточно активно вылизывали детенышей, хотя и в меньшей степени, чем самки.

Анализируя результаты этих двух работ, и сравнивая их с данными собственных наблюдений, авторы более позднего исследования (Xia, Millar, 1988) приходят к вполне логичному выводу, что проявление прямой заботы о потомстве у самцов *Peromyscus leucopus* в неволе является артефактом, обусловленным крайним дефицитом пространства в тесных лабораторных клетках. Поведение самцов, а также самок этого вида существенно меняется, если им предоставить большую свободу действий в условиях полувольного содержания.

Олений хомячок, *Peromyscus maniculatus*, обитает на большей части североамериканского материка. Период размножения этого вида очень растянут – с марта по декабрь. Беременность длится 23-25 дней, среднее число эмбрионов составляет 5.9, а среднее число детенышей в выводках – 4.7. У молодых самок первый эструс отмечается в возрасте 28 дней, но чаще позднее – в возрасте 36-48 дней. В зимний период, с ноября по февраль, приблизительно 28% самок продолжают приносить потомство. У самок, рожденных весной и летом, может быть до трех выводков. У перезимовавших са-

мок два выводка появляются весной и еще два – осенью, т.е. за год каждая такая самка приносит по четыре выводка. Смертность в зимний сезон очень высока – лишь около 25% особей, составлявших популяцию в осенний период, доживает до начала весеннего размножения (Clark, 1938; Blair, 1940, 1942; Storer et al., 1944; Beer, MacLeod, 1966; Drickamer, Vestal, 1973; Mihok, 1979).

Обстоятельное исследование структуры поселений оленьего хомячка проведено в 1938-1939 гг. в штате Мичиган, США (Blair, 1940). Использование методики повторных отловов меченых особей на нескольких площадках размером от 1.5 до 3.7 га позволило установить, что взрослые самцы занимают участки обитания площадью в среднем 0.26 ± 0.02 га ($n=70$), а самки – в среднем 0.21 ± 0.02 га ($n=64$).

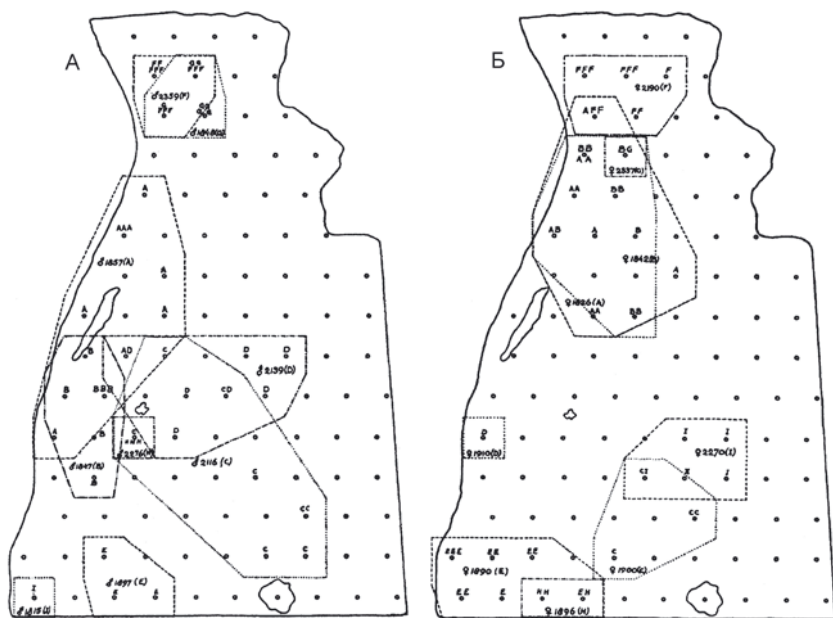


Рис. 2.3.3. Участки обитания самцов (А) и самок (Б) оленьего хомячка, *Peromyscus maniculatus*, на площадке мечения в сентябре 1938 г. (штат Мичиган, США). Кружками показано расположение ловушек. Цифрами обозначены номера особей, буквами – ловушки, в которые они попадались; число буквенных обозначений равно числу отловов (по: Blair, 1940, с изменениями).

Расположение участков обитания взрослых особей оставалось относительно постоянным на протяжении года, хотя их конфигурация и размеры могли изменяться ежемесячно. Участки обитания самцов и самок могут перекрываться с участками других особей того же или противоположного пола. Перекрывание участков отмечается как в репродуктивный период, так и по окончании сезона размножения. Степень перекрывания участков взрос-

тала при увеличении плотности населения популяции, что свидетельствует об отсутствии охраны территории, в том числе и у взрослых размножающихся самок. Примеры взаимного размещения участков обитания самцов и самок показаны на рис. 2.3.3.

Хотя охрана территории отсутствует, имеются доказательства, что самки оленьего хомячка взаимно избегают контактов (Terman, 1961, 1962) либо проявляют агрессию, и это приводит к обособлению их участков; сходная ситуация складывается и у самцов (Healey, 1967). В случаях совмещения участков обитания самца и самки зверьки совместно охраняли занимаемую территорию от других особей своего вида. Однако наблюдения за искусственными группировками, в состав которых входили по 8 взрослых зверьков (4 самца и 4 самки), в вольерах площадью 1900 м² указывают на отсутствие охраны индивидуальных участков (Terman, 1961, 1962).

Подвижность самцов в период размножения значительно увеличивается, и некоторые из них перемещаются на значительное расстояние, которое, однако, не превышает 10-кратного поперечника участка обитания. Самки в сравнении с самцами менее подвижны.

Зимой в популяциях оленьего хомячка формируются агрегации, в состав которых обычно входит пара взрослых особей с последним выводком (Howard, 1949, цит. по Healey, 1967). В марте зимовочные агрегации распадаются, так как перезимовавшие молодые зверьки расселяются. Распадаются, по-видимому, и перезимовавшие семейные пары. Расселяющиеся особи перемещаются на расстояние, не превышающее поперечных размеров индивидуального зимнего участка более чем в 4 раза. Весной взрослые самцы нередко образуют пары с дочерними самками, и это приводит к повышению степени инбридинга в популяциях этого вида.

Другими исследователями (Blair, 1942; Stickel, 1968; Mihok, 1979), которые также использовали методику повторных отловов на площадках мечения до 7.3 га, показано, что взрослые самцы занимают участки обитания большей площади (в среднем 0.94 га) в сравнении с взрослыми самками (средняя площадь их участков – 0.57 га).

Участки самок могут в значительной степени перекрываться (рис. 2.3.4, А, Б). Две-три перезимовавшие самки иногда попадали в одну ловушку, что, возможно, свидетельствует о взаимной толерантности (Mihok, 1979). Участки обитания, занимаемые перезимовавшими самцами, напротив, полностью обособлены в пространстве, реже слабо перекрываются (рис. 2.3.4, В, Г). Участки обитания перезимовавших самцов обычно перекрывали гнездовые участки одной-двух самок. Взаимоотношения между особями, занимающими обособленные участки, основаны как на взаимной агрессии, так и на избегании контактов (Terman, 1961, 1962).

Участки обитания сеголеток в значительной степени перекрываются. Отношения между особями, занимающими перекрывающиеся участки, характеризуются взаимной толерантностью, о чем свидетельствуют одновременные попадания в ловушку самцов и самок, а также взрослых особей с молодыми (до 9 зверьков в одной ловушке).

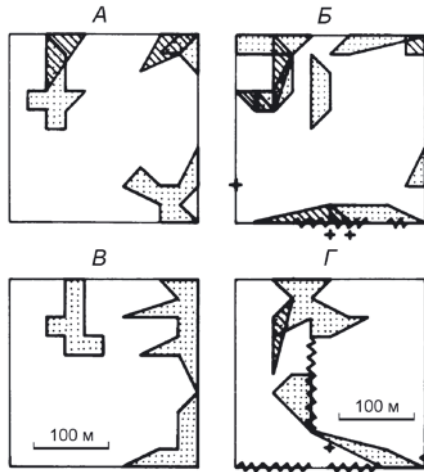


Рис. 2.3.4. Участки обитания перезимовавших самок (А, Б) и самцов (В, Г) оленьего хомячка, *Peromyscus maniculatus*, на двух площадках мечения в 1977 г. на северо-западе Канады (по: Mihok, 1979, с изменениями).

Репродуктивная стратегия оленьего хомячка очень изменчива. При низкой плотности населения система спаривания близка к промискуитету. В условиях высокой плотности формируются разнополюые ассоциации, основу которых составляют перезимовавшие самцы, чьи охраняемые участки перекрывают участки обитания одной, двух или даже трех самок, и система спаривания становится полигамной (полигинической). Ассоциации самцов с самками не распадаются в течение длительного периода, но половозрелые самцы-сеголетки вытесняются из подобных группировок доминирующим взрослым самцом (Mihok, 1979).

Изучению особенностей поведения оленьего хомячка в лабораторных условиях посвящено несколько исследований (Eisenberg, 1962, 1963; Hill, 1977; Perrigo, 1987), однако в одних работах приводится лишь описание репертуара социального поведения и взаимодействий между особями без соответствующего количественного анализа, а в других обсуждаются результаты парных ссаживаний зверьков на “нейтральной территории”, которые дают очень мало информации о социальной структуре. Тем не менее, в экспериментальных условиях выявлено становление иерархии доминирования среди самцов, которая может поддерживаться длительное время.

Полевые исследования, проведенные в 1962-1963 гг. в Канаде (Sadleir, 1965), а также наблюдения и эксперименты в лабораторных условиях (Healey, 1967) показывают, что высокая смертность молодняка в популяциях оленьего хомячка может быть связана не только с гибелью от хищников, но и с высокой агрессивностью взрослых самцов, вытесняющих молодых особей за пределы своих участков в течение всего репродуктивного сезона,

и особенно – в период весеннего расселения. Лишь осенью, когда агрессивность взрослых самцов снижается (в связи с прекращением размножения), численность сеголетов возрастает. Таким образом, агрессивное поведение может служить регулятором плотности населения в популяциях оленьего хомячка, обеспечивая рассредоточение участков обитания взрослых особей в сезон размножения и провоцируя весеннее расселение молодняка, перезимовавшего в составе зимовочных агрегаций. Вместе с тем, сведения о проявлении территориального поведения у взрослых особей противоречивы, и этот вопрос требует уточнения.

Родительское поведение оленьего хомячка изучено очень фрагментарно. В одной из работ (Horneg, 1947) показано, что в условиях неволи (при содержании в небольших лабораторных клетках) самцы помогают самкам ухаживать за детенышами, согревают их в гнезде и вылизывают, а также участвуют в строительстве гнезда, однако точные количественные оценки в этой работе отсутствуют.

Таблица 2.3.2

Оценки родительского поведения ($M \pm m$) самок и самцов оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus* при содержании в небольших лабораторных клетках (по: Hartung, Dewsbury, 1979)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Нахождение в гнезде (время, с)	908 ± 152	493 ± 142
Вылизывание детенышей (время, с)	35 ± 10	8 ± 5
Манипуляции с подстилкой (частота)	11.7 ± 8.5	27.5 ± 27.5

В другой работе (Hartung, Dewsbury, 1979) описаны результаты наблюдений за десятью парами с первыми выводками в небольших лабораторных клетках размером 48×37×13 см, где в качестве гнездового материала зверьки могли использовать хлопковую вату. В каждом выводке оставляли только по три детеныша. Наблюдения проводили на 9-й и 10-й день после рождения детенышей в течение 30 мин (1800 сек) и регистрировали такие показатели, как время нахождения самца и самки в гнезде и вылизывания детенышей, а также манипуляции с подстилкой. Результаты наблюдений суммированы в табл. 2.3.2.

Сравнивая показатели родительского поведения белоногого и оленьего хомячков в одних и тех же условиях (табл. 2.3.1 и 2.3.2), следует отметить, что у оленьего хомячка и самки, и самцы проявляли прямую заботу о потомстве в меньшей степени, чем у белоногого хомячка. Однако взрослые особи последнего вида значительно уступали первому по показателям, характеризующим косвенную заботу о потомстве, связанную с обустройством гнезда. Биологическое значение этих различий пока трудно оценить.

Южный кузнечиковый хомячок, *Onychomys torridus*, обитает в полупустынях на севере Мексики и юго-западе США и активен в ночное время. Питается в основном насекомыми и семенами растений, иногда мелкими грызунами (Соколов, 1977). Размножается круглый год, но пик репродуктивной активности приходится на весну и лето. Беременность длится 30-33 дня, в помете бывает от 2 до 6 детенышей. Молодые особи становятся половозрелыми в возрасте около 3 месяцев. Литературных данных о пространственно-этологической структуре популяций этого вида не найдено, и о прочности парных связей, равно как о родительском поведении, приходится судить только по результатам лабораторных наблюдений.

Родительскому поведению кузнечикового хомячка посвящены две работы. В одной из них (Horner, 1961) приводятся краткие сведения о том, что в лабораторных условиях самки не допускали самцов в гнездо первые три дня после рождения детенышей. Позднее 11 из 23 самцов скучивались с детенышами в гнезде и вылизывали их. Никаких количественных данных в этой работе не приводится.

В другой работе (McCarty, Southwick, 1977) описано родительское поведение самцов и самок при совместном содержании парами в небольших клетках размером 44×19×12 см. В качестве подстилки в клетки засыпали древесную стружку, а гнездовым материалом зверькам служила хлопковая вата. Под наблюдением находились особи первого и второго поколения, рожденные в неволе от производителей, отловленных в природе (всего 9 пар с детенышами). С 1-го по 25-й день после рождения детенышей периодически и нерегулярно в течение 30 секунд регистрировали, находятся ли взрослые особи в гнезде и вылизывают ли детенышей. Среднее число регистраций за весь период наблюдений составило 351 ± 38 . Нахождение самок в гнезде с детенышами зафиксировано в среднем в 96% случаев, а у самцов – 91%. Показатели чистки детенышей у самок – 10.8%, у самцов – 2.9%.

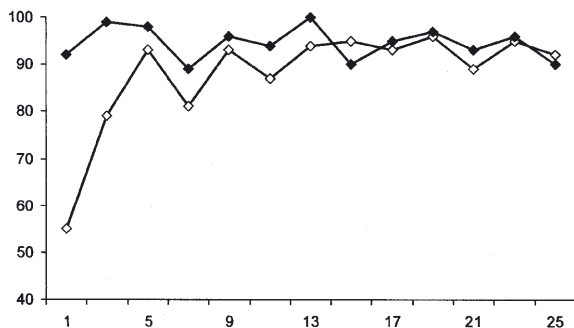


Рис. 2.3.5. Динамика показателей, отражающих время пребывания самки (черный маркер) и самца (белый маркер) кузнечикового хомячка, *Onychomys torridus*, в гнезде с детенышами на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – % от общего числа регистраций; горизонтальная шкала – возраст детенышей, дни (по: McCarty, Southwick, 1977, с изменениями).

Следует обратить особое внимание на высокую величину такого показателя, как время пребывания самок и самцов в гнезде с детенышами, а также на его динамику (рис. 2.3.5). У самок на протяжении всего периода лактации величина этого показателя оставалась примерно одной и той же. У самцов первые 3-5 дней после рождения детенышей соответствующий показатель был заметно более низок, но впоследствии достиг приблизительно той же величины, что и у самок.

Важно подчеркнуть отсутствие тенденции снижения уровня родительской заботы на протяжении всего периода выкармливания детенышей, что может свидетельствовать о значительной прочности парных связей, однако поскольку соответствующих полевых данных не имеется, нельзя полностью исключать влияния условий лабораторного содержания на родительское поведение, о котором уже говорилось выше.

Красная полевка, *Clethrionomys rutilus*, широко распространена в лесной зоне на евразийском континенте – от Скандинавии до Дальнего Востока, а также на северо-западе Северной Америки. Экология и поведение этого вида изучены относительно хорошо (Кошкина и др., 1972; Кривошеев, Добринский, 1984; Gilbert et al., 1986; Осипова, Сербенюк, 1992; Соколов и др., 1996). Начало репродуктивного сезона в популяциях красной полевки относят к середине апреля. Судя по среднему числу эмбрионов у беременных самок (от 5.1 до 9.2 в разных регионах), числу детенышей в пометах (от 2 до 13) и короткому интервалу между появлением выводков (20-25 дней), этот вид характеризуется высоким репродуктивным потенциалом (Кошкина, 1967; Москвитина, Сучкова, 1974; Ревин, Вольперт, 1982; Сурков, 1983).

Обстоятельное исследование выполнено Т.В. Кошкиной с соавторами (1972) в 1963-70 гг. с использованием методики повторных отловов на площадках мечения размером 2 га в летние месяцы (с июня по август), которое показало, что в популяциях красной полевки к наиболее оседлой части населения относятся размножающиеся самки, в особенности перезимовавшие. Для взрослых самцов характерна более высокая подвижность, а к наименее оседлой категории можно отнести подрастающих молодых зверьков. Эксперимент с полным изъятием оседлого населения на одной из площадок мечения показал, что уже через десять дней освободившееся пространство заселяется молодыми зверьками в возрасте около 1 месяца. Перезимовавшие особи среди “вселенцев” полностью отсутствовали. Следовательно, перемещения молодых зверьков способствуют выравниванию плотности населения в популяциях этого вида.

Участки обитания большинства перезимовавших особей располагались на одних и тех же местах на протяжении всего летнего периода исследований. Наибольшим постоянством расположения отличались участки размножающихся самок. Их площадь иногда увеличивалась во второй половине лета. Участки некоторых самок незначительно сдвигались.

Размеры и степень перекрытия участков обитания в определенной мере зависят от пола и возраста зверьков, а также от плотности популяции и

кормности биотопов. При высокой численности и лучшей обеспеченности кормами взрослые особи занимали участки обитания меньшей площади. У перезимовавших самок площадь участков обитания варьировала от 400 до 5600 м² (в среднем – 1320 м²). Размножающиеся самки занимали наиболее обособленные участки наименьшей площади (коэффициенты перекрывания варьировали от 0.04 до 0.31). Перезимовавшие самцы занимали участки обитания площадью от 400 до 8800 м² (в среднем – 3625 м²), т.е. в 2.5-3 раза больше, чем у самок. Коэффициенты перекрывания участков самцов также были более высокими – 0.24-0.73. По данным других авторов площадь участков обитания взрослых самцов может достигать 6.8 га (Никитина, 1972; Кривошеев, Добринский, 1984; Viitala, Hoffmeyer, 1985). При низкой плотности населения доля перекрывания участков обитания самцов не превышала 18%, а участки самок были полностью обособленными (Кривошеев, Добринский, 1984).

Участки обитания размножающихся самок-сеголеток обычно взаимно перекрываются и частично накладываются на участки перезимовавших самок (матерей). В течение всего сезона размножения часть участка каждой половозрелой самки остается полностью обособленной, и площадь этой части, как правило, значительно превышает площадь совместно используемого пространства. Лишь в годы подъема численности либо в наименее подходящих биотопах доля обособленной территории у размножающихся самок сокращалась до 30%, а число самок с взаимно перекрывающимися участками достигало 5.

Для перезимовавших самцов характерна не монополизация участков обитания, а групповое использование жизненного пространства. Даже в самых благоприятных биотопах и при невысокой численности перезимовавшие самцы распределялись на площадке мечения не по одиночке, а агрегациями. Летом 1966 г. одна из таких агрегаций состояла из шести перезимовавших самцов и четырех половозрелых самцов-сеголеток со значительно перекрывающимися участками обитания. В период депрессии численности в 1968 г. на одной из площадок мечения размером 4 га обитали две группировки перезимовавших самцов с перекрывающимися участками обитания, при этом самцы из разных группировок между собой не контактировали.

Участки обитания молодых особей в значительной степени перекрываются и накладываются на участки обитания взрослых особей. При таком пространственном распределении присутствие взрослых размножающихся самок приводит к задержке полового созревания самок-сеголеток. У особей противоположного пола подобного эффекта не выявлено (Gilbert et al., 1986). При невысокой численности участки обитания самцов, образующих агрегации, могут частично перекрываться с участками нескольких самок. Самки, живущие в стороне от агрегаций самцов, совершают кратковременные выходы за пределы своих участков обитания (максимальное зарегистрированное расстояние – 235 м) по направлению к агрегациям самцов. Самцы, в свою очередь, также посещают живущих в стороне самок. В годы пика

численности ситуация меняется. Размеры участков обитания самцов и самок сокращаются, степень перекрытия увеличивается, и отдельные агрегации взрослых самцов сливаются. Молодые зверьки вытесняются из тех мест, где отмечается концентрация перезимовавших особей.

Самцы крайне неравномерно используют пространство и посещают различные локусы в пределах своих крупных участков обитания в разные периоды активности. Это позволяет им избегать частых контактов друг с другом, особенно при низкой плотности населения. Однако в годы высокой численности частота контактов самцов существенно возрастает.

Наблюдения и эксперименты, проведенные на указанных выше площадках мечения, свидетельствуют, что в агрегациях самцов формируется иерархия доминирования. Для изучения социальных взаимодействий между особями этого пола на одной из площадок мечения установили клетку из плексигласа с двумя камерами, куда на время помещали зверьков, отловленных на той же площадке. Различия в поведении самцов в этом эксперименте позволили условно разделить их на три категории – доминанты, субдоминанты и подчиненные. Доминанты отличались наибольшей активностью и высокой агрессивностью. Субдоминанты избегали контактов с доминантами и при их приближении принимали позу подчинения. Эксперименты показали, что перезимовавшие самцы занимали доминирующее положение, тогда как молодые половозрелые самцы были подчиненными. Наиболее ожесточенные схватки происходили между тремя самцами, относящимися к категории доминантов. Их участки обитания располагались в противоположных углах площадки мечения, и частые контакты между ними были маловероятны. Перезимовавшие самцы проявляли активный интерес к самкам, посаженным в клетку, и при этом не демонстрировали никакой агрессии. Беременные и кормящие самки враждовали друг с другом. Напротив, самки, не размножившиеся в период проведения экспериментов либо находившиеся на ранних стадиях беременности, относились друг к другу миролюбиво. Агрессивные контакты при ссаживании неполовозрелых особей не зарегистрированы.

Проведенные наблюдения и эксперименты позволили сделать заключение, что взаимная агрессивность у размножающихся самок способствует их пространственной сегрегации (Кошкина и др., 1972). Иерархия доминирования среди самцов упорядочивает использование пространства не только в пределах одной агрегации, но и всего поселения в целом. Конкурентные отношения в форме иерархии доминирования не проявляются в условиях низкой плотности населения, однако в годы подъема численности конкуренция обостряется, и отношения доминирования-подчинения становятся наиболее напряженными.

Наблюдения за искусственными группировками красной полевки (по 2 самки и 4 самца в каждой) в вольерах площадью 36 м² подтверждают существование иерархии доминирования среди самцов (Осипова, Сербенюк, 1992; Соколов и др., 1996). Иерархическая структура обладает определен-

ной пластичностью, выражающейся в наличии или отсутствии двух самцов-субдоминантов (рис. 2.3.6).

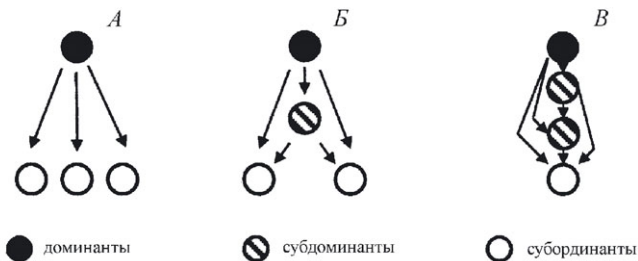


Рис. 2.3.6. Разные варианты (А-В) иерархических отношений среди самцов в вольерных группировках красной полевки, *Clethrionomys rutilus*. Стрелки указывают направленность агрессивных актов (по: Осипова, Сербенюк, 1992, с изменениями).

В зимний период в популяциях красной полевки образуются агрегации разнополых особей (Sealander, 1966; West, 1977). Тенденция агрегирования начинает проявляться в конце ноября и достигает максимума в феврале (рис. 2.3.7).

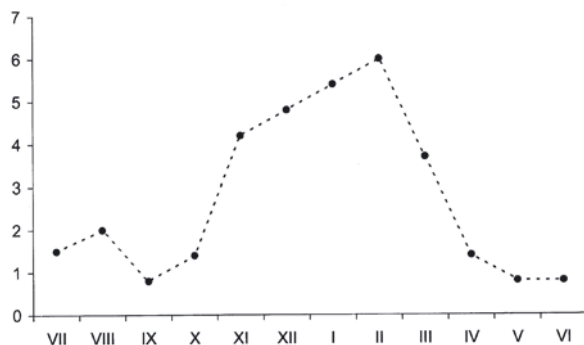


Рис. 2.3.7. Величины индекса агрегированности (вертикальная шкала), вычисленные по результатам повторных отловов красной полевки, *Clethrionomys rutilus*, на площадке мечения размером 1 га с июля 1972 г. по июнь 1973 г. Горизонтальная шкала – месяцы (по: West, 1977).

Зимой зарегистрировано подавляющее большинство случаев (76.5%), когда две особи одновременно попадали в ловушку. Среди них пары самок составляли 38.5%, пары самцов – 15.4%, в остальных случаях – пары разнополых зверьков. Указанная тенденция совпадает со снижением агрессивности во взаимодействиях особей одного пола. В зимний период популяция состоит из небольшого числа взрослых неразмножающихся особей и моло-

дых зверьков, относящихся преимущественно к последней генерации, появившейся в конце сезона размножения. Молодые зверьки достигают половой зрелости только с наступлением весны. Причины образования зимовочных агрегаций красной полевки до конца не выяснены. Имеется предположение, что, группируясь, зверьки компенсируют потери энергии в холодный зимний период (West, 1977).

Судя по наблюдениям в вольерах, самцы красной полевки не принимают участия в воспитании потомства, поскольку избегают заходить в гнездовые домики, где находятся кормящие самки с детенышами (О.В. Осипова, лич-

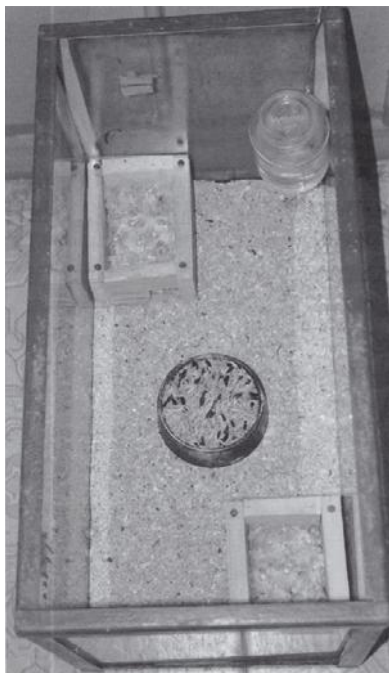


Рис. 2.3.8. Террариум с двумя гнездовыми камерами, поилкой и кормушкой, используемый для изучения родительского поведения грызунов.

ное сообщение). Однако в лабораторных условиях, при содержании семейных пар в небольших аквариумах, некоторые самцы отличаются довольно высокими показателями родительской заботы (Громов, 2009а).

Под наблюдением находились зверьки, родившиеся в неволе от производителей, отловленных в 2003 г. в Свердловской области и содержащихся в виварии Научно-экспериментальной базы "Черноголовка" ИПЭЭ РАН. Для исследования были отобраны 10 пар, составленных из неродственных особей в возрасте 3-4 месяцев, ранее не приносивших потомства. Для наблюдений использовали аквариумы размером 60×30×35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 15×12×8 см с прозрачным верхом из плексигласа (рис. 2.3.8). Дно аквариумов засыпали тонким слоем (2-3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовые камеры заранее закладывали древесную стружку. Пары помещали в подготовленные для наблюдений аквариумы за 7-10

дней до наступления родов у самок. Это позволяло зверькам адаптироваться к условиям наблюдений. Все пары успешно размножались, и число выкормленных детенышей в выводках варьировало от 2 до 6.

Для наблюдений за парами, выкармливающими детенышей, использовали разработанную ранее и частично модифицированную методику (Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005). В соответствии с этой методикой, период наблюдений, начинающийся со второго дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 20 дней, разделили на четыре пя-

тидневки: 2-6-й, 7-11-й, 12-16-й и 17-21-й дни. Наблюдения проводили через сутки в вечернее время (с 19:00 до 24:00) в течение 1-1.5 ч с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз (в сумме не менее 3 ч), а суммарное время за весь период наблюдений для каждой пары составляло не менее 12 ч. Во время наблюдений регистрировали время нахождения особей-родителей в гнезде (с точностью до 1 мин), продолжительность груминга (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с), доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, а также число манипуляций с гнездовым материалом.

Во всех находившихся под наблюдением парах самки и, в той или иной степени, самцы проявляли заботу о детенышах. У самок прямая забота о потомстве выражалась в (1) кормлении детенышей молоком, (2) "насиживании" детенышей для их обогрева, при котором самка принимает специфическую позу (*kyphosis*) и скучивании с ними, лежа на боку или спине (при этом детеныши располагаются на животе матери и также согреваются ее теплом), (3) периодическом груминге детенышей, при котором самка тщательно вылизывала область гениталий и живот каждого детеныша, слизывая мочу, а помет аккуратно убирала из центра гнезда на его периферию; позднее самка вылизывала у детенышей бока, спину, голову и другие части тела. Длительность скучивания самки с детенышами можно принять равной времени ее пребывания в гнезде, поскольку внутри гнезда самка практически все время находилась в непосредственном контакте с детенышами. Прямая забота о детенышах у самцов выражалась в тех же формах поведения, что и у самок, за исключением кормления молоком.

Косвенная забота о потомстве у самок и самцов выражалась в подготовке гнезда (доставка подстилочного материала в гнездовые камеры) и устройстве гнезда (в виде манипуляций с гнездовым материалом и рыхания подстилки). Доставку корма в гнездо отмечали крайне редко, поэтому данную форму поведения исключили из количественного анализа.

Находясь в гнезде, "насиживая" детенышей и скучиваясь с ними, особи-родители согревают детенышей собственным теплом и обеспечивают необходимый уровень тактильной стимуляции. В связи с этим общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) служит важным количественным показателем прямой родительской заботы.

В таблице 2.3.3 и на рис. 2.3.9, А приведены соответствующие количественные характеристики для самок и самцов, которые указывают на существенные половые различия по показателю ОВНГ во всех пятидневках, за исключением последней. Следует также отметить, что в течение 1-й пятидневки самки проводили в гнезде гораздо больше времени, чем в течение последней. Самцы, напротив, дольше находились в гнезде с детенышами в течение последней пятидневки по сравнению с тремя первыми.

В выборке самцов обнаружилось существенные различия в родительском поведении: половина из них принимала достаточно активное участие в воспитании потомства, а другая половина отличалась крайне низкими пока-

зателями родительской заботы. В связи с этим самцы первой подгруппы отнесены к категории «заботливых отцов» («активные»), а другие – к категории «пассивных». Уровень родительской заботы «активных» самцов по всем показателям в несколько раз превышал таковой у «пассивных» (табл. 2.3.3). По показателю ОВНГ «активные» самцы мало отличались от самок.

Таблица 2.3.3

Усредненные показатели родительского поведения самок и самцов красной полевки, *Clethrionomys rutilus*, в том числе у «активных» (I) и «пассивных» (II) самцов ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы		
		вся выборка	I	II
Общее время нахождения в гнезде (мин)	43.8 ± 1.9	20.7 ± 6.1	37.0 ± 3.6	4.8 ± 1.8
Нахождение в гнезде без партнера (время, мин)	28.3 ± 4.8	4.5 ± 1.6	7.5 ± 1.5	1.5 ± 1.0
Чистка (вылизывание) детенышей (время, с)	91 ± 9	11 ± 4	17 ± 5	4 ± 1
Частота манипуляций с гнездовым материалом	12.2 ± 2.6	1.7 ± 0.7	3.0 ± 0.8	0.3 ± 0.1
Частота доставки гнездового материала	3.9 ± 1.7	0.2 ± 0.2	0.5 ± 0.3	0.0 ± 0.0

Существенные половые различия обнаружены и по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (рис. 2.3.9, Б): у самок в среднем 28.3 ± 4.8 мин за 1 час наблюдений, а у самцов – 4.5 ± 1.6 мин. Этот показатель у самок существенно снизился в 4-й пятидневке по сравнению с двумя первыми. У самцов, напротив, отмечена тенденция увеличения этого показателя к концу наблюдений, но выявленные различия недостоверны. «Активные» самцы оставались в гнезде без самки гораздо дольше, чем «пассивные». Достоверные половые различия по этому показателю обнаружены в 1-й, 2-й и 3-й пятидневках.

В течение первой пятидневки детеныши оставались в гнезде одни в среднем 7-8 мин за 1 час наблюдений (рис. 2.3.10, А), а в течение трех следующих пятидневок – около 13 мин за 1 час наблюдений, однако из-за значительной величины ошибки средних значений этого показателя различия оказались недостоверными.

Продолжительность чисток детенышей самками была максимальной во 2-й пятидневке (в среднем 116 ± 17 с за 1 час), а к концу наблюдений сократилась (в среднем 66 ± 11 с за 1 час), однако выявленные различия оказались статистически недостоверными, равно как и у самцов (рис. 2.3.10, Б). Половые различия, напротив, были существенными: на протяжении всего периода наблюдений самки уделяли чистке детенышей значительно больше времени, чем самцы. «Активные» самцы вылизывали детенышей в среднем

существенно дольше, чем “пассивные”, однако заметно уступали по этому показателю самкам.

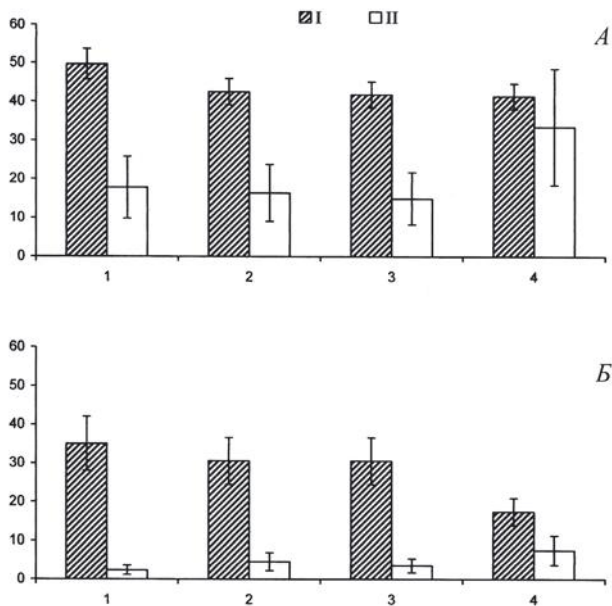


Рис. 2.3.9. Общее время пребывания в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у красной полевки, *Clethrionomys rutilus*. I – самки, II – самцы ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); 1-4 – номера пятидневок; вертикальная шкала – время, мин.

Манипуляции с подстилкой в гнезде (МПГ) регулярно отмечали на протяжении всего периода наблюдений и у самок, и у самцов (рис. 2.3.11, А). Среди таковых чаще всего наблюдали рыхление подстилки и – изредка – перекалывание отдельных частиц подстилочного материала в гнезде с места на место. Достоверных различий в показателе МПГ по пятидневкам ни у самок, ни у самцов не обнаружено. Половые различия, напротив, оказались высоки и статистически достоверны: у самок частота манипуляций с подстилкой была существенно выше, чем у самцов. “Активные” самцы манипулировали с подстилкой на порядок чаще, чем “пассивные”, но значительно реже, чем самки.

Доставку гнездового материала (древесной стружки) у самок отмечали на протяжении всего периода наблюдений, а у самцов лишь в 1-й и 3-й пятидневках (рис. 2.3.11, Б). Статистически достоверных различий по пятидневкам ни у самок, ни у самцов не обнаружено. Половые различия оказались достоверными лишь при сравнении соответствующих показателей во 2-ой пятидневке, а также при сравнении средних величин у самцов и самок за весь период наблюдений. Следует отметить, что доставку гнездового материала отмечали только у тех самцов, которые относились к категории “ак-

тивных”. Доставку корма в гнездо отмечали крайне редко (лишь в трех случаях) и исключительно у самок. Обычно и взрослые особи, и детеныши, начинающие выходить из гнезда в возрасте 11-12 дней, кормились овощами и зерном, не затаскивая корм в гнездо.

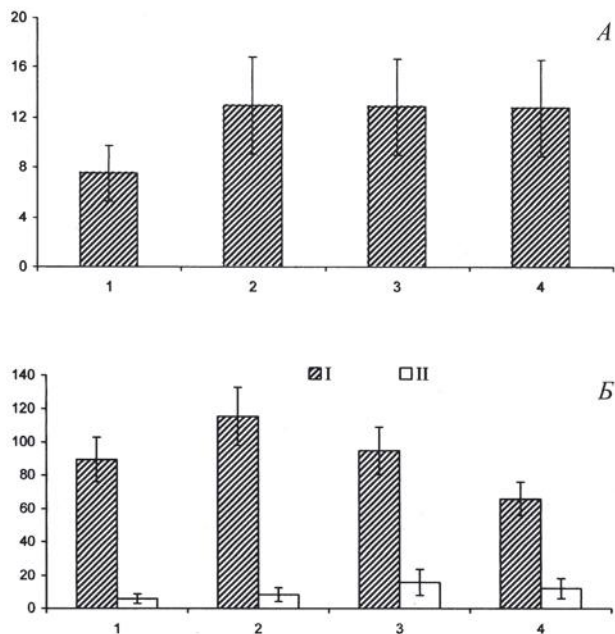


Рис. 2.3.10. Продолжительность: А – периодов, в течение которых детеныши остаются в гнезде одни, и Б – чисток (вылизывания) детенышей у красной полевки, *Clethrionomys rutilus*. Вертикальная шкала для Б – время, с; остальные обозначения как на рис. 2.3.9.

Таким образом, показатели и прямой, и косвенной заботы о потомстве у самок красной полевки существенно более высоки, чем у самцов. Активную заботу о потомстве проявляют преимущественно самки, которые находятся в гнезде, обогревая и вылизывая детенышей, значительно больше времени, чем самцы, и, к тому же более активны в устройстве гнезда и поддержании его в надлежащем состоянии. Самцы разделились на две категории: одни из них принимали активное участие в заботе о потомстве, хотя и существенно уступали самкам, другие же уклонялись от выполнения родительских обязанностей. Незначительным родительским вкладом этих самцов, фактически, можно пренебречь.

Поведение последней категории самцов вполне согласуется с полевыми данными, свидетельствующими о слабых парных связях в популяциях красной полевки (Кошкина, 1967; Кошкина и др., 1972; Кривошеев, Добринский, 1984), а также с наблюдениями за искусственными группировками

этого вида в вольерных условиях, показывающими, что самцы не заботятся о потомстве и, более того, избегают заходить в гнезда, занимаемые кормящими самками (О.В. Осипова, личное сообщение).

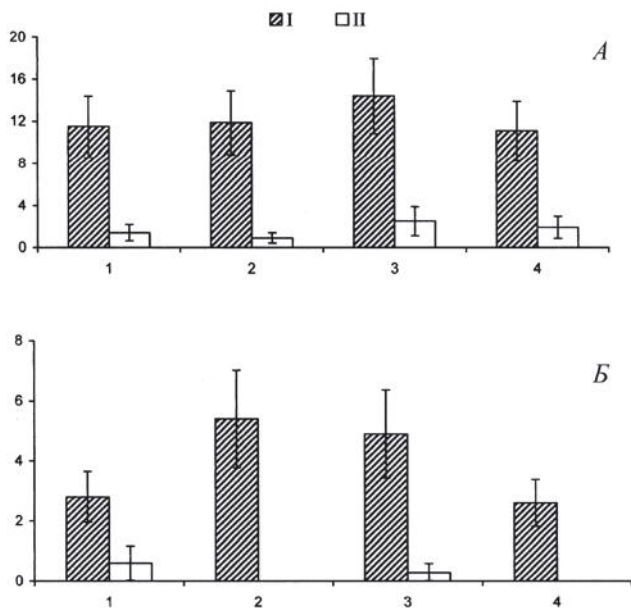


Рис. 2.3.11. Доставка гнездового материала (А) и манипуляции с гнездовым материалом (Б) у красной полевки, *Clethrionomys rutilus* ($M \pm m$, число за 1 ч наблюдений; остальные обозначения как на рис. 2.3.9).

Что касается лабораторных условий, то относительно высокий родительский вклад самцов в половине находившихся под наблюдением пар, с одной стороны, может быть обусловлен влиянием крайне ограниченного пространства (иными словами, это – лабораторный артефакт), но, с другой стороны, нельзя полностью исключать и возможность того, что некоторые самцы в популяциях красной полевки, в силу тех или иных причин, могут быть потенциально заботливыми родителями.

Полевка Гаппера, *Clethrionomys gapperi*, населяет леса в северных и центральных регионах Северной Америки. В суровых условиях Арктики первые выводки у этого вида появляются в конце мая – начале июня, последние – в конце августа или начале сентября. Продолжительность беременности составляет 21 день, среднее число детенышей в помете – 6. Некоторые самки приносят до четырех выводков за сезон размножения. Детеныши покидают материнское гнездо по окончании периода молочного вскармливания (в возрасте 16-17 дней); в некоторых случаях самка оставляет их в старом

гнезде и находит себе новое убежище. Осенью популяция состоит преимущественно из неполовозрелых сеголеток, а участвовавшие в размножении самки зимой составляют не более 7% от их общего числа (Stebbins, 1976; Mihok, 1979; Clulow et al., 1982).

Исследование пространственно-этологической структуры поселений полевки Гаппера, проведенное в 1976-1978 гг. в Канаде на площадке мечения размером 18 га (Mihok, 1979), показало, что в весенне-летний сезон (с мая по сентябрь) агрессивные взаимодействия между взрослыми особями относительно редки (доля зверьков со следами ран не превышает 1%). Распределение участков обитания взрослых самцов и самок в сезон размножения показано на рис. 2.3.12.

В репродуктивный период взрослые самки занимают обособленные или слабо перекрывающиеся участки обитания. На рис. 2.3.12, А показано частичное перекрывание нескольких участков, однако в каждый момент времени они, фактически, располагались обособленно один от другого. Участки обитания взрослых самцов значительно перекрываются и образуют агрегации, в состав которых входит до шести особей этого пола.

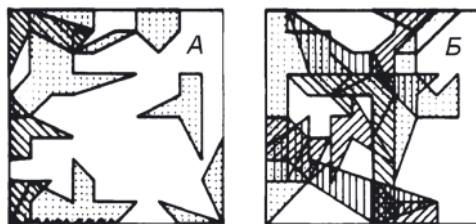


Рис. 2.3.12. Распределение участков обитания (*minimum area home range*) взрослых самок (А) и самцов (Б) полевки Гаппера, *Clethrionomys gapperi*, в репродуктивный период на площадке размером 425×425 м в июле-августе 1977 г. (по: Mihok, 1979).

Участок каждого самца перекрывает участки нескольких взрослых самок. Однако такие агрегации, как показывают данные повторных отловов, нестабильны и существуют относительно короткий период времени. Результаты повторных отловов также позволяют предположить, что для полевки Гаппера характерны промискуитет и отсутствие устойчивых парных связей: ни один из взрослых самцов не находился на площадке мечения рядом с какой-либо взрослой самкой постоянно. Молодые зверьки впервые попадали в ловушки в возрасте около 30 дней. Их пространственное распределение указывает на отсутствие заметной связи с участками взрослых самок. Следовательно, тесные взаимоотношения между самкой и ее потомством ограничиваются исключительно периодом молочного вскармливания.

Зимой площадь индивидуальных участков (*minimum convex polygon*) самцов и самок составляет 0.15 и 0.10 га, соответственно (Iverson, Turner, 1972).

В полевых условиях проведены эксперименты с целью изучения возможного влияния агрессивных взаимодействий, инициированных взрослыми особями, на поведение молодняка (Watts, 1970a). В ходе этих экспериментов на четырех площадках мечения (размером около 4 га каждая) провели предварительные отловы для выявления оседлого населения. Затем на одной половине каждой площадки выловили всех взрослых самцов, а вторую половину использовали в качестве контроля. После изъятия взрослых самцов на трех площадках значительно увеличилась численность сеголеток, и появились они на освобожденной территории на три недели раньше, чем на контрольных участках. Результаты этих экспериментов свидетельствуют, что присутствие взрослых самцов оказывает заметное влияние на поведение молодых особей. В частности, доминирующие самцы могут ограничивать их доступ к ловушкам.

Поведение полевки Гаппера изучали также в лабораторных условиях при парном ссаживании на “нейтральной территории” (Mihok, 1976). Тестирование показало, что в разнополых диадах доминируют размножающиеся самки, при этом взаимодействия между партнерами проявлялись в миролюбивой форме. По другим данным, в аналогичной экспериментальной ситуации доминировали самцы, проявлявшие агрессию по отношению к самкам (Johst, 1967, цит. по Mihok, 1976). При ссаживании особей одного пола отмечена значительная доля элементов агрессивного поведения, а также избегание контактов с партнером (рис. 2.3.13).

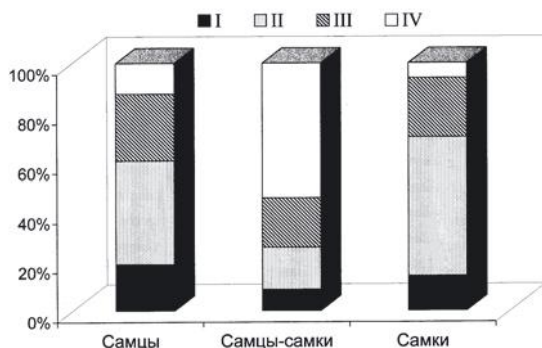


Рис. 2.3.13. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах у полевки Гаппера, *Clethrionomys gapperi*, в тестах парного ссаживания на “нейтральной территории”. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые (по: Mihok, 1976).

Среди самок доминировали особи старшей возрастной категории либо находившиеся на поздней стадии беременности. Повышенная агрессивность беременных самок вполне согласуется с проявлениями территориального поведения, характерного и для других видов рода *Clethrionomys*. У самцов четкой зависимости между характером взаимодействий, с одной стороны, и

массой тела, возрастом и репродуктивным статусом, с другой стороны, не выявлено. Результаты проведенных экспериментов, тем не менее, не противоречат возможности существования иерархии доминирования среди особей этого пола в естественных условиях (Mihok, 1976).

Для изучения родительского поведения полевки Гаппера использовали особей первого и второго поколения, рожденных в неволе от производителей, отловленных в природе (McGuire, 1997). Под наблюдением находились пары ($n=8$) с детенышами и самки ($n=8$), выкармливающие детенышей в одиночку. Для наблюдений использовали просторные клетки размером 1.3×1.3 м с прозрачным дном из плексигласа, на которое перед запуском зверьков укладывали слой сфагнома, а сверху прикрывали сеном. Зверьки прокладывали в сфагнуме ходы и сооружали гнездо, внутренность которого была доступна наблюдателю снизу через прозрачное дно клетки. Наблюдения проводили через день с 3 по 20-е сутки после рождения детенышей в течение 20 мин в светлое время дня (с 12:00 до 18:00). Показатели материнского поведения представлены в таблице 2.3.4.

Таблица 2.3.4

Усредненные показатели родительского поведения самок полевки Гаппера, *Clethrionomys gapperi* ($M \pm m$, за 20 мин наблюдений) (по: McGuire, 1997)

Регистрируемые показатели	Самки в паре с самцом	Самки-одиночки
Нахождение в гнезде (время, с)	766 ± 73	912 ± 74
Кормление молоком (время, с)	639 ± 59	828 ± 65
Чистка детенышей (частота событий)	0.8 ± 0.2	1.6 ± 0.3
Гнездостроение (частота событий)	0.6 ± 0.1	0.8 ± 0.2

Наблюдения показали, что самки в присутствии самцов достоверно меньше времени проводили в гнезде, а также реже кормили и чистили детенышей по сравнению с самками-одиночками (табл. 2.3.4). Все показатели материнского поведения, в частности время пребывания в гнезде и чистка детенышей, снижались по мере роста детенышей (рис. 2.3.14).

Во всех восьми находившихся под наблюдением парах самки и самцы сооружали для себя отдельные гнезда. Тем не менее, часть самцов посещала гнезда с детенышами, хотя время пребывания в гнезде (в среднем 326 ± 122 с) было существенно меньшим, чем у самок (809 ± 66 с). Более детальный анализ выявил значительные индивидуальные различия в поведении самцов (табл. 2.3.5).

Одним из факторов, влияющих на поведение самца при посещении гнезда с детенышами, может быть агрессивная реакция самки. В 4 парах из 8 самки агрессивно реагировали на самцов, приближавшихся к гнезду, и это обстоятельство в какой-то степени объясняет низкую активность самцов, связанную с заботой о потомстве. В четырех других парах никакой агрессии самок по отношению к самцам не отмечено, и эти самцы много времени

проводили в гнезде, согревая детенышей, однако чистка детенышей была зарегистрирована лишь однажды.

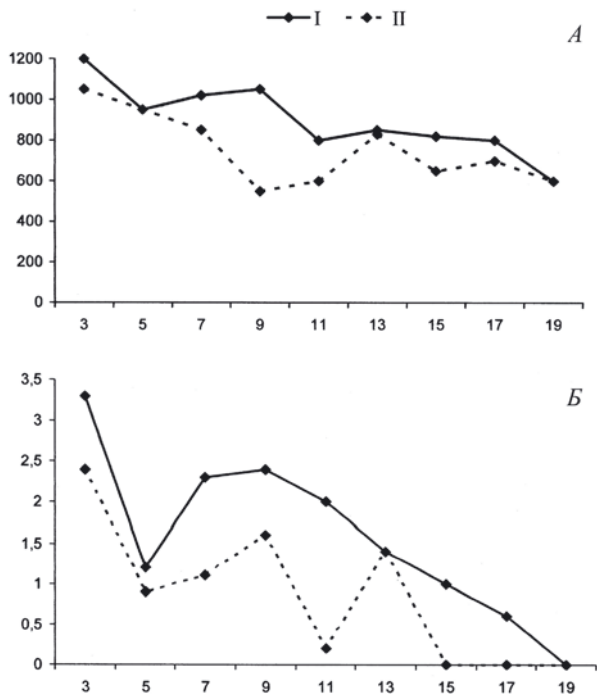


Рис. 2.3.14. Динамика показателей родительского поведения самок полевки Гаппера, *Clethrionomys gapperi*. *A* – пребывание в гнезде, *B* – чистка детенышей; I – самки в парах с самцами, II – самки без самцов. Вертикальная шкала: для *A* – время, с; для *B* – частота. Горизонтальная шкала – возраст детенышей, дни (по: McGuire, 1997).

Таблица 2.3.5

Индивидуальные различия в поведении самцов полевки Гаппера, *Clethrionomys gapperi*, связанные с пребыванием в гнезде с детенышами ($M \pm m$, за 20 мин наблюдений) (по: McGuire, 1997)

Номер пары	Количественная оценка (время, с)	Число наблюдений	Возраст детенышей	Агрессия со стороны самки
1	0	0		есть
9	3.1 ± 3.1	1	15	есть
6	10.4 ± 10.4	1	13	есть
5	63.3 ± 63.3	1	15	есть
10	480 ± 196	4	3	нет
4	505 ± 191	5	9	нет
3	738 ± 150	8	5	нет
2	809 ± 167	8	1	нет

В целом можно заключить, что родительское поведение у полевки Гаппера во многом сходно с таковым у красной полевки: активную заботу о потомстве осуществляют преимущественно самки, которые находятся в гнезде, обогревая и вылизывая детенышей, значительно больше времени, чем самцы, и, к тому же более активны в обустройстве гнезда. Самцы так же, как и у красной полевки, разделились на две категории в равном количественном отношении (4:4): одни из них регулярно посещали гнезда с детенышами, другие же, наоборот, избегали заходить в гнезда, но, однако, не без “помощи” самок. В тех парах, где самцы часто посещали гнезда с кормящими самками, они не проявляли никакой другой заботы о потомстве, кроме скупивания с детенышами. Такое поведение самцов типично для многих видов грызунов со слабыми парными связями. Характерно также и то, что уровень родительской заботы у самок неуклонно снижался по мере подрастания детенышей, и это также типично для рассматриваемой категории видов.

Особо следует обратить внимание на различия в показателях родительского поведения у самок, выкармливавших детенышей в парах с самцами, и у самок-одиночек. Автор проведенного исследования (McGuire, 1997) полагает, что самка в присутствии самца, находящегося в гнезде и обогревающего детенышей, может снижать собственные затраты времени на пребывание в гнезде и даже на чистку детенышей. Следует также отметить, что самцы и самки сооружали отдельные гнезда, и это вполне согласуется с данными полевых исследований (Mihok, 1979).

Пенсильванская полевка, *M. pennsylvanicus*, широко распространенная на территории США и Канады, заселяет относительно влажные луговые и заболоченные биотопы, тяготеющие к понижениям рельефа. Взрослые особи этого вида занимают индивидуальные участки обитания, при этом участки самок располагаются, как правило, обособленно один от другого, а участки самцов в репродуктивный период в той или иной степени перекрываются. Участки обитания самцов по своей площади в 2-3 раза превышают участки обитания самок. С окончанием сезона размножения площадь участков самцов сокращается, и половые различия в их размерах, характерные для весенне-летнего периода, нивелируются (Getz, 1961, 1962; Madison, 1979, 1980a). Охрана территории у самцов отсутствует (Ambrose, 1973).

Об основных чертах пространственной структуры поселений пенсильванской полевки в репродуктивный период можно судить по распределению участков обитания, показанному на рис. 2.3.15. Эти данные получены с помощью радиотелеметрии при слежении за 16 взрослыми самцами и 15 самками, обитавшими на старой залежи площадью 900 м² (Madison, 1980b).

Площадь суточных участков самцов составляла в среднем 192 ± 110 м², а у самок – 67 ± 39 м². Конфигурация и расположение участков обитания самцов периодически менялись. О половых различиях в степени перекрытия участков обитания можно судить по следующим показателям: у самцов локусы регистраций не совпадали с соответствующими локусами дру-

гих особей того же пола в 43% случаев, тогда как у самок этот показатель был равен 94%. Участок каждого самца перекрывал участки обитания двух-трех самок. Размножающиеся самки занимали, как правило, обособленные гнездовые участки.

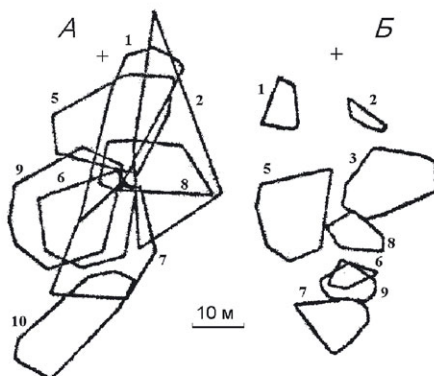


Рис. 2.3.15. Конфигурация и расположение суточных участков обитания взрослых самцов (А) и самок (Б) пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, установленные методом радиотелеметрии в августе 1975 г. (Вирджиния, США). Участки самцов и самок изображены отдельно; интегрированную картину можно получить путем совмещения крестиков на схеме. Цифрами обозначены номера зверьков (по: Madison, 1980b).

Аналогичные данные получены в другом исследовании (Ostfeld et al., 1988), авторы которого с помощью радиотелеметрии оценивали не только размеры (*minimum convex polygon*), но и степень перекрывания участков обитания самцов и самок в репродуктивный период. Вычисленные ими средние показатели площади участков составили для самцов $824 \pm 100 \text{ m}^2$ ($n=15$), для самок – $373 \pm 55 \text{ m}^2$ ($n=13$); коэффициенты перекрывания участков обитания у самцов – 0.71 ± 0.08 , у самок – 0.08 ± 0.03 . Таким образом, участки обитания самцов, площадь которых превышала размеры участков самок более чем в 2 раза, перекрывались в значительной степени, тогда как самки занимали небольшие и практически обособленные гнездовые участки. Наблюдения в природе свидетельствуют, что у самок имеются признаки территориального поведения (Getz, 1961, 1962).

Исследование сезонных вариаций размеров участков обитания взрослых особей с помощью радиотелеметрии, проведенное в августе-ноябре 1977 г. и январе-марте 1978 г. (Webster, Brooks, 1981), показало, что суточный участок взрослого самца в сезон размножения (август-ноябрь) занимает площадь в среднем $102 \pm 12 \text{ m}^2$ ($n=17$), а у взрослой размножающейся самки – $57 \pm 6 \text{ m}^2$ ($n=15$). В январе-марте взрослые особи занимали существенно меньшие участки обитания, и их площадь у самцов составляла в среднем $17 \pm 4 \text{ m}^2$ ($n=10$), а у самок – $28 \pm 3 \text{ m}^2$ ($n=13$). Доля перекрывания участков оби-

тания самцов в сезон размножения составляла в среднем $9 \pm 3\%$ ($n=7$), у самок – $2 \pm 1\%$ ($n=4$). По окончании сезона размножения степень перекрытия участков обитания самок многократно возросла и достигла $62 \pm 9\%$ ($n=5$). Для самцов соответствующие данные отсутствуют.

Взаимодействия между взрослыми особями происходят преимущественно в агрессивной форме (Getz, 1962, 1972; Turner, Iverson, 1973). Доля травмированных в схватках самцов составляет 82%, а среди самок этот показатель равен 57% (Rose, 1979). Максимальное число травмированных особей приходится на период размножения. В нерепродуктивный период агрессивность заметно снижается.

Существование отчетливо выраженной сезонной динамики агрессивных взаимодействий, связанной с сезонностью размножения в популяциях пенсильванской полевки, подтверждено в экспериментах с парным ссаживанием особей, которых отлавливали на площадке мечения размером около 20 га (Turner, Iverson, 1973). Эксперименты показали, что взрослые перезимовавшие зверьки отличались наибольшей агрессивностью и занимали самые крупные участки обитания. Оседлое население, в свою очередь, было агрессивнее мигрантов. При парном ссаживании на “нейтральной территории” выявлены доминирующие особи (с высоким рейтингом побед в схватках) и субординанты (потерпевшие поражение). Самцы-доминанты отличались от субординантов большей массой тела. Взаимодействия между особями-соседями характеризовались повышенной толерантностью. Интересен факт, что существенной зависимости между уровнем агрессивности и плотностью популяции у пенсильванской полевки не обнаружено (Turner, Iverson, 1973).

Визуальные наблюдения в естественных поселениях, проведенные в сезон размножения, свидетельствуют о существовании линейной иерархии доминирования, основанной на агрессивных взаимодействиях, причем как среди самцов, так и среди самок (Ambrose, 1973). Агрессивные конфликты между самцами отмечаются только в период спариваний, при этом одни самцы прогоняют других, если те приближаются к самке, находящейся в состоянии эструса (Madison, 1980a). Зарегистрирован случай, когда на участке одной из самок одновременно находились пятеро самцов, и четверо из них пытались спариваться с ней. Наиболее крупный самец активно патрулировал участок самки в течение нескольких часов и прогонял конкурентов (Webster, Brooks, 1981).

Система спаривания у пенсильванской полевки – промискуитет. Высокая подвижность самцов, группирующихся около рецептивных самок, вполне соответствует их основной стратегии поведения, направленной на обеспечение максимально возможного успеха в размножении. Самцы проявляют все признаки активной конкуренции за самок, и наиболее успешными среди них, т.е. доминантами, оказываются особи с большей массой тела. Подчиненные самцы, обнаружившие самку в эструсе на участке другого самца, также предпринимают попытки спаривания с ней в короткие периоды отсутствия более сильного конкурента. Как показывают экспериментальные исследования (Spritzer et al., 2006), больше потомства оставляют не

те самцы, которые занимают доминирующее положение, а те, которые чаще контактируют с самками. Таким образом, положительной связи между доминирующим статусом и репродуктивным успехом у самцов этого вида не обнаружено. Установлено также, что в выборе полового партнера определенную роль играет предпочтение самки, при этом вес самца не имеет большого значения. Закономерным результатом промискуитета является множественное отцовство (Verteaux et al., 1999).

Постоянные пары у пенсильванской полевки, как следовало ожидать, не образуются. За многие часы наблюдений зафиксирован единственный случай, когда самец находился рядом с самкой относительно продолжительное время – в течение двух часов (Madison, 1980b). Самцы не заботятся о потомстве, поэтому самки выкармливают детенышей в одиночку. Кормящая самка часто оставляет детенышей одних и может находиться вне гнезда в общей сложности до 10 часов в сутки. Продолжительность молочного вскармливания составляет всего 10-14 дней (Lee, Novarth, 1969), после чего молодые зверьки покидают материнскую нору. Самцы-сеголетки обычно расселяются на значительное расстояние от материнского участка, тогда как для молодых самок характерна филопатрия, и они нередко селятся поблизости от гнездовой норы матери. В результате образуются разреженные агрегации родственных особей, объединяющие самку и часть ее потомства. Взрослые самцы, по-видимому, не входят в состав этих агрегаций, хотя их участки обитания зимой могут перекрываться с участками обитания самок. В тех случаях, когда отмечается зимнее размножение, агрегации распадаются из-за высокой частоты агрессивных взаимодействий (Rose, 1979).

Таким образом, в поселениях пенсильванской полевки прослеживается сезонная цикличность в системе использования пространства и социальных отношениях. В репродуктивный период взрослые особи занимают более крупные участки обитания, которые у самок перекрываются в очень малой степени и, по-видимому, охраняются, о чем свидетельствует довольно высокая частота конфликтных взаимодействий и относительно большое число травмированных самок в сезон размножения. У самцов, конкурирующих за самок, участки обитания в сезон размножения перекрываются в значительной степени (более чем наполовину), в результате чего образуются агрегации, в которых самцы регулярно вступают в агрессивные взаимодействия. В этот период у них, судя по косвенным данным, складываются отношения доминирования-подчинения, при этом доминирующие самцы, отличающиеся крупными размерами тела, получают определенные преимущества в спаривании с самками. С окончанием репродуктивного периода участки взрослых особей сокращаются в размерах, агрегации самцов распадаются, и уровень агрессивных взаимодействий снижается. Параллельно этому увеличивается степень перекрывания участков обитания взрослых особей одного пола, так что в зимний период, возможно, образуются зимовочные агрегации, объединяющие особей с перекрывающимися участками. С началом весеннего размножения число агрессивных контактов вновь возрастает, и

годовой цикл, связанный с изменением характера использования пространства и внутривидовых отношений, повторяется вновь.

Родительское поведение у пенсильванской полевки изучали исключительно в лабораторных условиях. В одной из первых работ (Hartung, Dewsbury, 1979) описаны наблюдения за 10 размножающимися парами в небольших лабораторных клетках размером 48×37×13 см, где зверьки могли сооружать гнезда из хлопковой ваты. Число детенышей у каждой пары сокращали до трех. Наблюдения проводили на 9-й и 10-й день после рождения детенышей в течение 30 мин (1800 с), и регистрировали такие показатели, как время нахождения в гнезде и вылизывания детенышей, затаскивание выползающих детенышей в гнездо, а также манипуляции с гнездовым материалом.

Исследование показало (табл. 2.3.6), что самцы пенсильванской полевки проявляли активную заботу о детенышах, причем как прямую, так и косвенную, лишь в немногих уступая самкам. Такое поведение, однако, не согласуется с данными полевых исследований, указывающих на слабость парных связей и отсутствие заботы о потомстве у самцов (Madison, 1980b).

Таблица 2.3.6

Оценки родительского поведения ($M \pm m$) самок и самцов пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, при содержании в небольших лабораторных клетках (по: Hartung, Dewsbury, 1979)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Нахождение в гнезде (время, с)	1088 ± 110	1034 ± 130
Вылизывание детенышей (время, с)	68 ± 12	44 ± 11
Затаскивание детенышей (частота)	4.5 ± 1.5	3.1 ± 1.7
Манипуляции с подстилкой (частота)	1.5 ± 0.5	1.0 ± 0.3

В других работах (McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986) описаны наблюдения за поведением размножающихся пар в условиях большей свободы действий и перемещений. Для этой цели использовали сооружение из двух просторных клеток площадью 1.69 м² каждая, соединенных двумя переходами (рис. 2.3.16). На дно клеток, изготовленное из плексигласа, насыпали слой торфа (3 см), а поверх него укладывали слой сена (10-20 см). За действиями зверьков наблюдали снизу через прозрачное дно.

Всего под наблюдением находились 6 размножающихся пар (второе поколение, рожденное в неволе), выкармливающих второй или третий выводок. Наблюдения проводили ежедневно с 1-го по 25-й день после рождения детенышей в течение 15 мин (900 с) в утренние часы (с 9:00 до 11:00). Регистрировали время “насиживания” и чистки детенышей, кормление молоком, длительность периодов выхода из гнезда, затаскивание детенышей в гнездо, а также время, проведенное самцами в гнезде. Результаты наблюдений суммированы в таблице 2.3.7.

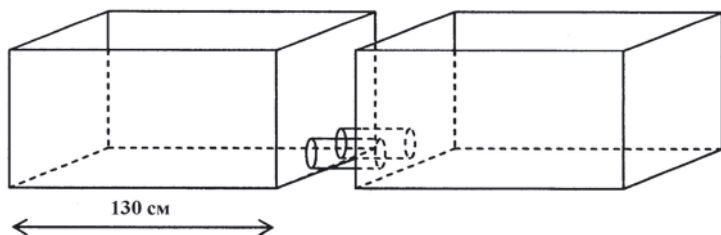


Рис. 2.3.16. Сооружение из двух секций, соединенных переходами, для наблюдений за парами пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus* (по: McGuire, Novak, 1984).

Таблица 2.3.7

Показатели родительского поведения самцов и самок пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, при содержании в просторных клетках, $M \pm m$ (по: McGuire, Novak, 1984 и Oliveras, Novak, 1986)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Кормление детенышей молоком (время, с)	238 ± 33	-
“Насиживание” детенышей (время, с)	144 ± 23	0 ± 0
Чистка детенышей (время, с)	27 ± 3	0.02 ± 0.02
Частота затаскивания детенышей в гнездо	0.13 ± 0.03	0 ± 0
Нахождение в гнезде (время, с)	-	53 ± 18
Пребывание вне гнезда (время, с)	601 ± 48	-
Обустройство гнезда (время, с)	123 ± 32	4 ± 1
Частота доставки корма в гнездо	0 ± 0	0 ± 0

Наблюдения показали, что в этих условиях самцы и самки устраивали себе отдельные гнезда. Самки агрессивно реагировали на самцов, приближавшихся к их гнезду, поэтому последние крайне редко заходили в гнезда, занимаемые кормящими самками, и только лишь в периоды их отсутствия. Кроме того, самцы не посещали гнезда, занимаемые самками, ранее 12-го дня после рождения детенышей. Фактически, самки, несмотря на присутствие самцов, ухаживали за потомством в одиночку.

Первые контакты самцов с детенышами отмечены только на 10-й день после их рождения или позднее. Чистка детеныша зарегистрирована только у одного самца и лишь в течение 3 с (детеныш был в возрасте 13 дней). Косвенная забота о потомстве (обустройство гнезда для самки и детенышей, доставка корма в гнездо) у самцов практически никак не проявлялась.

Следует отметить, что большую часть времени (в среднем 66%) самки проводили вне гнезда, оставляя детенышей одних на длительные периоды. По мере роста детенышей, показатели родительского поведения самок, в том числе “насиживание” и чистка детенышей, сокращались, а периоды отсутствия в гнезде постепенно увеличивались (рис. 2.3.17 и 2.3.18).

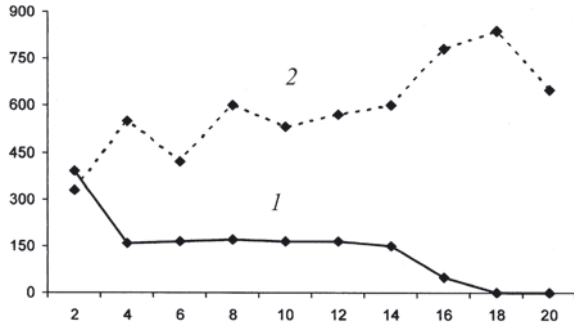


Рис. 2.3.17. Динамика “насиживания” детенышей в гнезде (1) и отсутствия в гнезде (2) у самок пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1984).

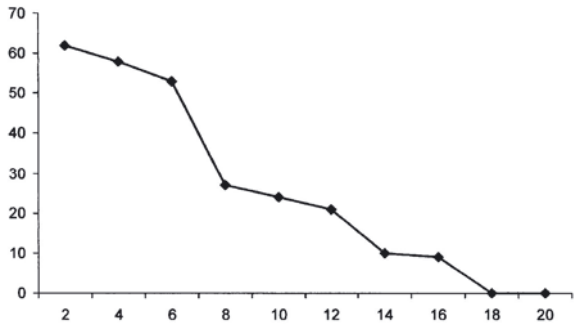


Рис. 2.3.18. Динамика чистки (вылизывания) детенышей самками пенсильванской полевки, *Microtus pennsylvanicus*, на протяжении периода молочного вскармливания. Обозначения как на рис. 2.3.17 (по: McGuire, Novak, 1984).

Результаты этих наблюдений свидетельствуют о том, что в условиях, благоприятствующих пространственной изоляции, разнополые особи предпочитают держаться поодиночке, устраивают отдельные гнезда, и самцы практически не принимают участия в воспитании потомства. Более того, отмечено, что самцы, отловленные в природе, в лабораторных условиях часто убивают собственных детенышей (Gruder-Adams, Getz, 1985). Это вполне согласуется с данными полевых исследований, указывающих на слабость парных связей.

Еще одно исследование (Gruder-Adams, Getz, 1985), в котором наблюдали за тремя парами взрослых особей и их детенышами при содержании в просторных клетках еще большей площади (1.25 × 2.50 м), заполненных резаной травой, также показало, что самцы и самки устраивали себе отдель-

ные гнезда, располагавшиеся обычно в противоположных углах клетки. Детеныши первого выводка после рождения второго выводка покидали материнское гнездо и устраивали себе отдельное убежище. Из 134 зарегистрированных контактов между родителями и детенышами не было ни одного взаимодействия, связанного с взаимной чисткой (аллогруминг); контакты в своем большинстве были агонистическими. Авторы этого исследования полагают, что забота о потомстве у самцов пенсильванской полевки, отмеченная в одной из более ранних работ (Hartung, Dewsbury, 1979), является артефактом, т.е. результатом содержания зверьков в условиях крайне ограниченной свободы, и в природе маловероятна.

Полуденная песчанка, *Meriones meridianus*, распространенная в засушливых районах Восточного Предкавказья, Нижнего Поволжья, Центральной Азии, Казахстана, Северо-Восточного Ирана, Северного Афганистана, Монголии и Северного Китая, относится к ярко выраженным псаммофилам, но встречается и в щебнистых биотопах. Наиболее интенсивное размножение этого вида происходит с апреля по август. Внешние признаки готовности к весеннему размножению у самцов отмечаются примерно на два месяца раньше, чем у самок. Перезимовавшие самки приносят от 2 до 4 пометов в год, самки-сеголетки – 1-2 помета. Среднее число детенышей в выводках, в зависимости от природных условий и возраста самок, варьирует от 2.9 до 4.1 (Ралль, 1940; Петров, Шейкина, 1950; Мокроусов, 1977; Смирнов, 1979). Молодые зверьки после выхода из выводковой норы в течение нескольких дней остаются на участке обитания матери, занимая временные норы, а затем расселяются (Веревкин, 1982).

На протяжении длительного периода, по крайней мере, в течение сезона размножения, самки демонстрируют отчетливо выраженный территориальный консерватизм и постоянно держатся на одних и тех же участках (Фенюк, Демяшев, 1936; Гамбарян и др., 1960; Веревкин, 1981, 1982; Попов, 1981; Шилова и др., 1983; Попов и др., 1989). Взрослые самки охраняют свои участки от других особей того же пола (Веревкин, 1982). В зависимости от характера рельефа, распределения растительности и ряда других факторов, участки взрослых самок размещаются в пространстве либо относительно равномерно, либо образуют скопления из двух-трех или большего числа участков. Многолетние наблюдения свидетельствуют, что характер пространственного распределения участков взрослых самок мало меняется не только с весны до осени, но и по годам (Попов и др., 1989). Среднемесячное смещение центра активности участков взрослых оседлых самок на протяжении репродуктивного периода составляет 9.1 ± 1.8 м ($n=27$), что достоверно меньше средней длины участка, равной 37.8 ± 2.4 м (Чабовский, 1993). Это позволяет рассматривать систему индивидуальных участков самок в качестве основы, вокруг которой группируются участки обитания взрослых самцов и молодых особей.

Площадь участков обитания взрослых самок относительно невелика и составляет в среднем от 330 ± 49 м² (Калмыкия) до 2363 ± 1150 м² (Жаркыт)

мы) (Попов и др., 1989), и лишь в отдельных случаях достигает большей величины (Веревкин, 1981, 1982; Веревкин, Миронов, 1990). Взрослые самцы значительно подвижнее и занимают участки обитания с неохранными границами, которые по площади в 4–5 раз превышают участки самок (Веревкин, 1981, 1982). В Калмыкии средняя площадь участков обитания самцов составляла $1053 \pm 220 \text{ м}^2$ (Попов и др., 1989). Степень взаимного перекрытия участков обитания у особей этого пола в среднем значительно выше, чем у самок (рис. 2.3.19).

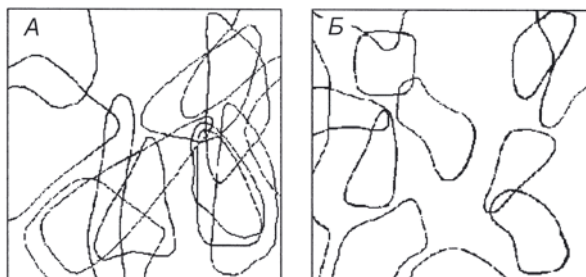


Рис. 2.3.19. Распределение участков обитания взрослых самцов (А) и самок (Б) полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, на площадке мечения размером 100×100 м в апреле 1984 г. в Калмыкии (по: Чабовский, 1993).

У некоторых взрослых самцов выявлено использование сложных по конфигурации участков обитания, состоящих из 2-3 разделенных в пространстве частей, посещаемых попеременно (Чабовский, 1993).

Пространственное распределение участков обитания самцов и самок может быть относительно равномерным либо в той или иной степени агрегированным. Так, например, в Калмыкии в одном из поселений на территории заброшенной кошары все находившиеся под наблюдением самцы ($n=28$) разделились на пять агрегаций, связанных с пятью группировками самок. Число особей в агрегациях самцов варьировало от 4 до 7, а в группировках самок – от 2 до 9. Участок обитания каждого самца состоял из двух неравных по степени использования частей, а именно основной части, совпадающей с участками определенной группы самок, и относительно редко посещаемой периферии, захватывающей часть пространства, занимаемого одной или несколькими соседними группировками (Попов и др., 1989).

Большинство самок монополизирует более половины площади своих участков (Веревкин, 1981, 1982; Веревкин, Миронов, 1988; Попов и др., 1989), тогда как самцы занимают участки, перекрывающиеся одновременно и практически полностью с двумя-тремя участками соседей (Чабовский, 1993). Таким образом, для самок характерна высокая степень индивидуализации участков обитания, самцы же монополизируют пространство в значительно меньшей степени.

Наблюдения за тремя вольерными группировками, в состав которых входили не менее 3 самцов и 3 самок, показали, что половые различия в характере использования пространства у взрослых размножающихся особей этого вида проявляются и в условиях открытых вольер (Громов, Воробьева, 1995). На рис. 2.3.20 показана структура использования пространства в репродуктивный период в одной из вольерных группировок, в состав которой входили три самца (№2, 4 и 35) и три самки (№1, 3 и 14). Наблюдения проводили в июне-августе 1990 г. Регистрация особей в разных квадратах вольеры позволяла выделять центры активности (наиболее посещаемые локусы).

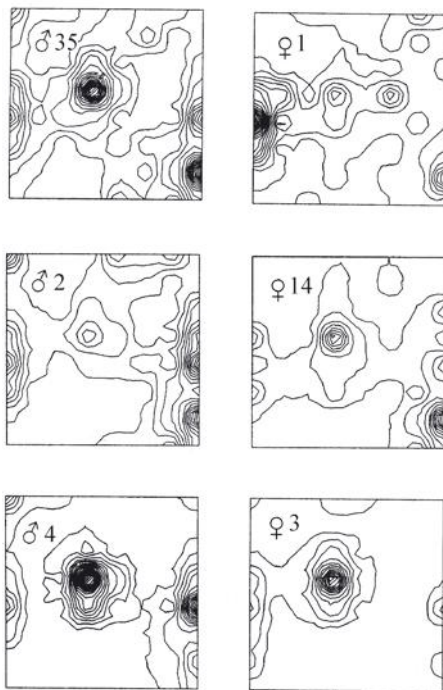


Рис. 2.3.20. Структура использования пространства вольеры взрослыми самцами и самками полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

В этой группировке самец №35 отличался наибольшей активностью, использовал практически все пространство вольеры, и центры его активности совпадали с центрами активности всех трех самок, занимавших частично перекрывающиеся участки обитания. Центры активности самок располагались обособленно и совпадали с расположением гнездовых нор. Активность самца №2 была сосредоточена на участках самок №1 и №14, тогда как третий самец (№4) проводил больше времени на участках самок №14 и №3.

Таким образом, несмотря на отсутствие полной пространственной обособленности участков самцов в вольере, структура использования пространства у них была дифференцированной. Эта дифференциация обусловлена социальными отношениями, о которых подробнее будет сказано ниже.

Анализ контактов между особями в однополых и разнополых диадах (рис. 2.3.21) показал высокий уровень агрессивности во взаимодействиях самок: 62% контактов от их общего числа ($n=235$) были агрессивными. Ярко выраженный антагонизм во взаимоотношениях между самками, конкурирующими за гнездовую территорию, приводит к практически полному обособлению их участков обитания как в природе, так и в вольерах. Однако у самцов, конкурирующих за самок, регулярные агонистические взаимодействия, составлявшие в сумме также значительную величину (47.0%) от их общего числа ($n=1189$), не приводят к территориальному обособлению их участков обитания.

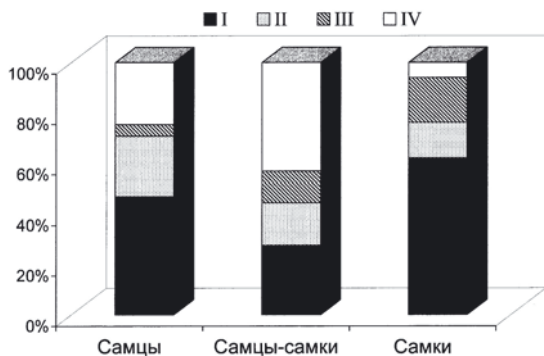


Рис. 2.3.21. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах в вольерных группировках полуденной песчанки, *Meriones meridianus*. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые.

Что касается взаимодействий между особями противоположного пола, то они были в основном миролюбивыми: доля контактов подобного рода составляла 43% от их общего числа ($n=2049$). Однако, наряду с миролюбивыми, отмечены и агрессивные контакты (27.6%).

Таким образом, взаимоотношения между особями одного пола в сезон размножения основаны на взаимном антагонизме, а взаимодействия разнополых особей можно назвать умеренно толерантными.

Агрессивные взаимодействия самок характеризуются относительно низкой степенью асимметрии, и это вполне соответствует типу их взаимоотношений, которые можно обозначить как территориальное доминирование, поскольку каждая самка изгоняет других особей своего пола с участка обитания. Напротив, агонистические взаимодействия самцов характеризуются высокой степенью асимметрии, и это указывает на существование иерархии

доминирования в агрегациях самцов, занимающих перекрывающиеся участки обитания.

На рис. 2.3.22 показаны социограммы миролюбивых и агрессивных взаимодействий между особями в описанной выше вольерной группировке, в состав которой входили три самца и три самки.

Анализ социограмм показывает, что миролюбивые взаимодействия между взрослыми разнополюми особями не относятся к категории эквипотенциальных (рис. 2.3.22, А). В частности, самцы №35 и №2 активно контактировали с самками, а третий самец (№4), напротив, был относительно пассивен. Среди особей одного пола мирные взаимодействия редки. Число и адресация агрессивных актов (рис. 2.3.22, Б) свидетельствуют, что взаимодействия подобного рода чаще отмечаются между самцами, причем самец №35 доминировал над двумя другими самцами, а самец №2 доминировал над самцом №4. Такая структура взаимоотношений характерна для линейной иерархии доминирования. У самок асимметрия агрессивных контактов почти не выражена, и это свидетельствует об эквипотенциальном характере их взаимодействий, свойственных отношениям территориального доминирования. Иерархия доминирования обеспечивает наибольший репродуктивный успех высокоранговым самцам: наблюдения в вольерах свидетельствуют, что в 75% случаев с самками спаривались самцы-доминанты и субдоминанты.

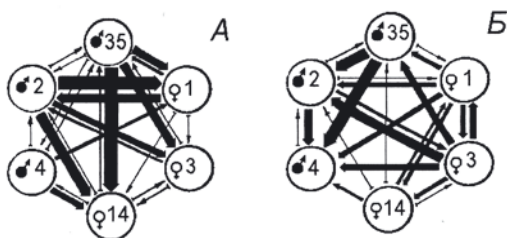


Рис. 2.3.22. Социограммы взаимодействий самцов и самок в вольерной группировке полуденной песчанки, *Meriones meridianus*. Взаимодействия: А - миролюбивые ($n=513$), Б - агрессивные ($n=530$). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов.

Расселение молодых особей у полуденной песчанки происходит в короткие сроки: уже через две недели после выхода молодняка из выводковых нор на гнездовых участках самок остаются единичные детеныши (Чабовский, 1993). Расселяющиеся молодые зверьки занимают обособленные участки обитания, и это свидетельствует о преобладании тенденции пространственной сегрегации, основанной, по всей видимости, на низкой толерантности молодых особей друг к другу.

Пространственная сегрегация среди взрослых особей, наиболее отчетливо выраженная в репродуктивный период, в конце сезона размножения ослабевает и, более того, сменяется противоположной тенденцией пространственной агрегации. Известно, что в осенне-зимний период полуденные

песчанки собираются группами по пять и более особей в зимовочных норах (Папанян, 1966; Веревкин, Миронов, 1989). Этому предшествуют перераспределение участков обитания в октябре-ноябре и последующая концентрация зверьков на сравнительно небольшой площади (рис. 2.3.23). Зимовочные группировки, состоящие из разновозрастных, преимущественно неродственных разнополовых особей, занимают относительно небольшие, совместно используемые участки обитания площадью 300-400 м², на которых располагается одна основная нора. Более подробных сведений о характере использования пространства и взаимоотношениях особей в зимовочных группировках полуденной песчанки нет.

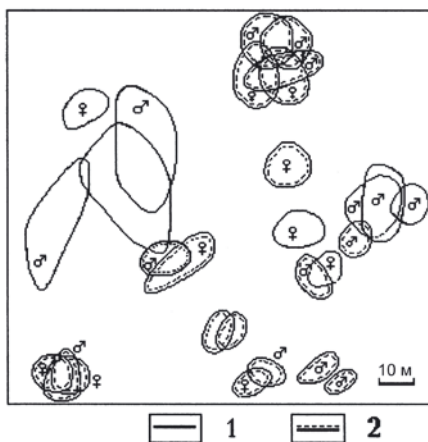


Рис. 2.3.23. Пространственное распределение участков обитания взрослых особей полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, на площадке мечения в феврале 1984 г. 1 – “аборигены”, 2 – “пришельцы” (по: Чабовский, 1993).

О родительском поведении полуденной песчанки в лабораторных условиях можно судить по наблюдениям за двумя парами из вивария Научно-экспериментальной базы "Черноголовка" ИПЭЭ РАН, где в течение многих лет содержится потомство особей, отловленных в степях северо-западного Прикаспия. Для наблюдений использовали аквариумы размером 70×35×35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 20×15×10 см с прозрачным верхом из плексигласа. Дно аквариумов засыпали тонким слоем (2-3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовые камеры закладывали древесную стружку. Пары помещали в подготовленные для наблюдений аквариумы за 5-7 дней до наступления родов у самок.

Наблюдения за парами, выкармливающими детенышей, проводили в соответствии с ранее разработанной и частично модифицированной методикой (Smorkatcheva, 2003). Период наблюдений, начинающийся со второго дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 24 дня,

разбили на четыре шестидневки: 1-6-й, 7-12-й, 13-18-й и 19-24-й дни. Наблюдения проводили через сутки в вечернее время (с 19:00 до 24:00) в течение 1 ч; суммарное время наблюдений за каждой парой составило 12 ч. Во время наблюдений регистрировали время нахождения особей-родителей в гнезде (с точностью до 1 мин), продолжительность груминга (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с), доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, а также число манипуляций с гнездовым материалом.

Наблюдения показали, что самки, а также в той или иной степени самцы, проявляли заботу о детенышах. У самок прямая забота о потомстве выражалась в (1) кормлении детенышей молоком, (2) "насиживании" детенышей и скучивании с ними, (3) периодическом груминге детенышей, при котором самка тщательно вылизывала область гениталий и живот каждого детеныша, а также спину, голову и другие части тела. Длительность скучивания самки с детенышами можно принять равной времени ее пребывания в гнезде, поскольку внутри гнезда самка практически все время находится в непосредственном контакте с детенышами. У самцов прямая забота о потомстве выражалась в тех же формах поведения, что и у самок, за исключением кормления молоком.

Косвенная забота о потомстве у самок и самцов была связана с подготовкой гнезда (доставка подстилки в гнездовые камеры) и его поддержании (в виде манипуляций с гнездовым материалом и рыхления подстилки). Доставка корма в гнездо не зарегистрирована.

Находясь в гнезде, "насиживая" и скучиваясь с детенышами, родители согревают их и обеспечивают необходимый уровень тактильной стимуляции, поэтому общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) служит важным количественным показателем прямой родительской заботы.

Таблица 2.3.8

Усредненные показатели родительского поведения самок и самцов полуденной песчанки, *Meriones meridianus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Общее время нахождения в гнезде (мин)	45.3 \pm 5.3	45.6 \pm 7.2
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	6.8 \pm 2.0	6.8 \pm 0.9
Чистка (вылизывание) детенышей (с)	44 \pm 21	32 \pm 21
Частота манипуляций с гнездовым материалом	3.3 \pm 1.1	1.1 \pm 1.1
Частота доставки гнездового материала	1.5 \pm 1.5	0.2 \pm 0.2

В таблице 2.3.8 и на рис. 2.3.24, А приведены соответствующие количественные характеристики для самок и самцов, которые указывают на отсутствие половых различий по показателю ОВНГ во всех шестидневках, а также на отсутствие тенденции снижения этого показателя по мере роста детенышей. Не обнаружено половых различий и по такому показателю, как вре-

мя нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (рис. 2.3.24, Б, табл. 2.3.8).

В первую шестидневку детеныши оставались в гнезде одни в среднем 11-12 мин за 1 ч наблюдений (рис. 2.3.25, А), а затем этот показатель неуклонно снижался, и в последнюю пятидневку сократился в среднем до 1 мин.

Продолжительность чисток детенышей самками на протяжении всего периода наблюдений практически не менялась, равно как и у самцов (рис. 2.3.25, Б). Самцы уделяли чистке детенышей меньше внимания (табл. 2.3.8), однако половые различия из-за малой величины выборки оказались недостоверными.

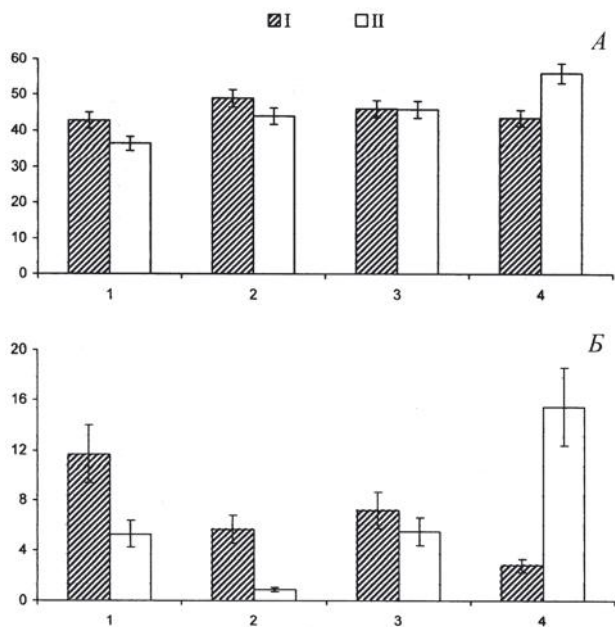


Рис. 2.3.24. Общее время пребывания в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у полуденной песчанки, *Meriones meridianus*. I – самки, II – самцы ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); 1-4 – номера шестидневок; вертикальная шкала – время, мин).

Манипуляции с подстилкой в гнезде (МПП) отмечали только на протяжении первых трех шестидневок (рис. 2.3.26, А). Чаще всего наблюдали рыхление подстилки и – изредка – перекалывание отдельных частиц подстилочного материала с места на место. Достоверных различий в показателе МПП у самок и самцов не обнаружено. Доставку гнездового материала (древесной стружки) у самок отмечали только в середине периода наблюдений (2-я и 3-я шестидневки), а у самцов – только в 3-й шестидневке (рис. 2.3.26, Б). Оценить степень половых различий из-за малой величины выборки было невозможно.

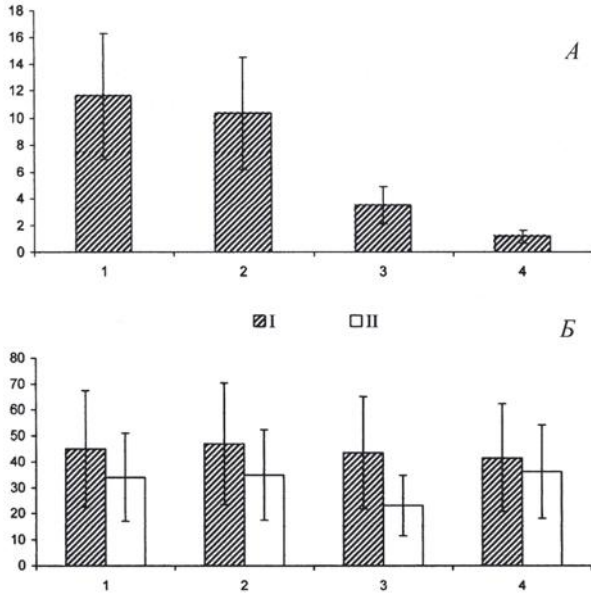


Рис. 2.3.25. Суммарная продолжительность: *A* – периодов, в течение которых детеныши оставались в гнезде одни, и *B* – чисток (вылизывания) детенышей (вертикальная шкала для *B* – время, с); остальные обозначения как на рис. 2.3.24.

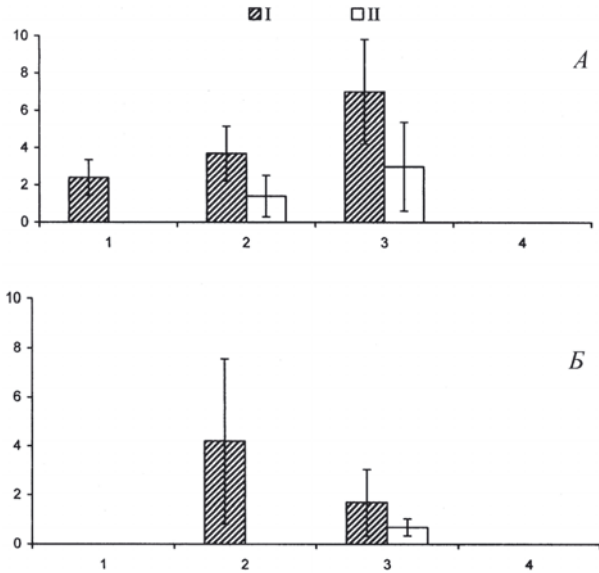


Рис. 2.3.26. Доставка гнездового материала (*A*) и манипуляции с гнездовым материалом (*B*) у самок (I) и самцов (II) полуденной песчанки, *Meriones meridianus* ($M \pm m$, число за 1 ч наблюдений; 1-4 – номера шестидневок).

Таким образом, показатели и прямой, и косвенной заботы о потомстве у самок и самцов полуденной песчанки, в отличие от других видов рассматриваемой категории, оказались в целом близки. Оценить биологическое значение этого обстоятельства затруднительно, поскольку, как уже отмечено выше, условия длительного разведения и наблюдений в неволе могут существенно влиять на родительское поведение самцов. Следует также обратить внимание на отсутствие тенденции снижения показателей родительской заботы самок по мере роста детенышей, что также отличает полуденную песчанку от других видов рассматриваемой категории. Эта особенность материнской заботы может указывать на более высокую прочность социальных связей между матерью и детенышами. Однако для окончательных выводов требуются дополнительные исследования.

Серая крыса, или пасюк, *Rattus norvegicus* – типичный синантропный грызун, распространенный повсеместно как в крупных городах, так и сельской местности. Потенциальная плодовитость серой крысы очень велика (Соколов, Карасева, 1985). Молодые особи становятся половозрелыми в возрасте 3 месяцев, но встречаются и двухмесячные беременные самки. В одном выводке может быть до 18 детенышей (в среднем – 9.5). В природных популяциях пик размножения приходится на летние месяцы. Осенью размножение затухает, а зимой прекращается вовсе, но в синантропных поселениях зимней паузы в размножении нет (Карасева и др., 1980; Соколов, Карасева, 1985).

Экологии и поведению этого вида посвящена обширная литература, но пространственно-этологическая структура поселений серой крысы описана в немногих исследованиях. Одна из таких работ проведена в 1982-1983 гг. в Узбекистане (Квашнин, Карасева, 1985), где наблюдали за поселением пасюков на речной дамбе, длина которой составляла 1.5 км, а ширина – от 1.5 до 4 км. Под постоянным наблюдением находились индивидуально меченые особи из пяти относительно самостоятельных (территориально разобщенных) группировок (агрегаций). Исследование показало, что число взрослых особей в группировках варьировало от 5 до 15, а площадь занимаемых группировками участков – от 120 до 240 м². В четырех группировках число самцов превышало число самок в соотношении 1.4 : 1. Каждая группировка (агрегация) представляла собой элементарную внутривидовую социальную единицу, обеспечивающую размножение и монополизацию занимаемой территории (см. также Лозан, 1986). Взаимоотношения между самцами в группировках основывались преимущественно на иерархии доминирования (хотя в одной из группировок иерархия отсутствовала), а во взаимодействиях между самками преобладали нейтральные и миролюбивые формы поведения. Это согласуется с данными других исследователей (например, Barnett, 1963), полагающих, что в природе отношения между самками относятся к разряду эквипотенциальных. Взаимодействия между особями из разных группировок были преимущественно агрессивными. Размножение в группировках происходило только в теплое время года. Под-

растающий молодняк периодически выселялся из сложившихся территориальных группировок (Лозан, 1986).

В естественных условиях самцы серой крысы не проявляют заботу о потомстве (Barnett, 1963; Calhoun, 1963, цит. по Lonstein, De Vries, 2000b). Более того, в лабораторных условиях присутствие самца может спровоцировать отказ самки ухаживать за детенышами и, к тому же, негативно отражаться на развитии потомства (Calhoun, 1962, цит. по Wuensch, 1985). В связи с этим основное внимание исследователей было сосредоточено на изучении материнского поведения (Wiesner, Sheard, 1933, цит. по Grotta, Ader, 1969; Carlier, Noirot, 1965; Moltz, Robbins, 1965; Rosenblatt, 1967; Mayer et al., 1979; Gray, Chesley, 1984). В этих исследованиях основным объектом были лабораторные крысы, выведенные в результате длительной селекции из дикого предка, *Rattus norvegicus*.

Одно из наиболее обстоятельных исследований проведено в конце 60-х годов прошлого века (Grotta, Ader, 1969). Под наблюдением находились 25 самок лабораторных крыс линии Charles-River (CD) в возрасте 100-120 дней, выкормивших к началу исследования по одному выводку. Каждую самку помещали в специальную лабораторную установку, позволяющую регистрировать поведение в автоматическом режиме. Установка состояла из двух прозрачных пластиковых камер объемом 23 см³, соединенных коротким цилиндрическим тоннелем диаметром 6.4 см, закрепленным на высоте 14 см от дна камер (рис. 2.3.27).

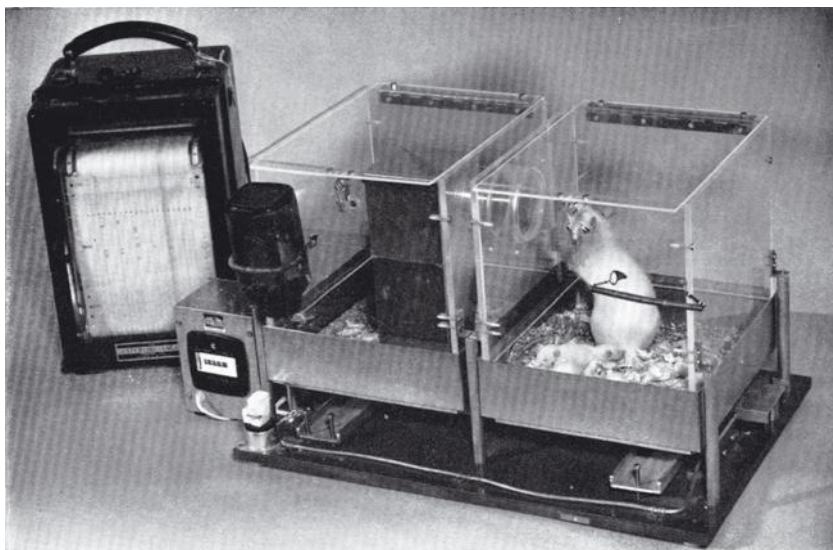


Рис. 2.3.27. Лабораторная установка для изучения материнского поведения крыс (из: Grotta, Ader, 1969).

Самка могла свободно перемещаться из одной камеры в другую через тоннель, но для детенышей такой способ перемещения был недоступен. Металлическое дно каждой камеры закреплялось на пружинах и соединялось с датчиками, фиксирующими движение. В качестве подстилки использовали древесную стружку, смешанную с адсорбентом. Самок помещали в лабораторную установку на 17-18-й день беременности. В выводах оставляли по 8 детенышей. Освещение в лабораторном помещении было искусственным с равными по длительности дневной и ночной фазами (12:12 ч). С 1-го по 21-й день после рождения детенышей регистрировали время нахождения самки в камере (гнезде) с детенышами и кормление детенышей молоком, а также оценивали уровень активности, связанной с обустройством гнезда.

Авторы отмечают, что общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) является надежным показателем материнской заботы, поскольку самка практически все это время кормит детенышей молоком и скучивается с ними. На рис. 2.3.28, 1 приведена кривая, отражающая динамику изменения показателя ОВНГ на протяжении всего периода наблюдений.

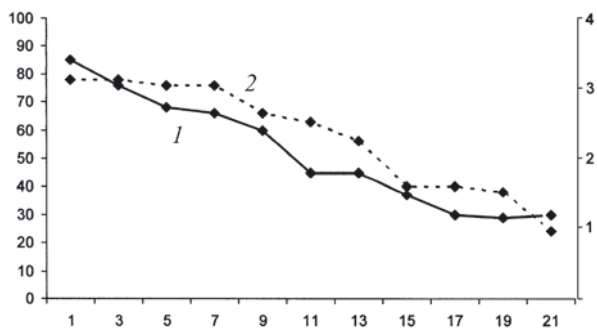


Рис. 2.3.28. Кривые, отражающие время нахождения в гнезде с детенышами (1) и уровень активности, связанной с обустройством гнезда, с оценкой в баллах (2), у самок серой крысы *Rattus norvegicus* (линия Charles-River) на протяжении периода наблюдений. Вертикальная шкала: слева – % от общего времени наблюдений за сутки, справа – баллы; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: Grota, Ader, 1969, с изменениями).

Первые сутки после родов самки находились рядом с детенышами значительную часть времени (85%). Через 2¹/₂ недели этот показатель снизился до 30%. Длительность периодов, в течение которых самка неотрывно находилась вместе с детенышами, в первый день после родов составляла максимум 60 мин, а к концу наблюдений сократилась до 30 мин. Продолжительность периодов, когда детеныши оставались одни, в первую неделю после их рождения составляла в среднем 3 мин, а в последнюю неделю наблюдений – 12,5 мин. Активность, связанная с обустройством гнезда, также значительно снизилась к концу периода наблюдений (рис. 2.3.28, 2). Указанный временной тренд отражает процесс ослабления связи между матерью и детенышами, особенно в конце периода молочного вскармливания.

На рис. 2.3.29 отражена суточная динамика показателей материнского поведения, связанных с пребыванием самок в гнезде с детенышами.

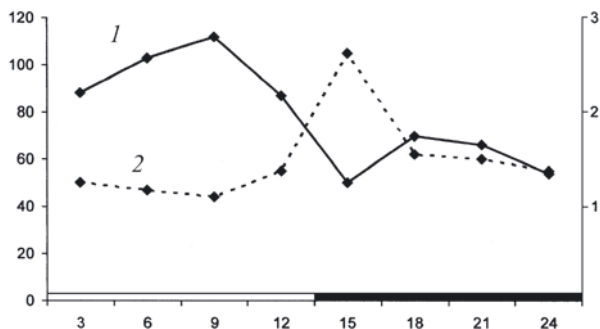


Рис. 2.3.29. Кривые, характеризующие длительность периодов нахождения с детенышами в гнезде (1) и число прерывов между ними (2) у самок серой крысы *Rattus norvegicus* (линии Charles-River). Вертикальная шкала: слева – время, мин; справа – число; по горизонтали – время суток (по: Grota, Ader, 1969, с изменениями).

В светлое время суток самки дольше находились в гнезде и реже покидали его; в ночное время частота выходов из гнезда поначалу увеличивалась, а затем время нахождения самок в гнезде и за его пределами выровнилось и несколько снижалось к началу светлой фазы суток. Этот суточный ритм сохранялся на протяжении всего периода наблюдений, несмотря на общее сокращение времени нахождения самки в гнезде с детенышами.

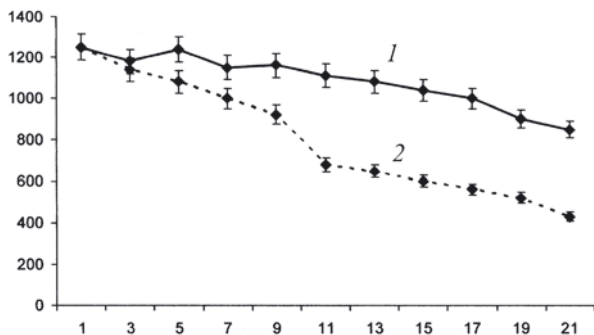


Рис. 2.3.30. Кривые, отражающие время нахождения в гнезде с детенышами, у самок серой крысы *Rattus norvegicus* (линия Charles-River), выкармливающих небольшие (1) и крупные (2) выводки ($M \pm m$). Вертикальная шкала – время, мин; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: Grota, Ader, 1969, с изменениями).

В дополнительной серии наблюдений авторы (Grota, Ader, 1969) сравнивали поведение самок, выкармливающих выводки разной величины – по 4 и

12 детенышей. Оценивали только один показатель – общее время нахождения в гнезде. Наблюдения показали, что у самок, выкармливающих крупные выводки, темпы снижения этого показателя по мере подрастания детенышей были более высокими, чем у самок с небольшими выводками (рис. 2.3.30).

Таким образом, самки серой крысы проявляют максимум материнской заботы (как прямой, так и косвенной) в первые дни после родов, а к концу периода молочного вскармливания детенышей они уделяют им гораздо меньше внимания, и чем крупнее выводок, тем дефицит материнского внимания больше.

Домовые мыши (*Mus domesticus*, *M. musculus*) также относятся к широко распространенным синантропным грызунам, и их биологии посвящена столь же обширная литература, как и серой крысе. Размножение домовых мышей в южных частях ареала и в постройках человека происходит круглогодично. Самки в течение года приносят до 5 пометов, иногда и больше. Беременность длится 17-21 день. Число детенышей в помете может достигать 12, обычно же 4-7. Половая зрелость наступает в возрасте около 2 месяцев (Соколов, 1977).

В естественных условиях и в постройках человека домовые мыши живут сложными группировками, в состав которых входит один доминирующий самец, несколько подчиненных взрослых самцов и несколько размножающихся самок с потомством (Reimer, Petras, 1967; Bronson, 1979). Домовым мышам свойственны две формы социальной организации: иерархия доминирования и территориальность (Crowcroft, 1955; Crowcroft, Rowe, 1963; Lidicker, 1976; Хохлова, Краснов, 1986; Хохлова, 1987; Соколов и др., 1990). Иерархия доминирования обычно складывается в искусственных группировках при содержании в лабораторных условиях или небольших выгородках (Reimer, Petras, 1967). Территориальность в большей степени характерна для естественных поселений и группировок при содержании в обширных вольерах. Иерархия доминирования формируется в результате агрессивных взаимодействий между самцами. После стабилизации отношений частота агрессивных контактов снижается. В естественных поселениях самцы-одиночки и семейные пары охраняют занимаемые участки обитания от своих соплеменников. Следует, однако, отметить, что охрана территории наблюдается и в искусственных группировках, при этом наибольшую активность проявляют самцы-доминанты, а также некоторые размножающиеся самки (Reimer, Petras, 1967).

Данных, характеризующих отношение к детенышам и заботу о потомстве у домовых мышей в естественных условиях, практически нет. Есть лишь указание на то, что самцы не принимают участия в воспитании детенышей (Numan, Insel, 2003), а также, что взрослые особи, не имеющие родительского опыта, убивают детенышей при тестировании в лабораторных условиях (McCarty, vom Saal, 1985; Jakubowski, Terkel, 1986; Soroker, Terkel, 1988; McCarthy, 1990b).

Что касается лабораторных (линейных) мышей, то изучение родительского поведения у них связано с определенными сложностями и, прежде всего, с тем, что у представителей разных генетических линий обнаруживаются заметные различия в поведении. Кроме того, на поведении линейных мышей существенно сказывается влияние доместикиации и размножения в неволе в течение многих поколений (Lonstein, De Vries, 2000b). Поэтому родительское и, в особенности, отцовское поведение лабораторных мышей, описанное в ряде работ (Rosenson, 1975; Perrigo et al., 1989; Lyons, 1993; Brown et al., 1996; Owaga et al., 1998; Li et al., 1999), может существенно отличаться от поведения их диких сородичей.

В одном из исследований (Priestnall, Young, 1978) наблюдали за 10 одиночными самками и 10 размножающимися парами белых мышей *M. musculus* линии C.F.L.P., которых содержали в пластиковых клетках размером 39×23×11.5 см, заполненных опилками и соломой. В выводках самок оставляли по 12 детенышей. Наблюдения проводили через день по 1.5 часа утром и вечером с 1-го по 21-й день после родов. Во время наблюдений каждые 3 мин регистрировали действия взрослых особей, отмечая их нахождение в гнезде, кормление молоком, вылизывание и затаскивание детенышей в гнездо, а также активность, связанную с обустройством гнезда. Усредненные показатели родительского поведения за весь период наблюдений приведены в табл. 2.3.9.

Таблица 2.3.9

Показатели родительского поведения лабораторных мышей *Mus musculus* линии C.F.L.P. (оценка в баллах, по: Priestnall, Young, 1978)

Регистрируемые показатели	Самки, со- державшиеся поодиночке	Самки в парах с самцами	Самцы в парах с самками
Нахождение в гнезде	16.36	16.16	31.52
Кормление детенышей молоком	15.07	14.27	-
Чистка (вылизывание) детенышей	1.55	1.46	2.17
Затаскивание детенышей в гнездо	0.23	0.18	0.10
Гнездостроение	1.65	1.08	0.91

Исследование показало, что присутствие самца практически не влияло на поведение самок. Напротив, самцы в присутствии самки проводили в гнезде гораздо больше времени. Во всех остальных случаях достоверных половых различий в родительском поведении, связанных с условиями содержания не обнаружено.

Величина таких показателей, как время нахождения в гнезде с детенышами, частота затаскивания детенышей в гнездо и активность, направленная на обустройство гнезда, существенно снизилась к концу наблюдений и у самок, и у самцов. Следует также отметить, что активность, связанная с вы-

лизыванием детенышей, у самцов оказалась более высокой, чем у самок, особенно к концу первой недели после рождения выводка, и эти различия сохранялись на протяжении всего периода лактации. У самок, выкармливающих детенышей поодиночке, отмечена повышенная активность, направленная на обустройство гнезда. Более точных количественных данных в этой работе, к сожалению, не приводится.

В другом исследовании (Soroker, Terkel, 1988) под наблюдением находились 9 пар особей 3-го поколения, рожденного в неволе от производителей, отловленных в природе (Израиль). Зверьков содержали в пластиковых клетках размером 28,5×19×13,5 см, разделенных по диагонали перегородкой из металлической сетки на два отсека. В каждом отсеке находился перевернутый глиняный горшок, который зверьки могли использовать в качестве убежища. Подстилочным материалом служила древесная стружка. Перед началом наблюдений всех зверьков тестировали на предмет инфантицида. Особей, склонных к убийству детенышей (29% самцов и 48% самок), отсеивали. Наблюдения за остальными особями проводили на 2-й и 5-й дни после рождения детенышей: в течение 30 мин регистрировали такие формы поведения, как сгучивание с детенышами, затаскивание в гнездо и вылизывание детенышей, а также активность, связанную с обустройством гнезда.

Исследование показало, что затаскивание детенышей в гнездо, сгучивание с ними, а также гнездостроение отмечено у 89% самцов и у всех без исключения самок; вылизывание детенышей зарегистрировано у 22% самцов и 55% самок.

В целом следует отметить, что уровень родительской заботы у домашних мышей относительно низок. Это выражается в том, что треть самцов склонна к инфантициду, а среди остальных только небольшая часть демонстрирует заботу о потомстве. Кроме того, лишь 50% самок способно полноценно заботиться о своем потомстве, а из них также лишь половина проявляет столь важную форму родительского поведения, как вылизывание детенышей. Вместе с тем экспериментальные исследования свидетельствуют, что присутствие самцов благоприятно сказывается на выживании детенышей, особенно при низких температурах (Barnett, Dickson, 1985).

Обобщая изложенные в этом разделе материалы, остается выделить и подчеркнуть наиболее общие черты пространственно-этологической структуры и связанные с ними особенности родительского поведения, характерные для рассмотренных видов грызунов. Характерной особенностью указанной категории видов являются пространственно обособленные агрегации взрослых разнополых особей, которые формируются как в репродуктивный период, так и вне сезона размножения, при этом состав агрегаций может меняться от сезона к сезону. Степень индивидуализации участков обитания у самок в составе агрегаций обычно относительно высока: многие взрослые особи этого пола, участвующие в размножении, занимают полностью обособленные гнездовые участки. У многих видов участки обитания самцов обычно крупнее, чем у самок, и, к тому же, в значительной мере перекры-

ваются. В тех случаях, когда самки занимают монополизованные участки обитания, отношения между ними складываются на основе территориального доминирования. Если же имеет место использование одного общего участка обитания либо системы нескольких значительно перекрывающихся участков, отношения между взрослыми особями трансформируются в иерархию доминирования. Формирование иерархии доминирования у самцов обусловлено, как правило, конкуренцией за самок в сезон размножения. Доминанты, занявшие высшее положение в этой иерархии в результате агрессивных взаимодействий с соперниками, получают преимущественный доступ к рецептивным самкам и спариваются с ними чаще низкоранговых самцов. Статус доминанта не гарантирует самцу абсолютного преимущества перед конкурентами, но обеспечивает ему большую степень свободы в ухаживаниях за самками и, вероятно, более высокий репродуктивный успех. Порядок доминирования среди самцов обычно не меняется до тех пор, пока остается постоянным состав агрегации. Иерархия доминирования среди самок также создает неравные условия для их размножения, поскольку потомство приносят только высокоранговые особи этого пола.

Стратегия размножения у видов, относящихся к рассматриваемой категории – промискуитет или полигиния, и каждая взрослая особь обычно спаривается с несколькими половыми партнерами. В связи с этим прочные парные связи отсутствуют, и самцы образуют временные альянсы с самками лишь на относительно короткий период (максимум – 1-2 недели). Даже в тех случаях, когда обнаруживается постоянство в расположении перекрывающихся участков обитания некоторых самцов и самок, половые партнеры используют разные убежища и редко контактируют друг с другом вне периодов спаривания.

Что касается сравнительного межвидового анализа родительского поведения, то, ввиду использования разными авторами различных способов содержания зверьков в неволе и отсутствия унификации методик наблюдения и регистрации данных, такой анализ возможен только на качественном, но не количественном уровне.

В отсутствие прочных парных связей самки выращивают потомство, как правило, без участия самцов. Они обустривают гнездо, собирая в него достаточное количество подстилки, кормят детенышей молоком, обогревают их и периодически вылизывают. Экспрессия материнского поведения наиболее высока в первые дни после рождения детенышей, но впоследствии забота о потомстве постепенно идет на убыль, свидетельствуя об ослаблении социальных связей между самкой и выводком. Репродуктивный потенциал видов, относящихся к рассматриваемой категории, в целом очень высок, и многие самки за сезон размножения успевают принести несколько крупных выводков. Степень проявления материнской заботы зависит от числа детенышей: в больших выводках они могут испытывать дефицит внимания со стороны матери. К концу периода молочного вскармливания детеныши становятся полностью самостоятельными и через некоторое время навсегда покидают материнское гнездо.

У некоторых видов, как, например, *P. leucopus*, *C. rutilus*, *M. pennsylvanicus*, *M. musculus* и *M. meridianus*, самцы могут проявлять заботу о детенышах в лабораторных условиях. С одной стороны, это свидетельствует о том, что существенное ограничение жизненного пространства и постоянное присутствие самки оказывает заметное влияние на поведение самцов, стимулируя у них проявление отцовской заботы, особенно если это сопряжено с размножением в лабораторных условиях в течение многих поколений. С другой стороны, нельзя отрицать и некоторого, возможно, генетически заложенного потенциала к проявлению родительского поведения у самцов ряда видов, относящихся к рассматриваемой категории.

2.4. Виды со слабо консолидированными семейными группами (тип III)

К настоящему времени забота о потомстве в той или иной степени изучена лишь у ряда представителей семейства хомяковых, в том числе у двух видов рода *Peromyscus* (*P. californicus*, *P. polionotus*) и нескольких видов подсемейства полевок *Microtinae*, относящихся к этой категории (*Microtus arvalis*, *M. socialis*, *M. guentheri*, *M. californicus*, *Lagurus lagurus*, *Lemmiscus curtatus*, *Dicrostonyx groenlandicus*).

Калифорнийский хомячок, *P. californicus*, распространен, как следует из его названия, на полуострове Калифорния и сопредельной территории. Этот вид отличается относительно слабым репродуктивным потенциалом: среднее число детенышей в выводках составляет 1,9, а максимальное – 4 (Drickamer, Vestal, 1973). Плотность популяции обычно невысока и варьирует от 1,2 до 25,7 особи/га (Ribble, Salvioni, 1990).

Изучению пространственно-этологической структуры поселений калифорнийского хомячка посвящено очень ограниченное число исследований. Они показывают, что участки обитания самцов и самок существенно перекрываются, но участки особей одного пола в значительной степени обособлены (McCabe, Blanchard, 1950).

В более позднем исследовании, проведенном в 1987-1988 гг. в штате Калифорния (США) с использованием радиотелеметрии и методики повторных отловов (Ribble, Salvioni, 1990), установлено, что самцы и самки занимают участки обитания приблизительно одинаковой площади – в среднем 1237 м² ($n=6$) и 1116 м² ($n=10$), соответственно. Размеры участков за весь период исследований (около 9 месяцев) практически не менялись. Один из примеров пространственного распределения взрослых особей показан на рис. 2.4.1.

Самцы и самки обычно живут парами, и участки обитания половых партнеров почти полностью перекрываются, тогда как участки, занимаемые соседними парами, располагаются обособленно или перекрываются в незначительной степени (рис. 2.4.1). С помощью радиотелеметрии было установлено, что самцы используют общие гнездовые норы с беременными и кормящими самками. Доля времени, в течение которого самец находился в

норе самки, варьировала от 3 до 64%. Самки, в свою очередь, проводили в норе от 47 до 100% времени (Ribble, Salvioni, 1990). Следует, однако, отметить, что у каждого самца имелась своя гнездовая нора, расположенная на некотором удалении от норы самки.

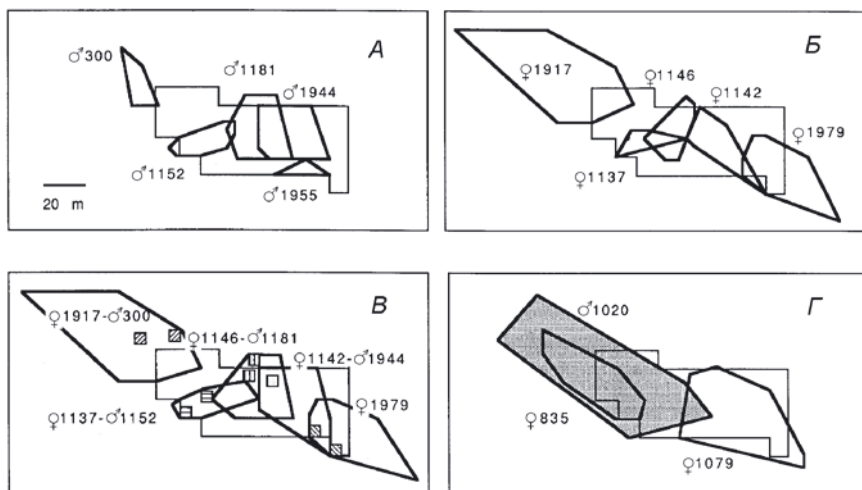


Рис. 2.4.1. Пространственное распределение участков обитания самцов (А) и самок (Б) калифорнийского хомячка, *Peromyscus californicus*, а также семейных пар (Б-Г) по данным радиотелеметрии в апреле 1988 г. (А-Б) и октябре 1987 г. (Г – при низкой плотности населения). Многоугольник с прямыми углами, выделенный тонкой линией, обозначает площадку, где отлавливали зверьков ловушками. Заштрихованными и пустыми квадратами показаны гнездовые норы (по: Ribble, Salvioni, 1990, с изменениями).

В целом можно утверждать, что самцы и самки этого вида живут моногамными парами, о чем свидетельствуют значительное перекрытие участков самца и самки, образующих пару, минимальные различия в размерах их участков, и значительная доля времени, которое самец проводит в норе, занимаемой беременной или кормящей самкой.

В тестах парного ссаживания установлено, что самцы очень агрессивны по отношению друг к другу, и у них часто возникают конфликтные ситуации в виде преследования и принудительного груминга партнера (Eisenberg, 1968).

Надежных данных о сроках расселения молодняка у калифорнийского хомячка нет, поэтому трудно судить о том, насколько устойчивы семейные группы этого вида. Принимая во внимание высокую агрессивность по отношению к молодняку, свойственную взрослым особям у большинства представителей семейства хомяковых, можно предположить, что молодняк расселяется вскоре по окончании периода молочного вскармливания либо после рождения у самки второго выводка. Во всяком случае, нет никаких

указаний на то, что у калифорнийского хомячка имеются сложные семейные группы с двумя-тремя разновозрастными выводками.

Самцы, не имеющие сексуального опыта, обычно убивают чужих детенышей. После спаривания с самками треть из них начинает проявлять определенный интерес к детенышам, но инфантицид остается доминирующей формой поведения самцов до самого конца беременности у самок, с которыми они спаривались. Отцовская забота пробуждается только после появления новорожденных (Gubernick et al., 1994).

Родительское поведение калифорнийского хомячка изучали в лабораторных условиях (Dudley, 1974a), наблюдая за парами особей, отловленных в природе, в пластиковых клетках размером 76×25×25 см с перегородкой, в которой располагалось отверстие диаметром 2.3 см. Дно клеток засыпали песком, а для устройства гнезда подкладывали фильтровальную бумагу или помещали цветочный горшок размером 8×8×10 см (Dudley, 1974a, b). В выводках оставляли только по 2 детеныша. Наблюдения проводили на 2-й, 3-й, 9-й и 10-й день после рождения детенышей в течение 2 ч, при этом одного из родителей удаляли из клетки и регистрировали время нахождения в гнезде второго родителя. По окончании наблюдений в течение 15 мин проводили тестирование одного или обоих родителей. Для тестирования отверстие в перегородке, разделявшей клетку на два отсека, закрывали, а детенышей перемещали в отсек без гнезда. Затем отверстие в перегородке открывали, и с помощью секундомера регистрировали (1) величину латентного периода (время, через которое взрослая особь подходила к детенышам), (2) промежутки времени не менее 5 с, в течение которых взрослая особь находилась рядом с детенышами, (3) промежутки времени не менее 30 с, в течение которых взрослая особь “насиживала” детенышей, и (4) перетаскивание детенышей в гнездо.

Наблюдения показали, что и самки, и самцы в отсутствие партнера проводили в гнезде с детенышами существенно больше времени, чем в тех случаях, когда оба партнера находились в клетке (рис. 2.4.2).

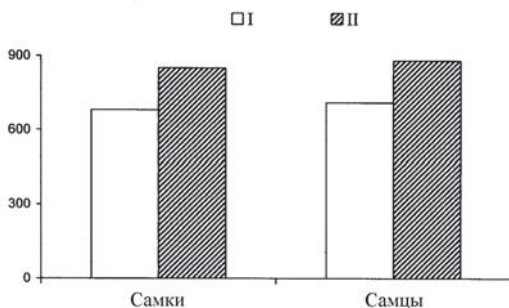


Рис. 2.4.2. Время нахождения самок и самцов калифорнийского хомячка, *Peromyscus californicus*, в гнезде с детенышами в присутствии партнера (I) и в его отсутствие (II) за 15-мин период. Вертикальная шкала – время, с (по: Dudley, 1974a, с изменениями).

Самцы, скучиваясь с детенышами в гнезде, принимали такую же позу “насиживания”, как и самки. При тестировании оба родителя собирали детенышей в одном месте (обычно в углу отсека) и скучивались с ними так же, как в гнезде. Обычно самец переносил одного из детенышей в угол клетки и принимался “насиживать”, а самка тем временем приносила ему второго детеныша. В некоторых случаях самка подкладывала самцу обоих детенышей.

Результаты этих наблюдений и экспериментов подтверждают ранее полученные сведения (Horner, 1947; Dudley, 1973, цит. по Dudley, 1974a) о том, что самки и самцы калифорнийского хомячка в одинаковой степени ухаживают за детенышами и проводят с ними в гнезде, а также чистят их приблизительно равное количество времени. Тестирование показало также, что детеныши привлекают взрослых особей в большей степени, чем гнездо.

Как свидетельствуют лабораторные эксперименты, присутствие самца благоприятно сказывается на физическом развитии детенышей (Dudley, 1974b). В семейных группах, из которых самку ежедневно удаляли из клетки на 12 ч, оставляя потомство на попечение самца, у детенышей была более высокая температура тела, и они прибавляли в весе значительно больше, чем в тех семейных группах, где самки ухаживали за детенышами в одиночку.

Более обстоятельное исследование родительского поведения калифорнийского хомячка проведено другими авторами (Gubernick, Alberts, 1987, 1989). В этом исследовании для содержания 6 размножающихся пар использовали клетки размером 36×20×17 с перегородкой, в которой было отверстие диаметром 2.5 см. Поведение зверьков записывали на видеокамеру через день в течение 12 ч с 1 по 31-й день после рождения детенышей. Регистрировали время нахождения взрослых особей в гнезде, чистки (вылизывание) детенышей, затаскивание детенышей в гнездо и доставку гнездового материала.

По мнению авторов, основным стимулом к проявлению родительской заботы у самца калифорнийского хомячка служит присутствие самки и запаховых раздражителей, источником которых является ее моча и помет; в отсутствие самки самец значительно реже демонстрировал родительское поведение (Gubernick, Alberts, 1989). Прочность парных связей у этого вида высока, и реакция самца на детенышей существенно зависит от близости самки, с которой он спаривается, особенно в периоды беременности и лактации (Gubernick, 1990).

Исследование показало, что самец с самкой проводили в гнезде с детенышами значительное и приблизительно равное количество времени на протяжении всего периода наблюдений (рис. 2.4.3, А) и никогда не отдыхали вне гнезда. В результате детеныши редко оставались в гнезде одни. Время нахождения взрослых особей в гнезде к концу периода лактации заметно сократилось, но этот показатель и в последние дни оставался высоким – 60–70% к общему времени наблюдений.

Сходная динамика обнаруживается и у такого показателя родительской заботы, как время скучивания взрослых особей с детенышами в гнезде (рис. 2.4.3, Б). Самцы по этому показателю лишь незначительно уступали самкам.

Следует отметить, что время нахождения в гнезде (ВНГ) вполне адекватно отражает уровень родительской заботы, проявляющейся в скучивании с детенышами: у самок средняя величина этого показателя составляла 89% средней величины ВНГ, а у самцов – 77%. Это означает, что, вводя соответствующую поправку, можно довольно точно судить о времени скучивания с детенышами (в том числе и “насиживания”) по времени пребывания взрослых особей в гнезде.

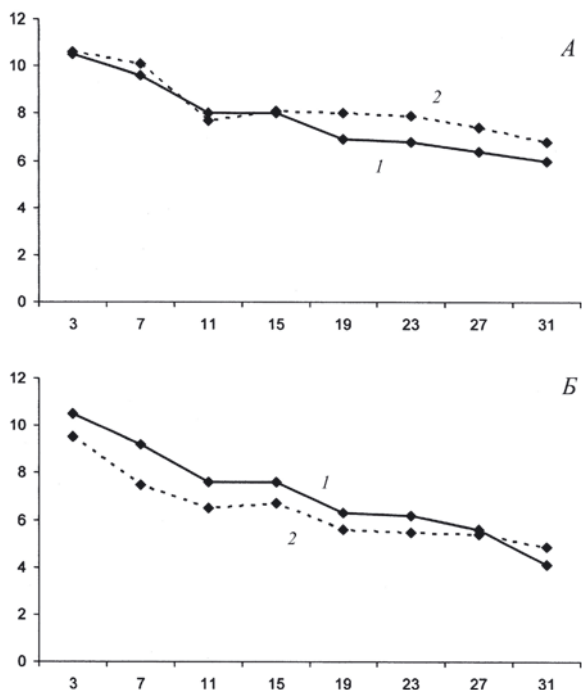


Рис. 2.4.3. Динамика показателей родительского поведения самок (1) и самцов (2) калифорнийского хомячка, *Peromyscus californicus*, связанных с нахождением в гнезде (А) и скучиванием с детенышами (Б). Вертикальная шкала – время, часы; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: Gubernick, Alberts, 1987, с изменениями).

Что касается чистки детенышей, то самцы в этом отношении были даже более заботливыми родителями, чем самки (рис. 2.4.4, А). Динамика этого показателя свидетельствует об увеличении соответствующей активности взрослых особей с момента рождения детенышей до 18-19-го дня. Впоследствии отмечен спад активности, но чистка не прекращалась и после окончания лактации. Взрослые особи при чистке детенышей наименьшее внима-

ние уделяли вылизыванию ано-генитальной области. Отсюда следует вывод, что чистка как сугубо гигиеническая процедура имела существенно меньшее значение по сравнению с другими ее функциями и, в первую очередь, с функцией соматосенсорной (тактильной) стимуляции детенышей и социальной функцией, обеспечивающей укрепление связей между членами семейной группы.

Периодически детеныши оставались в гнезде одни, когда оба родителя выходили кормиться или были заняты другими делами. Длительность этих периодов с возрастом детенышей постепенно увеличивалась (рис. 2.4.4, Б).

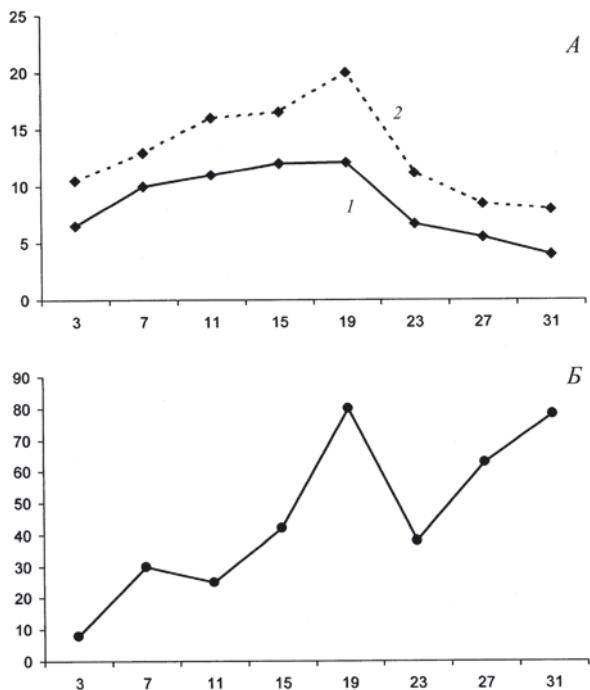


Рис. 2.4.4. Динамика родительского поведения самок (1) и самцов (2) калифорнийского хомячка, *Peromyscus californicus*, связанного с чисткой детенышей (А), а также периодов времени, когда детеныши оставались в гнезде одни (Б). Вертикальная шкала – время, мин; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: Gubernick, Alberts, 1987, с изменениями).

Затаскивание детенышей, выползающих наружу из гнезда, отмечено у трех самцов и четырех самок, однако частота проявления этой формы поведения была невысокой. В пяти парах из шести оба родителя занимались обустройством гнезда, однако активность зверьков была низкой и не поддавалась статистическому анализу. Агонистические взаимодействия между взрослыми особями ограничивались несколькими эпизодами, когда самка

совершала короткий выпад в сторону самца. В целом, взаимодействия в парах были миролюбивыми.

Принимая во внимание факт, что у ряда видов грызунов самцы проявляли заботу о потомстве только в лабораторных условиях при содержании в небольших клетках (Hartung, Dewsbury, 1979; Oliveras, Novak, 1986), авторы (Gubernick, Alberts, 1987) провели серию дополнительных наблюдений за семейными парами калифорнийского хомячка в относительно просторных клетках размером 152×31×31 см, разделенных перегородками на четыре отсека. Отверстия в перегородках позволяли зверькам свободно перемещаться по всем отсекам. Наблюдения показали, что в этих условиях у самцов несколько снизился лишь один показатель – время пребывания в гнезде с детенышами, но другие показатели, в том числе время скучивания с потомством в гнезде и продолжительность чистки (вылизывания) детенышей практически не отличались от тех, что были зафиксированы в клетках меньшего размера. На этом основании сделан вывод, что высокий уровень родительской заботы у самцов калифорнийского хомячка не связан с содержанием семейных пар в тесных лабораторных клетках.

Подводя итог, можно заключить, что самцы калифорнийского хомячка во многих отношениях заботятся о потомстве наравне с самками, уступая им лишь по некоторым показателям. Особо следует отметить, что они равное количество времени проводят в гнезде с детенышами и чистят их, практически не уступая самкам. Такое поведение характерно для видов с относительно прочными парными связями.

Другие виды рода *Peromyscus* изучены в гораздо меньшей степени. О пространственно-этологической структуре популяций *P. polionotus* можно судить лишь косвенно, опираясь только на лабораторные исследования. Есть основания полагать, что в естественных популяциях этого вида существуют моногамные пары и семейные группы. На это, в частности, указывают генетические исследования (Foltz, 1981), а также результаты лабораторных наблюдений, свидетельствующих о проявлении родительской заботы у самцов *P. polionotus* (Blair, 1951, цит. по Eisenberg, 1968; Hatton, Meyer, 1973).

Обстоятельное исследование родительского поведения хомячка *P. polionotus* было проведено в лабораторных условиях (Margulis, 1998). Под наблюдением находились особи 7-8-го поколения, выращенные в неволе (всего 207 пар). В течение 24 часов на видеокамеру записывали поведение зверьков в первые сутки после рождения детенышей, но анализировали только данные, полученные в темное время суток (12 ч). Позднее проводили наблюдения дважды в неделю в темное время суток со 2-го по 20-й день после родов путем сканирования (scan samples, Altmann, 1974) в течение 1 ч через 15-мин интервал. Регистрировали взаимодействия взрослых особей, посещение гнезда с детенышами и активность, связанную с обустройством гнезда.

Установлено, что время нахождения взрослых особей в гнезде (ВНГ) высоко коррелирует с таким показателем, как скучивание с детенышами ($r = 0.91-1.0$), поэтому при обработке данных ориентировались только на индекс ВНГ (в %). Результаты наблюдений отражены на рис. 2.4.5.

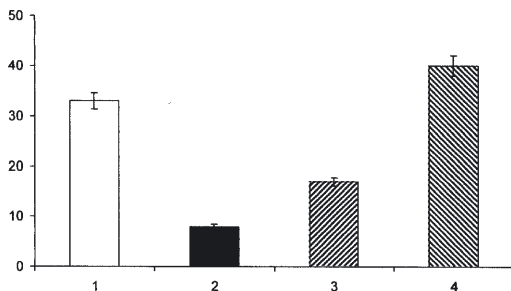


Рис. 2.4.5. Усредненные показатели родительского поведения самок и самцов хомячка *Peromyscus polionotus*, отражающие время нахождения в гнезде с детенышами за весь период наблюдений ($M \pm m$). Вертикальная шкала – % от общего времени наблюдений. 1 – самки, 2 – самцы, 3 – оба родителя, 4 – детеныши одни в гнезде (по: Margulis, 1998, с изменениями).

Наблюдения показали, что самцы *P. polionotus* проводили в гнезде с детенышами значительно меньше времени, чем самки. Самцы, к тому же, отличались значительно меньшей активностью (на 44%) в строительстве гнезда. Суммарно оба родителя находились в гнезде не более 60% времени, и, следовательно, детеныши относительно долго оставались одни. Как результат, в выводках *P. polionotus* выживали не все детеныши.

Сравнивая поведение двух видов рода *Peromyscus* – *P. californicus* и *P. polionotus*, можно сделать вывод, что родительский вклад самцов *P. polionotus* существенно уступает таковому у самцов калифорнийского хомячка, и это, по-видимому, сказывается на выживании потомства.

Обыкновенная полевка, *Microtus arvalis*, широко распространена на европейском континенте и занимает чаще всего сельскохозяйственные и окультуренные биотопы. Этот вид отличается высоким репродуктивным потенциалом и способен к круглогодичному размножению. Молодые самцы рано становятся половозрелыми: в возрасте около полутора месяцев у них уже начинается сперматогенез. Самки также могут спариваться в очень раннем возрасте – 13-15 дней. Среднее число детенышей в выводках варьирует, в зависимости от условий, от 3.7 до 6.2 (Башенина, 1962; Тесленко, Шевченко, 1988; Чепракова, 2003). Полагают, что для обыкновенной полевки характерен запрет на размножения между близкими родственниками, т.е. инцест-табу (Башенина и др., 1994), однако это утверждение правомерно, по-видимому, не для всех подвидовых форм.

В поселениях обыкновенной полевки описаны так называемые колонии (Николаевский, 1918, цит. по Башенина, 1962), в которых насчитывается до

20 взрослых и молодых особей. Площадь, занимаемая одной колонией, невелика, и чаще всего не превышает 300 м² (Башенина, 1962). Взрослые самки привязаны к своим участкам в большей степени, чем самцы и молодые особи, но и те, и другие ведут оседлый образ жизни (Малыгин, Деулин, 1979).

Динамика половозрастного состава колоний обыкновенной полевки подробно изучена Н.В. Башениной (1962). Население колонии может состоять из 3-4 поколений, включая 1-2 взрослых самцов, от 1 до 3 взрослых самок и несколько выводков молодых зверьков. Беременная самка, выкормившая первый выводок, перед рождением второго отселается в свободную нору. Реже она остается в старой норе с первым выводком и выкармливает второй выводок вместе с подросшими молодыми зверьками первого помета. В сложных группировках две самки могут устраивать гнезда рядом или же выкармливать детенышей в одном гнезде. Подобные группировки с одним самцом и двумя-тремя самками описаны и другими авторами (Frank, 1954; Воусе, Воусе, 1988). Самцы и самки могут жить парами и семейными группами (Башенина, 1962). Молодые особи способны к расселению в возрасте около 3 недель, но часто живут вместе значительно дольше. Выводки разного возраста могут объединяться и жить совместно.

Наблюдения в природе показывают, что участки обитания самцов могут значительно перекрываться, тогда как гнездовые участки самок, как правило, располагаются обособленно один от другого. Площадь индивидуальных участков самцов варьирует от 100 до 1500 м², у самок – от 100 до 600 м² (Карасева, Кучерук, 1954; Никитина, 1972). Перекрывание индивидуальных участков самцов объясняется тем, что их активность не ограничена территорией одной группировки, и они нередко выходят за ее пределы (Карасева, 1955; Наумов, 1956; Mackin-Rogalska, 1979). Между взрослыми самцами из разных группировок зачастую возникают агрессивные конфликты.

Анализ пространственного распределения взрослых и молодых особей позволяет утверждать, что элементарной структурной единицей в поселениях обыкновенной полевки является семейная группа (пара взрослых особей или самец с двумя-тремя самками и их потомство), занимающая ограниченный участок обитания, эксплуатируемый в течение достаточно длительного периода (Башенина, 1962), хотя, по мнению Ф. Франка (Frank, 1954), самцов следует исключить из состава семейных групп. Действительно, парные связи у обыкновенной полевки относительно слабые. Наблюдения в природе показывают, что присутствие в норе самца и самки определяется, главным образом, физиологическим состоянием последней, поэтому самец не находится в семейной группе постоянно. Во взаимоотношениях между полами у этого вида следует различать два типа связей: постоянство в сексуальных контактах у самок (каждая самка спаривается с одним самцом) и полигамия у самцов, спаривающихся с несколькими самками (Зоренко, 1994а). Иными словами, семейные группы обыкновенной полевки следует признать сложными (полигиническими).

Что касается пространственной структуры, то исследование, проведенное в 1983 г. на юге Московской области (Барановский, Охотский, 1988), показало, что зверьки относительно равномерно использовали пространство в пределах своих участков обитания. Взаимное расположение участков взрослого самца и самки обыкновенной полевки в одном из поселений, где отмечено совместное обитание с видом-двойником (*M. rossiaemeridionalis*), показано на рис. 2.4.6. Следует отметить, что значительная часть индивидуального участка самца, равно как и два из трех основных его убежищ, не были связаны с участком самки. Часть участка последней (среди деревьев и кустарников) находилась за пределами участка самца. Эти особенности структуры участков обитания служат дополнительным свидетельством относительной слабости парных связей у обыкновенной полевки.

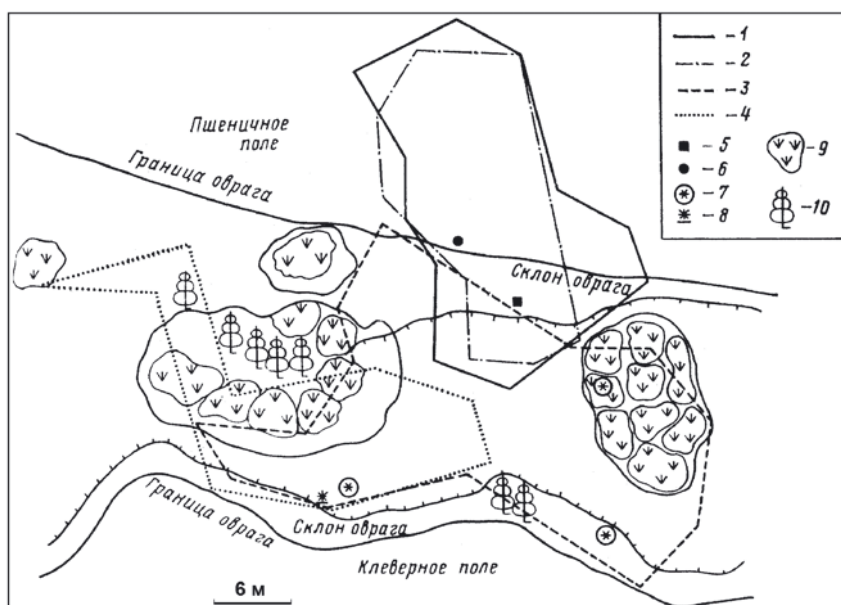


Рис. 2.4.6. Границы участков обитания и убежища обыкновенной, *Microtus arvalis*, и восточно-европейской, *Microtus rossiaemeridionalis*, полевок в одном из совместных поселений на юге Московской области в июле 1983 г. *M. rossiaemeridionalis*: 1, 5 – самец, 2, 6 – самка. *M. arvalis*: 3, 7 – самец, 4, 8 – самка. 9 – кустарник, 10 – деревья (по: Барановский, Охотский, 1988).

Наблюдения за искусственной группировкой взрослых особей в неволе вполне согласуются с данными, полученными в природных популяциях (De Jonge, 1983). В состав группировки входили незнакомые особи (4 самца и 4 самки), которых выпустили в помещение размером 3.9 × 4.6 м с искусственными убежищами, кормушками и поилками. У трех из четырех самок в первый же день наблюдений были отмечены спаривания, при этом каждая сам-

ка спаривалась с одним постоянным партнером. Образовавшиеся пары существовали в течение всего периода наблюдений (около 5 месяцев), и распадались только после гибели одного из партнеров. Одна из пар, занявшая доминирующее положение, оккупировала самые надежные убежища и преследовала других особей на своей территории. Две подчиненные пары занимали менее надежные, но раздельные и также охраняемые убежища. Оставшиеся два зверька (самец и самка) не имели собственных убежищ и вскоре погибли.

Через три недели у самок родились первые выводки, которые благополучно выжили, и все молодые особи достигли половой зрелости. Взрослые самцы в каждой паре постоянно находились с кормящими самками и принимали активное участие в воспитании потомства (подробнее см. ниже). Помимо этого самцы прогоняли других особей, которые пытались приблизиться к гнезду.

После рождения первых выводков у самок наступил послеродовой эструс, и они вновь спаривались с самцами, но спаривание происходило не с прежними половыми партнерами, а с другими самцами. По завершении выкармливания первого выводка каждая самка родила второй выводок в том же гнезде. Детеныши из первого выводка продолжали оставаться в одном гнезде с родителями. Агрессивные взаимодействия между членами семейной группы не отмечены.

По мере увеличения числа особей в семейных группах конкуренция за жизненное пространство возрастала. Численность доминирующей семейной группы увеличивалась быстрее, и она стала расширять свою территорию за счет пространства, занимаемого двумя другими семьями. В результате особи из этих семей стали погибать одна за другой, и через некоторое время доминирующая семейная группа осталась единственной в этом помещении. В конечном итоге, в ее составе насчитывалось 150 особей. После этого размножение прекратилось, поскольку самки были не в состоянии выкармливать потомство из-за постоянного присутствия множества других особей в гнезде (De Jonge, 1983).

В естественных условиях самые многочисленные и сложные семейные группировки обнаруживаются в овощных буртах. В таких группировках задерживается расселения молодняка, который достигает половой зрелости, но не участвует в размножении. В составе буртовых поселений насчитывается до 50 особей и присутствует от 2 до 4 взрослых, не участвующих в размножении самцов и от 4 до 6 взрослых яловых самок. Самцы в буртовых поселениях не размножаются, фактически, до шестимесячного возраста (Зоренко, 1979, 1994а).

Для поселений обыкновенной полевки в Прибалтике (Зоренко, 1979) характерен минимальный уровень численности весной, когда жилые норы располагаются на значительном расстоянии одна от другой, и на каждую взрослую самку приходится один взрослый самец. Такое соотношение полов приводит к образованию простых семей, включающих пару взрослых особей и их потомство. К осени в составе семьи может насчитываться три

поколения молодых зверьков, и ее численность увеличивается до 20 особей. Выводки живут вместе с самкой в одной норе либо отдельно, и при этом не распадаются. Таким образом, на разных фазах репродуктивного цикла состав семей (без учета самцов) может быть следующим: простая семья (самка с одним выводком), сложная семья (самка с двумя-тремя выводками) и сложная семейная группировка, объединяющая двух-трех самок с несколькими выводками. В семейной группе любого состава может быть только один размножающийся самец.

Сложные семейные группировки образуются, скорее всего, за счет участия в размножении прибылых самок, для которых характерна филопатрия. Молодые самцы, напротив, выселяются из семей (по крайней мере, многие из них) в период полового созревания. Обычно в составе семьи не встречаются молодые самцы старше 30-40 дней (Зоренко, 1979).

Иная ситуация описана в поселениях обыкновенной полевки в Западной Германии (Воусе, Воусе, 1988), где на относительно небольшом участке старой залежи (площадью 0.79 га) изучали пространственное распределение размножающихся самок при высокой и низкой плотности населения: соответственно, 1333 особи/га в июле 1980 г. и 24 особи/га в апреле 1982 г. Это исследование, в котором опирались на данные радиотелеметрии, показало, что среди размножающихся самок были и особи-одиночки, и группы из двух-трех особей, обитающих в одной норе, причем групповое (коммунальное) размножение отмечено как при низкой, так и при высокой плотности населения. Однако в последнем случае самки, занимавшие общий участок обитания, обособлялись в отдельных гнездовых норах. При коммунальном размножении самки занимали сложные норы с запасами корма, несколькими гнездовыми камерами и множеством запасных выходов. У одиночных самок была простая нора, вырытая в плотной каменистой почве, с единственной гнездовой камерой, без запасов корма и лишь с двумя-тремя выходами. Таким образом, коммунальное размножение самок может быть стимулировано внешними факторами, в частности, мягкостью грунта, облегчающего устройство сложных нор.

Взрослые самцы могут жить в отдельной гнездовой норе, но чаще посещают норы разных самок. Продолжительность совместного обитания самца и самки, как отмечено выше, зависит от физиологического состояния последней. Во время родов самец может находиться с самкой в одном гнезде, вылизывать и обогревать детенышей.

По мнению многих авторов, размножающиеся самки охраняют занимаемую территорию (Frank, 1954; Reichstein, 1960; Зоренко, 1979; De Jonge, 1983). Полагают также, что самцы, участвуя в агрессивных схватках с соперниками, защищают не территорию, а право на спаривание с самками (Fisler, 1969; Зоренко, 1979, 1994a). Вместе с тем, не исключено, что самец охраняет ограниченное пространство вблизи гнездовых участков самок, равно как и самки, скорее всего, охраняют ближайшие окрестности гнездовой норы. С этим согласуется и то обстоятельство, что в подросших вывод-

ках всегда выделяется самец, который один или в паре с матерью активно нападает на “чужаков” (Зоренко, 1994а).

Авторы исследования, проведенного в Шотландии (Langsdale, Young, 1999), придерживаются иной точки зрения, утверждая, что в репродуктивный период (апрель-сентябрь) в поселениях с высокой плотностью (около 150 особей/га) самки занимают неохранные гнездовые участки в пределах охраняемых территорий самцов. Однако эксперименты с удалением части оседлых самок показали, что территориальное поведение самцов связано, прежде всего, с охраной самок. Удаление оседлых самцов приводило к тому, что освободившуюся территорию занимали самцы-соседи.

В другом исследовании, проведенном в Германии (Heise et al., 1999), установлено, что взрослые самки, находящиеся в родстве, объединяются в группы по 3-4 особи и сообща охраняют свой участок обитания; охраняемая территория самца включает в себя гнездовые участки нескольких самок.

Существуют, таким образом, разные и, в некоторой степени, противоречивые мнения относительно территориального поведения обыкновенной полевки.

Социальное поведение этого вида изучали в экспериментальных условиях, в том числе в тестах парного ссаживания взрослых особей на “нейтральной территории” (Зоренко, 1979). Результаты тестирования отражены на рис. 2.4.7.

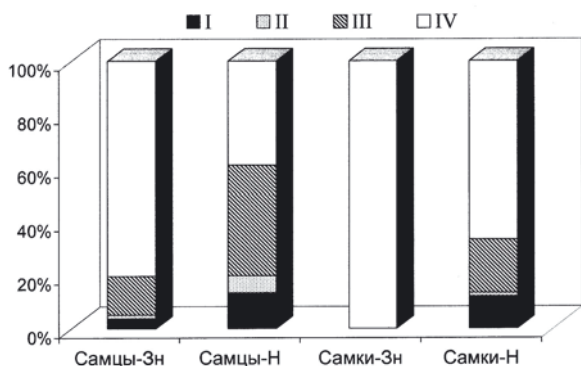


Рис. 2.4.7. Соотношение разных форм взаимодействий в тестах парного ссаживания взрослых самцов и самок обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*, на “нейтральной территории”. Зн – знакомые, Н – незнакомые. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые (по: Зоренко, 1979).

Сравнивая взаимодействия самцов и самок в однополых диадах, можно утверждать, что последние относительно терпимы к особям своего пола, в особенности знакомым. Самцы гораздо более агрессивны, в первую очередь, к незнакомым сородичам: в диадных взаимодействиях среди этой категории особей преобладали агонистические контакты (61.1%).

Подробные наблюдения за семейными группами проведены в лабораторных условиях при содержании в клетках площадью 1 м² (Громов, 2004б). Под наблюдением находились семьи, каждая из которых состояла из пары взрослых особей и выводка из 4-6 молодых зверьков, возраст которых к началу наблюдений составлял 1.5-2 месяца.

Наблюдения показали, что в семейных группах преобладали миролюбивые взаимодействия (рис. 2.4.8), и их доля составляла 86.5% от общего числа ($n=1853$). Доля ритуализованных демонстраций невелика – 1-8% от общего числа контактов. Агрессивные взаимодействия также редки и ограничивались преследованиями молодых самцов, инициированными взрослыми самцами. Среди миролюбивых отмечены, в основном, взаимодействия, связанные с опознаванием партнеров (назо-назальные контакты, обнюхивание, следование). Другие формы дружелюбных взаимодействий, кроме социальных чисток, отмечались редко. Таким образом, характер взаимодействий между особями в семейных группах этого вида в целом можно определить как нейтрально-дружелюбный.

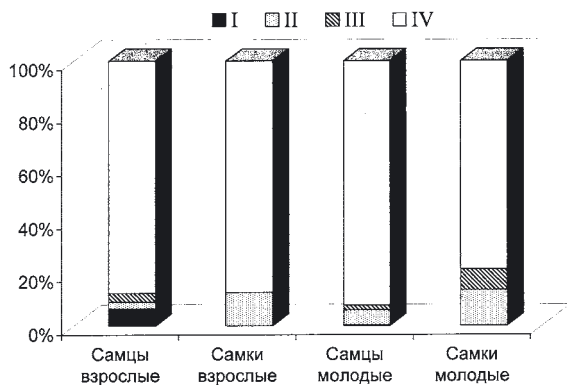


Рис. 2.4.8. Соотношение различных форм взаимодействий, инициированных взрослыми и молодыми особями в семейных группах обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*, в условиях неволи. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые.

Степень асимметрии миролюбивых взаимодействий в семейных группах низка (средний индекс асимметрии равен 0.60 ± 0.01), и это указывает на отсутствие отчетливого распределения социальных ролей (рис. 2.4.9).

Социальные акты, связанные с обследованием партнера (назо-назальные контакты и обнюхивания, рис. 2.4.9, А) зарегистрированы во всех диадах. Инициаторами и реципиентами большинства взаимодействий были молодые особи, среди которых наибольшей активностью отличались самцы №7 и №12. Эта же закономерность прослеживается и в социальных чистках (рис. 2.4.9, Б), относительная частота которых, однако, заметно уступала частоте актов обследования. Во взаимодействиях, связанных с проявлением

агрессии (рис. 2.4.9, *Б*), абсолютно лидировал взрослый самец №10, однако число агрессивных актов было невелико. Взаимодействия, связанные с избеганием партнера (рис. 2.4.9, *Г*), инициированы, в основном, молодой самкой №9, которая регулярно подвергалась половому преследованию со стороны молодых самцов. Последние, в свою очередь, избегали встреч с взрослым самцом №10, который периодически преследовал молодых самцов. Таким образом, признаки агонистического доминирования в семейных группах обыкновенной полевки обнаруживаются только у взрослых самцов в виде агрессивной реакции на полувзрослых самцов.

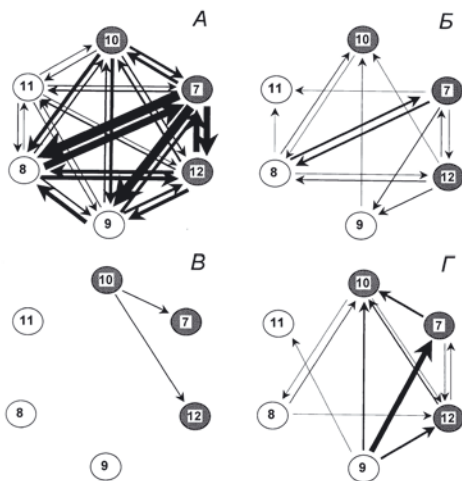


Рис. 2.4.9. Социограммы взаимодействий в семейной группе обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*. *А* – назо-назальные контакты и обнюхивание партнера ($n=525$), *Б* – чистки ($n=52$), *В* – агрессивные контакты ($n=11$), *Г* – избегание ($n=78$). Состав группы: взрослые самец №10 и самка №11, молодые самцы №7 и №12, молодые самки №8 и №9. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных актов.

Родительское поведение обыкновенной полевки изучено автором в лабораторных условиях. Под наблюдением находились зверьки 3-4-го поколения (12 пар), рожденные в неволе у особей, отловленных в Саратовской области (форма *obscurus*). Семейные пары за 7-10 дней до наступления родов у самок помещали в стеклянные террариумы размером 60×30×35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 15×12×8 см с прозрачным верхом из плексигласа. Дно террариумов засыпали тонким слоем (2-3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовые камеры закладывали древесную стружку.

Для регистрации данных использовали ранее разработанную методику (Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Громов, 2007), в соответствии с которой период наблюдений, начинающийся со 2-го дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 20 дней, разделили на четыре фазы-

пятидневки: 2-6, 7-11, 12-16 и 17-21-й дни. Наблюдения за каждой парой проводили в течение 1 часа в вечернее время (с 19:00 до 24:00) с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз, а суммарное время за весь период наблюдений для каждой пары составляло 12 часов. Регистрировали время нахождения взрослых особей в гнезде (с точностью до 1 мин), доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, манипуляции с гнездовым материалом (перекладывание древесной стружки в гнезде с места на место, рыхление подстилки), а также продолжительность груминга (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с). Данные, полученные в каждую из четырех пятидневок, усредняли.

Наблюдения показали, что во всех парах самки и самцы проявляли в той или иной степени выраженную прямую и косвенную заботу о потомстве.

Прямая забота о потомстве. Общее время нахождения в гнезде (ОВНГ), где взрослые особи более 80% времени проводят в тесном контакте друг с другом и с детенышами, служит важным показателем прочности парных связей и прямой родительской заботы. В таблице 2.4.1 и на рис. 2.4.10, А приведены соответствующие количественные характеристики для самок и самцов.

Таблица 2.4.1

Показатели родительского поведения самок и самцов обыкновенной полевки, *Microtus arvalis* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений), с оценкой половых различий (p)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы	p^*
Общее время нахождения в гнезде (мин)	49.1 ± 1.7	46.9 ± 2.8	0.239
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	9.1 ± 2.0	7.7 ± 1.2	0.112
Продолжительность чистки детенышей (с)	110 ± 14	31 ± 5	0.002
Частота доставки гнездового материала	1.1 ± 0.7	0.1 ± 0.1	0.018
Частота манипуляций с подстилкой	4.4 ± 1.4	0.9 ± 0.4	0.004

* Wilcoxon matched pairs test

Первые две пятидневки взрослые особи не покидали гнездо на длительное время (периоды отсутствия составляли в среднем 3-5 минут за 1 час наблюдений). В третьей и четвертой пятидневках эти периоды увеличились (рис. 2.4.11, А) и достигли в среднем 8-9 мин за 1 час наблюдений.

Половые различия, связанные с вылизыванием детенышей, оказались существенными (табл. 2.4.1, рис. 2.4.11, Б). Продолжительность чисток детенышей сокращалась, начиная со 2-й пятидневки, при этом общая тенденция изменений поведения самок и самцов была одинаковой. Во вторую пятидневку суммарная длительность чисток была максимальной (у самок – 165 ± 17 с, у самцов – 44 ± 7 с), а к концу наблюдений значительно сократилась (у самок – 34 ± 8 с, у самцов – 14 ± 3 с).

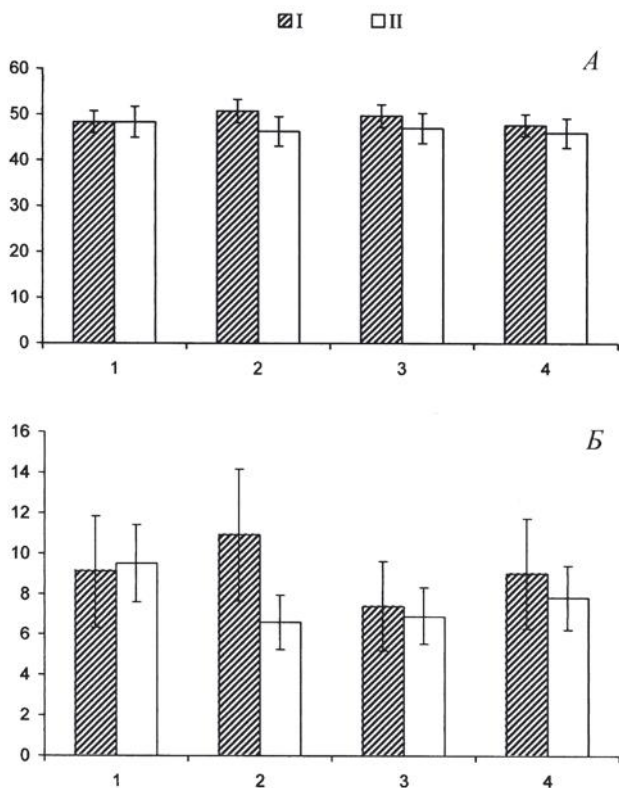


Рис. 2.4.10. Общее время нахождения в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у самок (I) и самцов (II) обыкновенной полевки, *Microtus arvalis* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений). Вертикальная шкала – время, мин; 1-4 – номера пятидневок.

Косвенная забота о потомстве. Самцы и, особенно, самки занимались устройством гнезда преимущественно до рождения детенышей. После начала наблюдений доставку гнездового материала отмечали крайне редко. Лишь в 4-ю пятидневку самки начинали активно заниматься устройством гнезда (рис. 2.4.12, А), и это, по-видимому, связано с приближением очередных родов (во всех 12 семейных группах по окончании наблюдений родились вторые выводки). Половые различия по этому показателю были существенными. Манипуляции с подстилкой в гнезде (МПГ) отмечали регулярно на протяжении всего периода наблюдений и у самок, и у самцов (рис. 2.4.12, Б). Среди таковых чаще всего наблюдали рыхление подстилки и – изредка – перекладывание отдельных частиц подстилочного материала в гнезде с места на место. Обнаружены достоверные половые различия: у самок частота

доставки гнездового материала и манипуляций с подстилкой была существенно выше, чем у самцов (табл. 2.4.1).

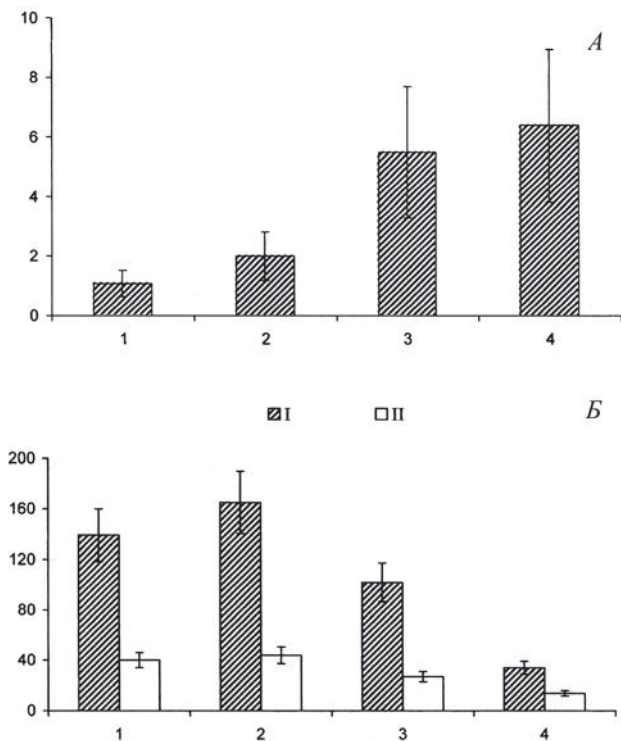


Рис. 2.4.11. Суммарная продолжительность периодов, в течение которых детеныши обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*, остаются в гнезде одни (А), а также продолжительность чисток (вылизывания) детенышей. Вертикальная шкала – время, мин (А) и с (Б); другие обозначения как на рис 2.4.10.

Доставку корма в гнездо отмечали крайне редко и нерегулярно: у самок – в шести случаях, у самцов – в четырех. Обычно и взрослые особи, и детеныши, начинающие выходить из гнезда в возрасте 11-12 дней, кормились, не затаскивая корм в гнездо.

В целом можно сделать вывод, что показатели и прямой, и косвенной заботы о потомстве у самок существенно более высоки, чем у самцов.

Особо следует указать на отсутствие взаимосвязи между числом детенышей в выводке и показателями родительского поведения. Число детенышей в выводках варьировало от 2 до 6. Корреляционный анализ не выявил статистически достоверной зависимости между величиной выводка и характеристиками родительского поведения ($0.18 < R < 0.51$, $0.200 < p < 0.932$), за единственным исключением: частота доставки подстилочного материала в

гнездовую камеру у самок имела заметно выраженную зависимость от числа детенышей ($R = 0.67$, $p = 0.034$). Иными словами, самки с крупными выводками чаще доставляли подстилочный материал (древесную стружку) в гнездо.

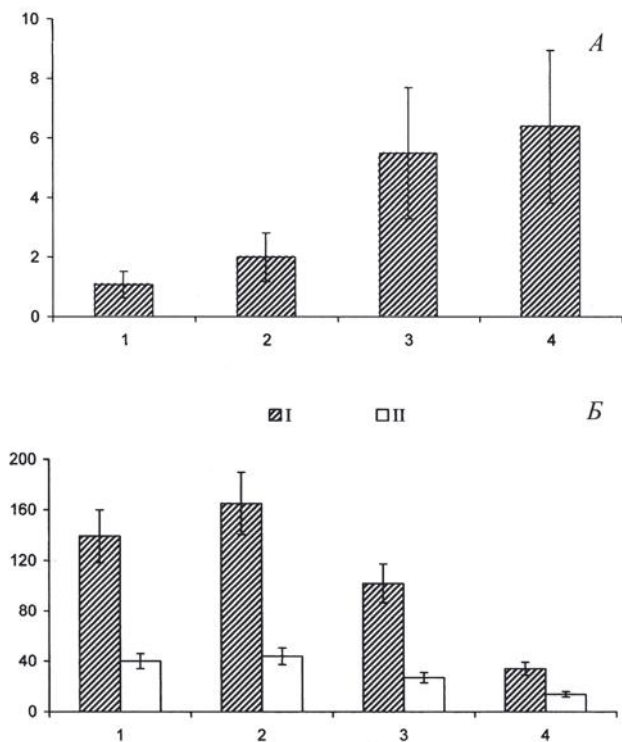


Рис. 2.4.12. Доставка гнездового материала (А) и число манипуляций с подстилкой (Б) у самок (I) и самцов (II) обыкновенной полевки, *Microtus arvalis*. Остальные обозначения как на рис. 2.4.10.

Проведенное исследование показало, что в лабораторных условиях при наличии выбора из двух гнездовых камер самцы и самки обыкновенной полевки, составляющие семейную пару, в норме предпочитают находиться в одном гнезде. Оба родителя проводят в нем приблизительно равное количество времени и проявляют активную заботу о потомстве. Эта забота выражается, прежде всего, в том, что взрослые особи постоянно находятся в тесном контакте с детенышами и обеспечивают им необходимый уровень тактильной стимуляции. Другая, не менее важная, форма появления родительской заботы связана с регулярным вылизыванием детенышей, также обеспечивающим высокий уровень тактильной стимуляции. В этом отношении

самцы существенно уступают самкам, но совместные действия родительской пары дают достаточно высокий суммарный эффект, в отличие от условно одиночных видов, у которых заботу о потомстве проявляют только самки.

Характеристики родительского поведения обыкновенной полевки, за редким исключением, не зависят от величины выводка. Иными словами, число детенышей в выводке не является ключевым фактором, определяющим степень выраженности родительского поведения. Следует также отметить, что проявление родительской заботы у самцов обыкновенной полевки в неволе свидетельствует о возможности их участия в воспитании потомства и в природных популяциях.

Общественная полевка, *Microtus socialis*, распространена в открытых равнинных и низкогорных ландшафтах Малой Азии, Сирии, Ирана, на Кавказе, в Крыму, Украине, Казахстане и некоторых районах Китая. В сезон размножения для этого вида характерен семейно-групповой образ жизни (Золотухина, 1988; Емельянов, Золотухина, 1990). Семейные группы включают одного взрослого самца, одну или пару размножающихся самок и их потомство, расселяющиеся по достижении половой зрелости (Касаткин, 1990, 1995, 1997, 2002; Касаткин и др., 1998; Шилова, Касаткин, 2000). Размножение общественной полевки, как и многих других зеленоядных видов полевок, тесно связано с вегетацией растительности, поскольку в зеленом корме содержатся особые стимуляторы (*gonadotropic green plant factor*, Bodenheimer, Sulman, 1946), необходимые для активизации половой системы. Потенциально, общественная полевка способна к круглогодичному размножению, однако в засушливых регионах обычно наблюдается два пика размножения – весенний и осенний (Козлов, 1965; Емельянов, 1988; Касаткин и др., 1998). Для самок этого вида характерна индуцированная (рефлекторная) овуляция (Зоренко, Скиндерская, 1996). Среднее число эмбрионов на одну самку составляет 5.1 (Касаткин, 2002). В благоприятные годы самки приносят 4-5 выводков, в которых бывает от 1 до 13 детенышей, а в среднем – 4-6 (Зубко, 1962; Башенина, 1977; Емельянов, 1988). Для общественной полевки характерно инцест-табу, т.е. избегание размножения между близкородственными особями (Зоренко, Капрале, 2003).

Пространственная структура поселений общественной полевки подробно изучена в Дагестане и Калмыкии в 1987-2001 гг. с использованием методики повторных отловов на площадках от 1 до 4 га (Касаткин, 1990, 2002; Шилова, Касаткин, 2000). В этих исследованиях показано, что каждая семейная пара или сложная семейная группа занимает обособленную нору или систему нор с прилегающей к ней территорией. Количество выходов из норы достигает 80, а площадь, занимаемая одной норой, варьирует от 10 до 45 м² (Касаткин и др., 1998). На участках семейных пар в течение некоторого времени обитают от одного до двух выводков молодых зверьков. Число членов семейной группы варьирует, но ее качественный состав, за редкими

исключениями, остается постоянным. Один из примеров пространственной структуры поселений общественной полевки показан на рис. 2.4.13.

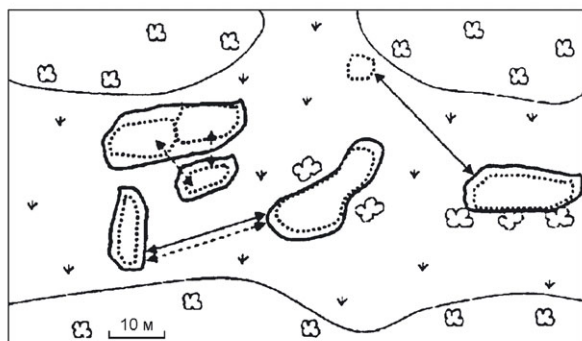


Рис. 2.4.13. Границы индивидуальных участков взрослых самцов (сплошные линии) и самок (пунктир) общественной полевки, *Microtus socialis*, на площадке мечения в Дагестане осенью 1987 г. Стрелками показано посещение взрослыми особями соседних участков (по: Касаткин, 2002).

В некоторых поселениях отмечены одиночные самки, занимающие постоянные норы, а также одиночные самцы, широко перемещающиеся в пределах поселения (рис. 2.4.14).

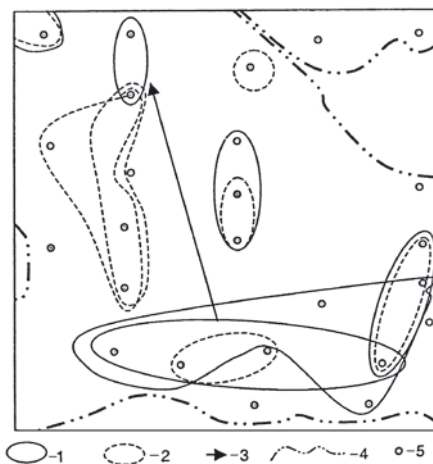


Рис. 2.4.14. Распределение индивидуальных участков у общественной полевки, *Microtus socialis*, на площадке мечения размером 0.25 га осенью 2001 г. в Калмыкии. 1 – участки самцов, 2 – участки самок, 3 – перемещения зверьков, 4 – границы такыров, 5 – места расположения ловушек (по: Касаткин, Неронов, 2005).

В случае гибели или ухода из семейной группы одного из взрослых партнеров (чаще самца), “вакансия” замещается за счет взрослой особи того же пола (Касаткин, 2002). Если в состав семейной группы входят две самки, то они занимают отдельные участки обитания с гнездовыми норами. Самец попеременно живет в норах обеих самок. Размножение молодняка в семейных группах подавлено. После выселения из семьи молодые особи живут поодиночке, пока не сформируют пару с особью противоположного пола.

Семейные пары относительно постоянны. Так, на одной из площадок мечения в Калмыкии к осени 1995 г. сохранились шесть пар, образовавшихся весной того же года. Четыре пары жили на своих прежних норах, одна пара переселилась на соседнюю нору, расположенную в 40 м от старой норы, а шестая переместилась на 120 м от своего прежнего участка. Самец из этой пары перебрался в нору к другой самке, но периодически появлялся в норе по соседству, где жила самка, с которой он образовал пару весной. В итоге сформировалась сложная семейная группа с одним самцом и двумя самками.

Наблюдения, продолженные весной 1996 г., показали, что из всех помеченных в 1995 г. зверьков остался единственный самец, занимавший вместе с немеченой самкой нору, расположенную в 80 м от своей старой норы. Всего же на этой площадке в 1996 г. отловили более 50 зверьков (Касаткин и др., 1998). Таким образом, в популяциях общественной полевки в Калмыкии ежегодно происходит существенное, порой полное, обновление населения.

При высокой плотности населения формировались группы, состоящие из двух самцов и самки, двух пар разнополых особей, самца с тремя самками, пары самок. Каждая такая группа занимала одну нору. Подобная ситуация, по-видимому, вызвана нехваткой пригодных для заселения нор и не вполне типична для этого вида (Касаткин, 2002; Касаткин, Неронов, 2005).

Можно полагать, что семейные группы общественной полевки – относительно устойчивые образования с ярко выраженным территориальным консерватизмом. Высокая степень оседлости характерна и для взрослых особей, большинство из которых, как показывают наблюдения, занимают одни и те же норы в течение длительного периода. Некоторые взрослые особи (среди них – чаще самцы) регулярно предпринимают попытки проникновения на территорию соседних семей и обследуют их норы. Такие “экскурсии”, вероятно, способствуют образованию новых брачных пар и заполнению “вакансий” в неполных семейных группах.

Около 10% населения составляют особи, совершающие дальние миграции (на расстояние до 2 км и более). Среди них отмечены как размножающиеся самцы, так и самки в состоянии эструса (Касаткин, 2002). Однако основную долю мигрантов составляют молодые расселяющиеся особи (Золотухина, 1980).

Территориальные и внутрigrупповые отношения у общественной полевки подробно изучены при наблюдениях в открытых вольерах площадью 400 м² (Громов, 2001а, 2003а). В июне 2001 г. в одну из вольер запустили

группу молодых особей (трех самцов и трех самок из двух разных выводков) в возрасте около 2 месяцев. В июле, за две недели до начала наблюдений, в вольеру запустили еще трех молодых особей в возрасте 2.5 месяца (двух самцов и самку из одного выводка) и 8 детенышей (5 самцов и 3 самки из двух разных выводков) в возрасте около 4 недель. К началу наблюдений в августе обнаружилось, что из 9 полувзрослых особей, выпущенных в вольеру в разные сроки, остались только 5, в том числе 4 зверька (2 самца и 2 самки) из одного выводка и один из полувзрослых самцов, посаженных месяцем позднее. Зверьки из одного выводка образовали две семейные пары и разделили пространство вольеры на две неравные части, при этом каждая семейная пара охраняла свою территорию. Пара, занимавшая большую часть вольеры (самец №2 и самка №3), вскоре принесла потомство. Точно установить отцовство не удалось, поскольку самка №3 могла спариваться с другими самцами, в том числе с одиночным самцом, не имевшим собственного участка (см. ниже). Последний использовал норы на периферии вольеры, спасаясь от преследования других зверьков.

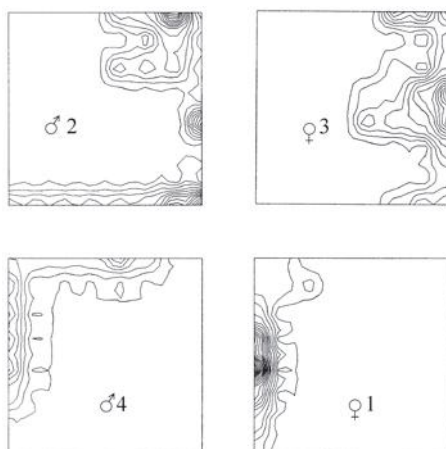


Рис. 2.4.15. Структура использования пространства взрослыми особями общественной полевки, *Microtus socialis*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Семейная группа I: самец №2 и самка №3; семейная группа II: самец №4 и самка №1. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности.

Восемь детенышей, посаженных в вольеру за две недели до начала наблюдений, объединились в одну группу и мирно сосуществовали с семейной парой, оккупировавшей значительную часть вольеры (самец №2 и самка №3). Поначалу все зверьки в этой сложной группировке занимали общую гнездовую нору, расположенную в центре участка семейной пары. В возрасте около 2 месяцев молодые особи рассредоточились по вольере, и социальные связи между ними ослабли.

Структура использования пространства двумя семейными парами в вольере, сложившаяся к завершению первого цикла наблюдений, показана на рис. 2.4.15. Взрослые особи одного пола занимали практически полностью разобщенные участки обитания. Соответственно, обособленными были и семейно-групповые территории. В пределах каждой из них выделялись два-три наиболее часто посещаемых локуса, где располагались гнездовые норы. Семейные пары использовали общие гнезда. Пространство в пределах участков обитания семейных пар было в значительной степени обобществлено; напротив, территория, занимаемая каждой парой, была обособлена в пространстве.

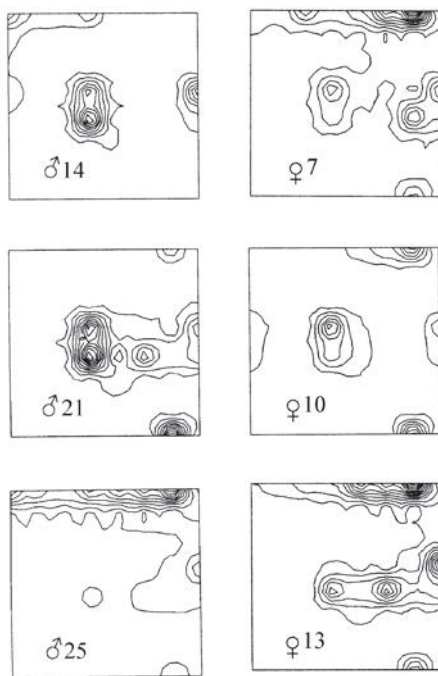


Рис. 2.4.16. Структура использования пространства в вольерной группировке общественной полевки, *Microtus socialis*, до начала размножения. Обозначения как на рис. 2.4.15.

В конце сентября наблюдения были прерваны и возобновились в апреле следующего года. К этому времени вольерная группировка сократилась до шести особей: в ней остались 3 самца и 3 самки из двух последних выводков, выпущенных в вольеру летом 2001 г. Очередной цикл наблюдений начался 20 апреля и завершился 19 сентября 2002 г. По невыясненным причинам размножение в вольерной группировке задержалось до середины лета: первые спаривания были зарегистрированы лишь 4 июля, а первый выводок

появился на поверхности 11 августа. Структура использования пространства в вольерной группировке до начала размножения показана на рис. 2.4.16.

Следует отметить, что до начала размножения относительная пространственная обособленность была только у самцов, тогда как самки занимали в значительной степени обобществленный участок обитания. О характере взаимодействий между особями можно судить только в самых общих чертах, поскольку, в силу скрытного образа жизни, с 20 апреля по 4 июля зарегистрировано только 11 прямых социальных контактов. Все они были миролюбивыми и ограничивались, в основном, взаимным обнюхиванием партнеров или следованием одного зверька за другим. Косвенные данные, в частности, поведение особей после вероятной встречи внутри норы, свидетельствующее об отсутствии агрессии (которая обычно выражается в настороженности, возбуждении, или стремительном бегстве одного из партнеров), также подтверждают миролюбивый характер отношений в этот период. И самцов, и самок можно было видеть выходящими после периода отдыха из одной норы, либо выбегающими поочередно за кормом из одного выхода.

С началом размножения отношения между особями в этой группировке радикально изменились. Взаимодействия перестали быть толерантными и сменились ярко выраженной агрессией при встрече особей одного пола. В результате агрессивных конфликтов, связанных, в первую очередь, с переделом территории, одна из трех самок погибла. Из оставшихся особей сформировались две семейные пары, каждая из которых заняла свою часть вольеры. Одиночный самец, лишенный пары, не имел собственной территории и скрывался от других особей на периферии вольеры. Такая территориальная структура, сложившаяся к середине июля, оставалась неизменной до конца наблюдений в сентябре. Зверьки продолжали вести скрытный образ жизни, и в течение третьего цикла наблюдений (после начала размножения) было зарегистрировано лишь 6 прямых контактов между взрослыми особями одного пола (2 – между самцами и 4 – между самками). Все контакты были агрессивными. Семейные пары занимали слабо перекрывающиеся и высоко монополизированные участки обитания. Территориальная структура вольерной группировки в августе-сентябре стала, фактически, такой же, как летом 2001 г. (рис. 2.4.15).

Более подробные данные, характеризующие поведение взрослых и молодых особей в репродуктивный период, получены при наблюдениях, проведенных с 15 апреля по 10 августа 2002 г. в другой вольере. В начале апреля в эту вольеру выпустили группу из восьми перезимовавших неродственных особей (4 самца и 4 самки). Зверьков запускали парами в заранее подготовленные искусственные норы. Как показали дальнейшие наблюдения, они охотно использовали эти убежища, но, наряду с этим, рыли собственные норы.

В этой группировке зарегистрировано 319 элементарных социальных актов. Взаимодействия между взрослыми особями одного пола были, в основ-

ном, агрессивными. Один из четырех самцов исчез через несколько дней после выпуска в вольеру (по-видимому, погиб).

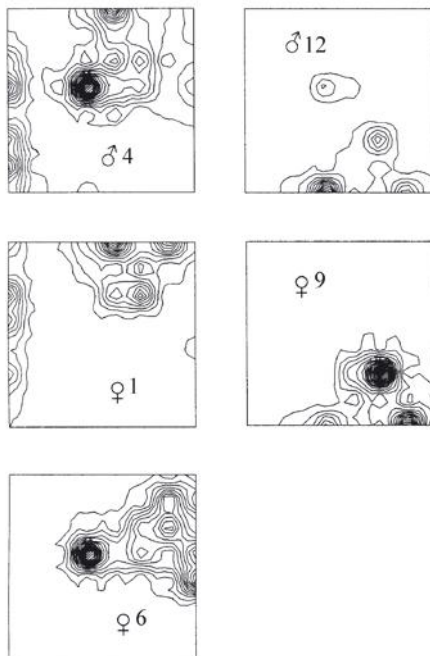


Рис. 2.4.17. Структура использования пространства в вольерной группировке взрослых особей *Microtus socialis*, в июле-сентябре 2002 г. Семейная группа I: самец №4 и две территориальные самки (№1 и №6); семейная группа II: самец №12 и самка №9. Обозначения как на рис. 2.4.15.

Среди оставшихся трех самцов выделялись два сильнейших. Они поделили пространство вольеры на две неравные части, и каждый контролировал свою территорию. Третий самец вынужден был скрываться во временных норах. Три самки также заняли отдельные гнездовые норы, поделив пространство вольеры на три обособленных участка. Четвертая самка не имела ни собственного участка, ни постоянной норы. Таким образом, через неделю после начала наблюдений в вольере образовалась одна сложная семейная группа (самец №4 и две самки, №1 и №6, каждая из которых занимала отдельный гнездовой участок в пределах общей территории, контролируемой самцом №4) и одна семейная пара (самец №12 и самка №13), занимавшая меньшую по площади территорию. Два зверька (самец №8 и самка №9) не имели своей территории.

В середине мая были отмечены спаривания всех трех самцов с самкой №9, а также спаривания самки №13 не только с самцом своей пары (№12),

но и с самцом №8. Таким образом, несмотря на образование пар и семейных групп, моногамных спариваний не было.

Структура сложившейся вольерной группировки оставалась без изменений до 8 июня, когда самка №13 исчезла (по неизвестной причине). К этому времени у нее родились детеныши, которым исполнилось около недели. Место исчезнувшей самки №13 заняла самка №9, ранее занимавшая временные норы на границе участков двух территориальных самок (№1 и №6). Никаких перестроек в территориальных отношениях в связи с изменением состава одной из семейных групп не произошло, и они оставались, фактически, прежними до конца наблюдений (рис. 2.4.17): большую часть вольеры занимала сложная семейная группа (самец №4 с двумя территориальными самками №1 и №6), меньшую – семейная пара (самец №12 и самка №9). Особи, объединившиеся в семейные пары или группы, монополизировали пространство в пределах своих участков в наименьшей степени, тогда как участки особей-соседей были в значительной мере обособленными.

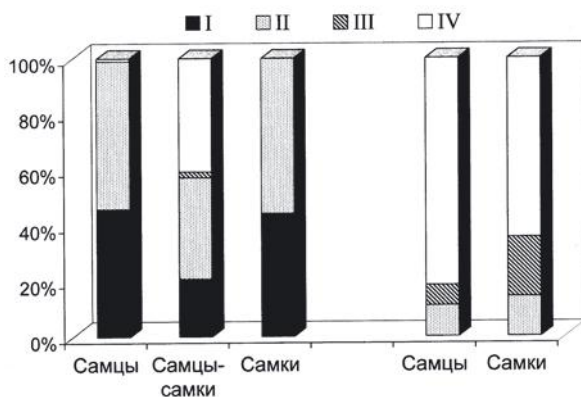


Рис. 2.4.18. Соотношение различных форм взаимодействий, инициированных в вольерных группировках общественной полевки, *Microtus socialis*, в однополых и разнополых диадах. Столбики слева – особи-соседи, справа – члены семейных групп. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые.

О характере взаимодействий между взрослыми особями можно судить по диаграммам (рис. 2.4.18), на которых суммированы все контакты, зарегистрированные в вольерных группировках. Значительную часть из них составляли контакты во второй группировке, в том числе зарегистрированные спаривания ($n = 11$). Во взаимодействиях самцов преобладали агрессивные акты и избегание контактов (соответственно, 45.2 и 52.9%). Миролюбивые и ритуализованные агонистические взаимодействия практически отсутствовали: за весь период наблюдений отмечен единственный назо-назальный контакт. Во взаимодействиях между самками зарегистрированы только агрессивные акты (44.4%) и избегание контактов (55.6%). У самок во взаимо-

действиях с самцами из других семейных групп отмечены равные доли миролюбивых (41.7%) и агрессивных контактов (41.7%). У самцов в контактах с “чужими” самками зарегистрированы либо миролюбивые взаимодействия (40%), либо избегание контактов (60%).

Иное соотношение контактов обнаруживается во взаимодействиях между особями в семейных парах и группах. В этом случае преобладающими были миролюбивые контакты, инициированные преимущественно самцами (81.5%) и реже самками (64.3%). Ритуализованные агонистические взаимодействия, инициированные преимущественно самками, составляли значительно меньшую долю (21.4%), а агрессивные акты не отмечены вовсе. Следует, однако, указать на достаточно высокую долю избегания контактов с партнерами – от 11 до 14%.

Взрослые размножающиеся самки, как отмечено выше, занимали обособленные участки обитания даже в условиях ограниченного пространства вольер. Большую часть времени в периоды активности они проводили вблизи гнездовых нор, но периодически обследовали всю территорию своих участков. Изредка самки предпринимали вылазки на участки соседней территории, где обследовали, в основном, гнездовые норы. Во время таких “разведывательных рейдов” могла произойти встреча с хозяйкой соседнего участка, которая заканчивалась схваткой или преследованием, либо зашедшая на чужую территорию самка своевременно ретировалась. Преследования, если таковые происходили, были непродолжительными и прекращались, как правило, в нескольких метрах от гнездовой норы. Таким образом, самки охраняли, в первую очередь, пространство вокруг своего основного убежища, но не весь участок. Ритуализованные пограничные демонстрации, характерные для многих грызунов с хорошо выраженной охраной территории (Громов, 2005б), у самок общественной полевки не зарегистрированы.

Территориальное поведение взрослых самцов, в принципе, не отличалось от такового у самок, за исключением того, что самцы чаще посещали соседние участки в поисках контактов с особями другого пола. Как отмечено выше, самки могли спариваться не только с самцом из своей пары, но и с самцами-соседями. Однако успех последних в спариваниях был ограниченным, поскольку самки во многих случаях агрессивно реагировали на “чужих” самцов.

У самцов, в отличие от самок, зарегистрированы так называемые челночные преследования, когда соперники менялись ролями при пересечении границы между участками. Такие взаимодействия, которые, с некоторыми оговорками, можно отнести к пограничным ритуализованным демонстрациям, были непродолжительными и прекращались после нескольких, обычно двух-трех, взаимных преследований. Если же хозяин участка заставал “чужака” вблизи своей гнездовой норы, он лишь отгонял его на несколько метров. Это свидетельствует о том, что взаимоотношения между взрослыми особями одного пола в период размножения основаны на территориальном доминировании.

Дополнительной иллюстрацией описанному служат социограммы взаимодействий между взрослыми особями (рис. 2.4.19). Они наглядно демонстрируют наличие антагонизма в отношениях между особями одного пола, выражающегося в агрессивных взаимодействиях (рис. 2.4.19, *Б*), наравне с тенденцией избегания прямых контактов (рис. 2.4.19, *В*). Отсутствие выраженной асимметрии этих взаимодействий указывает на их эквипотенциальный характер, свойственный отношениям территориального доминирования. Миролюбивые взаимодействия отмечены, преимущественно, в семейных парах и группах (рис. 2.4.19, *А*).

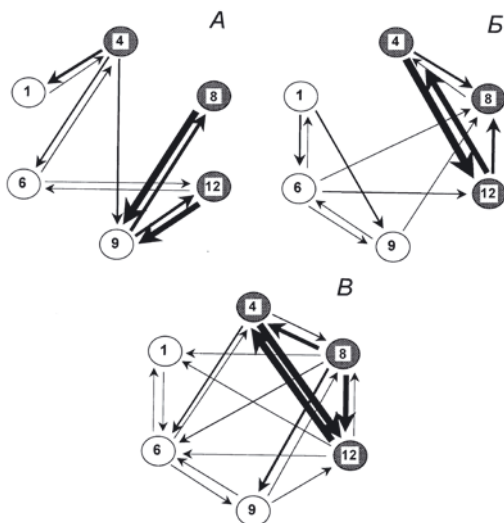


Рис. 2.4.19. Социограммы взаимодействий между взрослыми особями в одной из вольерных группировок общественной полевки, *Microtus socialis*. *А* – миролюбивые контакты, *Б* – агрессивные взаимодействия, *В* – избегание контактов. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных социальных актов.

Детеныши, появившиеся в вольерной группировке во второй половине мая, первые две недели не отходили далеко от выводковых нор. Позднее они стали шире осваивать окружающее пространство, но избегали заходить на участки других взрослых самок. Контакты между детенышами в семейных группах были, в основном, миролюбивыми, но в единичных случаях – агонистическими. Взаимодействия с родителями также были чаще миролюбивыми, но иногда детеныши скрывались в норе при приближении взрослых особей. Последние при встрече с детенышами обычно мирно их обнюхивали.

В начале июля взрослый самец №4 начал настойчиво преследовать молодых самцов, достигших возраста 1.5-2 месяцев, и молодые зверьки были

вынуждены скрываться от него во временных норах на периферии семейно-группового участка.

Взрослые особи при встрече с чужими молодыми зверьками чаще всего уходили от контакта, но иногда преследовали их. В четырех случаях зарегистрированы атаки и выпады молодых зверьков на “чужих” взрослых особей.

Признаков, указывающих на существование иерархической структуры в семейных группах общественной полевки, не обнаружено. Взаимодействия между взрослыми и молодыми особями, за исключением описанных выше агрессивных контактов взрослого самца с молодыми самцами, были нейтрально-миролюбивыми, с отсутствием явно выраженной асимметрии. Подросшие молодые зверьки редко контактировали с особями-родителями и предпочитали занимать отдельные норы, особенно после появления вторых выводков.

Таким образом, наблюдения за вольерными группировками общественной полевки позволили проследить генезис территориальных и социальных отношений у этого вида на протяжении годового репродуктивного цикла. Группировка перезимовавших зверьков до начала размножения занимала в значительной степени обобществленный участок обитания, в пределах которого индивидуальные участки самок перекрывались, охрана территории отсутствовала, и взаимодействия между особями одного пола были толерантными. С началом размножения эта группировка распалась, и образовавшиеся семейные пары заняли отдельные, относительно изолированные и охраняемые участки обитания. В репродуктивный период отношения между взрослыми особями одного пола проявлялись в агрессивной форме, либо в виде взаимного избегания, которое, в свою очередь, является следствием агрессивных взаимодействий.

Основным механизмом территориальной изоляции семейно-групповых участков у общественной полевки служит агрессивное поведение, одинаково хорошо выраженное как у самцов, так и у самок. Самцы охраняют территорию, занимаемую семейной парой или семейной группой, в которой самки также занимают обособленные и охраняемые участки обитания. Активнее всего охраняется “ядро” участка, т.е. пространство вокруг гнездовой или выводковой норы. В связи с этим, четких границ между соседними участками не существует, за исключением ситуаций, когда они располагаются в тесном соседстве в условиях высокой плотности либо в вольерах.

Семейные группы общественной полевки можно назвать слабо консолидированными, поскольку социальные связи между родителями и их потомством быстро ослабевают. Внешне это проявляется как рассредоточение молодых зверьков в пространстве результате нарастания напряженности в отношениях с взрослыми самцами. В естественных поселениях это приводит к полному распаду выводков и переходу молодых особей к самостоятельной жизни. В семейных группах нет явно выраженных доминантов или лидеров, кроме взрослых особей, за которыми остается прерогатива размножения. Относительное постоянство семейных пар у общественной по-

левки способствует тому, что заботу о потомстве проявляют не только самки этого вида, но и самцы.

Родительское поведение общественной полевки изучали в лабораторных условиях (Громов, 2007). Под наблюдением находились зверьки, родившиеся в неволе от производителей, отловленных в Калмыкии в 1995-2000 гг. Для исследования были отобраны две группы зверьков: в первую группу (неопытные) вошли неродственные особи в возрасте 3-4 месяцев, ранее не приносившие потомства (8 пар); вторую группу (опытные) составили пары неродственных половозрелых особей, которые к началу исследований успешно выкормили один или два выводка (10 пар). Для наблюдений использовали аквариумы размером 60×30×35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 15×12×8 см с прозрачным верхом из плексигласа. Дно аквариумов засыпали тонким слоем (2-3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовых камерах использовали древесную стружку. Семейные пары помещали в подготовленные для наблюдений аквариумы за 7-10 дней до рождения детенышей. Это позволяло зверькам заранее адаптироваться к условиям наблюдений. Число детенышей в выводках полевок варьировало от 2 до 5.

Наблюдения проводили в соответствии с ранее разработанной методикой (Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Громов, 2007). Весь период наблюдений, начинающийся со второго дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 20 дней, разделили на четыре пятидневки: 2-6, 7-11, 12-16 и 17-21-й дни. Наблюдения проводили через сутки в вечернее время в течение 1 часа с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз (в сумме 3 ч), а суммарное время за весь период наблюдений для каждой пары составляло 12 ч.

Таблица 2.4.2

Усредненные показатели родительского поведения самок и самцов общественной полевки, *Microtus socialis*, в зависимости от опыта выкармливания детенышей ($M \pm m$ за 1 ч наблюдений)

Регистрируемые показатели	Самки		Самцы	
	неопытные	опытные	неопытные	опытные
Общее время нахождения в гнезде (мин)	51.9 ± 1.6	52.0 ± 1.4	54.7 ± 1.1	55.1 ± 1.3
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	4.8 ± 1.0	4.6 ± 1.2	8.2 ± 1.6	7.3 ± 1.3
Чистка (вылизывание) детенышей (с)	164 ± 21	168 ± 29	87 ± 19	126 ± 23
Частота манипуляций с гнездовым материалом	0.2 ± 0.1	1.1 ± 0.5	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.3

Общественные полевки – осторожные и пугливые зверьки, поэтому, наряду с непосредственными наблюдениями, использовали видеосъемку. Во

время прямых наблюдений (и при воспроизведении видеозаписи) с помощью секундомера регистрировали суммарное время нахождения взрослых особей в гнезде (с точностью до 1 мин), доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, число манипуляций с гнездовым материалом, а также суммарную продолжительность чистки детенышей (с точностью до 1 с). Данные, полученные за каждую из четырех пятидневок, усредняли.

Прямая забота о потомстве. Находясь в гнезде, "насиживая" детенышей и скучиваясь с ними, особи-родители согревают детенышей и обеспечивают им необходимый уровень тактильной стимуляции. В связи с этим общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) служит важным количественным показателем родительской заботы.

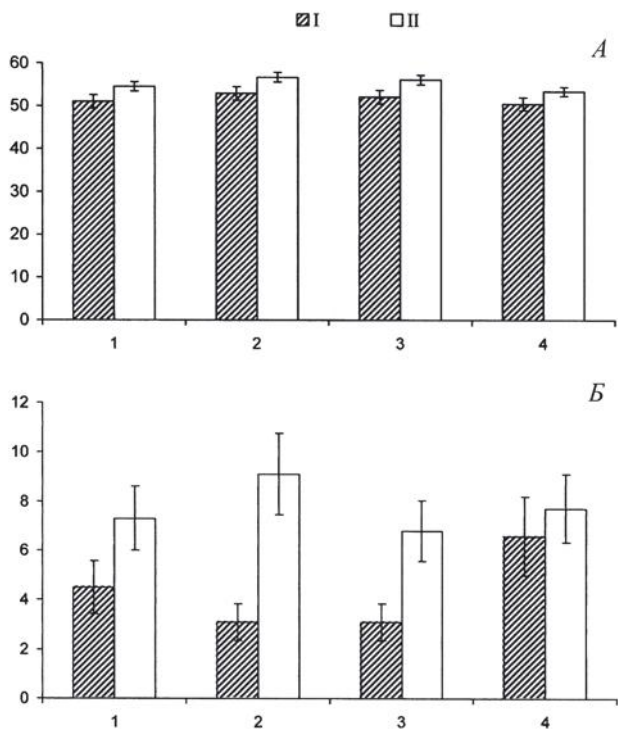


Рис. 2.4.20. Общее время нахождения в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у самок (I) и самцов (II) общественной полевки, *Microtus socialis* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); вертикальная шкала – время, мин; 1-4 – номера пятидневок.

В таблице 2.4.2. и на рис. 2.4.20, А приведены количественные характеристики родительского поведения самок и самцов, усредненные по двум находившимся под наблюдением группам.

Достоверных различий по показателю ОВНГ между самцами и самками не обнаружено, однако у самцов выявлена слабо выраженная тенденция находиться в гнезде дольше самок. Следует отметить, что показатель ОВНГ практически не снижался на протяжении всего периода наблюдений.

Существенные половые различия обнаружены по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера, при этом самцы проявляли себя более заботливыми родителями, чем самки (рис. 2.4.20, Б).

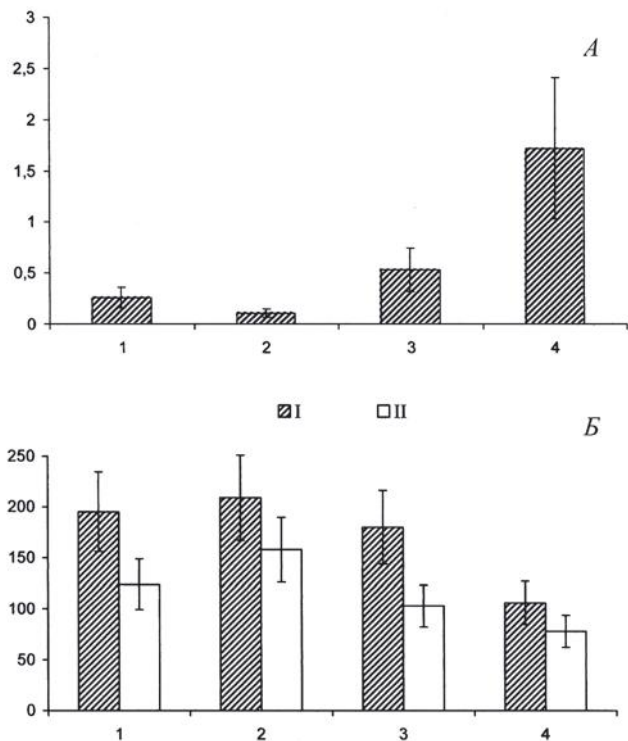


Рис. 2.4.21. Суммарная продолжительность: А – периодов, в течение которых детеныши остаются в гнезде одни; Б – чисток (вылизывания) детенышей самками (I) и самцами (II) общественной полевки, *Microtus socialis*; вертикальная шкала для Б – время, с; остальные обозначения как на рис. 2.4.20.

Взрослые особи не покидали гнездо на длительное время (периоды отсутствия составляли 5-8 мин за 1 час наблюдений). Кроме того, они сменяли друг друга на время отсутствия партнера, поэтому детеныши редко оставались в гнезде одни, и периоды эти, в целом, были очень короткими (табл. 2.4.2), хотя к концу наблюдений увеличились в 3-4 раза (рис. 2.4.21, А).

Продолжительность чисток детенышей сокращалась на протяжении периода наблюдений (фактически, по мере роста детенышей), при этом общая тенденция изменений была одинаковой и у самок, и у самцов (рис. 2.4.21, Б).

Во вторую пятидневку суммарная длительность чисток была выше, чем в первую, а к концу наблюдений существенно сократилась, однако достоверные различия обнаружены только у самок при сравнении этого показателя за последнюю пятидневку с тремя первыми пятидневками.

Обнаружены и половые различия: на протяжении первой и третьей пятидневок (рис. 2.4.21, Б) самцы уделяли чистке детенышей существенно меньше времени, чем самки. Различия у самцов и самок по этому показателю во вторую и последнюю пятидневку статистически недостоверны.

Косвенная забота о потомстве. Самцы и самки занимались устройством гнезда преимущественно до рождения детенышей. После начала наблюдений доставку гнездового материала отмечали в четырех случаях только у самок, причем у опытных, т.е. выкормивших не менее одного выводка. У самцов подобное поведение не зарегистрировано. Крайне нерегулярной была и доставка корма в гнездо, отмеченная лишь в трех случаях, и только у самок. Обычно и взрослые особи, и детеныши, начинающие выходить из гнезда в возрасте 11-12 дней, кормились, не затаскивая корм в гнездовую камеру. В связи с этим указанные показатели родительского поведения были исключены из анализа.

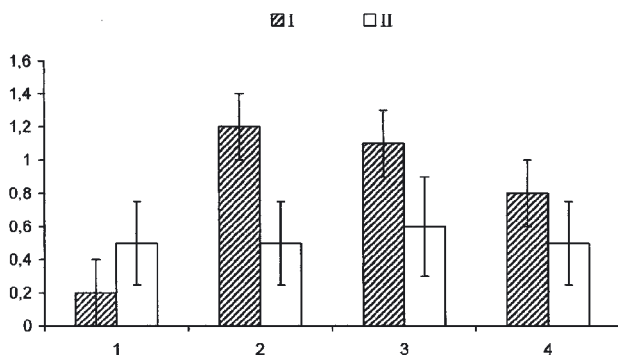


Рис. 2.4.22. Число манипуляций с гнездовым материалом у самок (I) и самцов (II) общественной полевки, *Microtus socialis* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); 1-4 – номера пятидневок.

Достаточно репрезентативный материал собран в отношении манипуляций с подстилкой в гнезде (МПП). Чаще всего наблюдали рыхление подстилки и – изредка – перекалывание отдельных частиц подстилочного материала в гнезде с места на место. Количественные показатели оказались низкими: число манипуляций составляло в среднем 0.5-0.6 за 1 час наблюдений (табл. 2.4.2, рис. 2.4.22). Достоверных различий в показателе МПП по пятидневкам у самцов не обнаружено, а у самок он в первую пятидневку

был существенно ниже, чем во вторую и третью. Фактически, по мере роста детенышей проявление косвенной родительской заботы у самок в течение первой недели повышалось, а к концу наблюдений незначительно снизилось. Статистически достоверных половых различий по этому показателю не обнаружено.

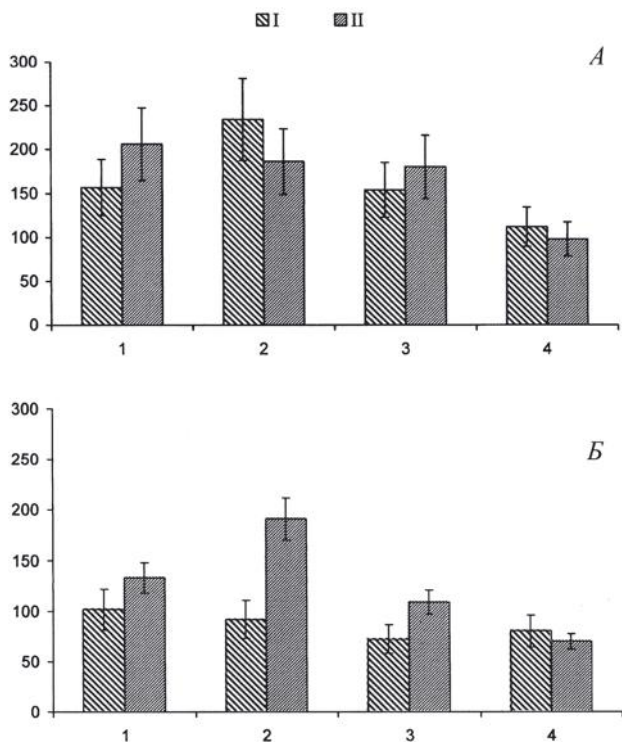


Рис. 2.4.23. Суммарная продолжительность чисток (вылизывания) детенышей самками (А) и самцами (Б) общественной полевки, *Microtus socialis*, в зависимости от предварительного опыта выращивания потомства ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений): I – неопытные, II – опытные; вертикальная шкала – время, с; 1-4 – номера пятидневок.

Ни у самок, ни у самцов не обнаружено достоверных различий, связанных с родительским опытом, по таким показателям, как ОВНГ и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера. На протяжении всего периода наблюдений отсутствовали также достоверные различия между неопытными и опытными самками по продолжительности чисток детенышей, хотя общая тенденция снижения продолжительности чисток прослеживалась в обеих группах самок. У самцов, напротив, различия были существенными: опытные самцы достоверно дольше вылизывали детены-

шей в сравнении с неопытными, особенно в течение второй и третьей пятидневок (рис. 2.4.23, Б).

Что касается показателя косвенной заботы о потомстве (число манипуляций с гнездовым материалом), то он был достоверно выше у опытных самок в сравнении с неопытными (рис. 2.4.24, А) в течение 1, 2 и 4-й пятидневок. У опытных самцов в течение первых трех пятидневок этот показатель также был выше, чем у неопытных, однако различия оказались статистически недостоверными.

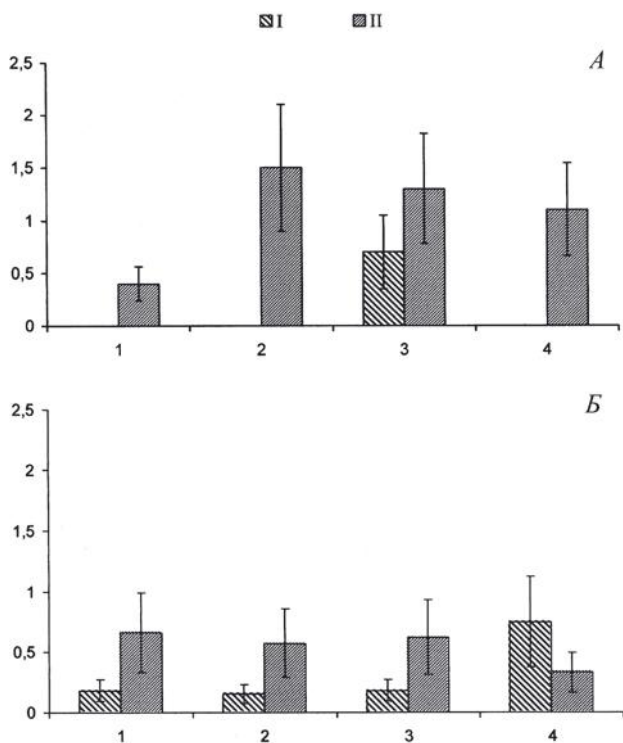


Рис. 2.4.24. Число манипуляций с гнездовым материалом у самок (А) и самцов (Б) общественной полевки, *Microtus socialis*, в зависимости от предварительного опыта выращивания потомства. Обозначения как на рис. 2.4.23.

Корреляционный анализ показал, что поведение самцов в целом не зависело от числа детенышей в выводке (коэффициент корреляции Спирмена R не отличался достоверно от 0, $p > 0.05$). У самок также не обнаружено существенной корреляции большинства показателей родительского поведения с величиной выводка, за исключением продолжительности чисток детенышей, суммарные показатели которых зависели от числа детенышей во 2-ю ($R = 0.706$, $p = 0.022$) и 3-ю пятидневок ($R = 0.668$, $p = 0.035$).

Таким образом, в экспериментальных условиях при наличии выбора из двух гнездовых камер самец и самка, составляющие семейную пару, предпочитали находиться в одном гнезде. Оба родителя проявляли активную заботу о потомстве, выражающуюся, прежде всего, в скучивании с детенышами. Время нахождения в гнезде является важной характеристикой родительского поведения общественной полевки, поскольку и самка, и самец внутри гнезда постоянно находятся в тесном контакте не только с новорожденными, но и с подростками детенышами, уже не нуждающимися в дополнительном обогреве. В этом случае скучивание с детенышами можно рассматривать как одну из социальных форм поведения, выполняющего консолидирующую функцию.

Следует особо отметить, что самцы общественной полевки больше времени проводили в гнезде в отсутствие партнера в сравнении с самками. Возможное объяснение этого феномена заключается в том, что оба родителя не оставляют надолго детенышей одних, если партнер находится вне гнезда. Однако самка затрачивает больше энергии на выращивание потомства и, следовательно, кормится дольше, поэтому самец вынужден компенсировать длительные периоды отсутствия самки, дольше находясь в гнезде.

Другая, не менее важная форма появления родительской заботы заключается в регулярном вылизывании детенышей, также обеспечивающем высокий уровень тактильной стимуляции. В этом отношении самцы общественной полевки уступают самкам, однако совместные действия особей-родителей обеспечивают высокий суммарный эффект, значительно превышающий таковой у тех видов, у которых заботу о потомстве проявляют только самки.

Следует подчеркнуть, что благодаря совместному нахождению самца и самки в гнезде, обогреванию и грумингу обеспечивается высокий уровень тактильной стимуляции детенышей, особенно в тех семейных группах, где особи-родители приобрели опыт успешного выращивания потомства. Существует мнение, что самки вылизывают детенышей, поглощая выделяющуюся у них мочу, исключительно для того, чтобы восстановить водно-солевой баланс в своем организме в период лактации (Friedman et al., 1981; Gubernick, Alberts, 1987). Такая интерпретация верна лишь отчасти, поскольку самцы, которые не кормят потомство молоком и не испытывают потерь влаги и солей, также активно вылизывают детенышей, причем уделяют внимание не только области гениталий, но и другим частям тела. Аналогичным образом действуют и самки. Следовательно, вылизывание выполняет не просто утилитарную функцию, но служит важным показателем высокого уровня родительской заботы, способствующей формированию прочных социальных связей в семейных группах грызунов.

Поведение особей-родителей у общественной полевки в целом слабо зависит от числа детенышей в выводке. Вместе с тем, обнаруживается прямая зависимость между продолжительностью чисток детенышей самкой и их числом в выводке на протяжении второй и третьей пятидневок, но не в течение первой или последней пятидневки. У самцов же подобной зависимо-

сти нет. Этот факт объясняется, скорее всего, тем, что самец уделяет меньше внимания детенышам при груминге, тогда как самке необходимо тщательно вылизать каждого отпрыска. Пока детеныши малы (в возрасте до пяти дней), самка относительно легко и быстро справляется с этой задачей. Подросшие детеныши (в возрасте 6-16 дней) требуют более тщательного ухода, и время, затрачиваемое на груминг, увеличивается пропорционально их числу. В более позднем возрасте детеныши самостоятельно ухаживают за шерстным покровом, и продолжительность груминга, инициированного родителями, существенно сокращается, поскольку эта форма поведения перестает выполнять исключительно гигиеническую функцию и приобретает в большей степени социальное значение.

В заключение хотелось бы еще раз подчеркнуть, что высокий уровень родительской заботы у общественной полевки обеспечивается не только соответствующим поведением самок, но и дополнительным участием самцов, которые проявляют как прямую (обогревание и вылизывание детенышей), так и косвенную заботу о потомстве (поддержание гнезда в надлежащем состоянии путем регулярного рыхления подстилки). Самцы значительно уступают самкам по таким показателям, как продолжительность вылизывания детенышей, гнездостроение и доставка гнездового материала, позволяя говорить о дифференцированном родительском вкладе. Однако степень этого вклада у них возрастает по мере накопления опыта ухаживания за потомством. В результате, вторые выводки в семейных группах общественной полевки выращиваются в более комфортных условиях благодаря повышенной родительской заботе со стороны и самцов, и самок, которые, в частности, активнее занимаются обустройством гнезда.

Полевка Гюнтера, *Microtus guentheri*, обитает в Передней Азии, где часто заселяет сельскохозяйственные угодья. Период размножения этого вида приходится на зимние и весенние месяцы (с ноября по апрель). Беременность длится 21 день, в выводках бывает от 4 до 10 детенышей (Mendelssohn, Yom-Tov, 1999, цит. по Libhaber, Eilam, 2004). Пространственно-этологическая структура поселений этого вида практически не изучена, но можно полагать, что она мало отличается от таковой у общественной полевки, тем более что некоторые авторы указывают на значительное сходство в поведении этих двух видов (German, 1998; Haim et al., 2002; Steinbach, Haim, 2008).

Родительское поведение общественной полевки изучали в лабораторных условиях (Libhaber, Eilam, 2004). Под наблюдением находились 10 пар с первыми выводками из лабораторной колонии, основателями которой были особи, отловленные в Израиле десятью годами ранее. Каждую пару перед рождением потомства помещали в специальную клетку размером 108×46×50 см с непрозрачными стенками и прозрачным днищем, под которым закрепляли зеркало под углом 45°. В клетку помещали два перевернутых керамических горшка, которые зверьки могли использовать в качестве убежища. Гнездовым материалом служили обрезки хлопчатобумажной тка-

ни. Поведение зверьков регистрировали с помощью видеокамеры, установленной перед зеркалом, в котором отражалась внутренность клетки. Наблюдения проводили через сутки с 1-го по 17-й день после рождения детенышей, записывая на видеокамеру все действия зверьков в течение 40 мин. Перед каждым наблюдением обрезки ткани из клетки убирали, а прозрачное дно тщательно протирали. При просмотре видеозаписи регистрировали время, проведенное взрослыми особями в гнезде, “насиживание” и вылизывание детенышей, а также затаскивание их в гнездо, если они выползали наружу.

Наблюдения показали, что единственная форма родительского поведения, проявление которой зависело от величины выводков (число детенышей в них варьировало от 3 до 10) – это “насиживание” ($r = 0.66, p = 0.036$).

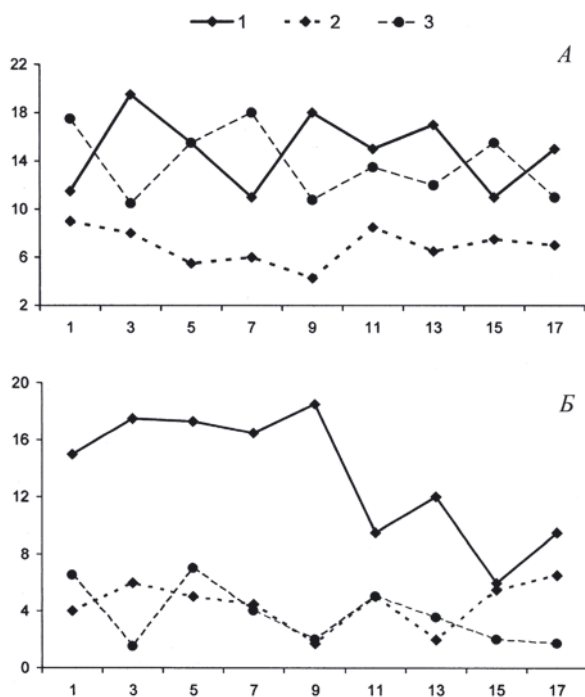


Рис. 2.4.25. Динамика показателей родительского поведения полевки Гюнтера, *Microtus guentheri*, связанных с нахождением взрослых особей в гнезде (А) и “насиживанием” детенышей (Б). 1 – самка, 2 – самец, 3 – оба родителя; вертикальная шкала – время, мин; по горизонтали – возраст детенышей, дни (по: Libhaber, Eilam, 2004, с изменениями).

Самки превосходили самцов практически по всем показателям: они дольше находились в гнезде с детенышами (рис. 2.4.25, А), существенно больше времени “насиживали” детенышей (рис. 2.4.25, Б), а также больше внимания уделяли их чистке (рис. 2.4.26). Такие показатели, как продолжи-

тельность “насиживания” детенышей самками и время, затрачиваемое на их чистку обоими родителями, зависели от возраста детенышей и уменьшались по мере подрастания потомства. Однако время нахождения в гнезде с детенышами мало изменилось к концу наблюдений, и это свидетельствует о том, что социальная связь между членами семьи не ослабевала, по крайней мере, до окончания периода наблюдений.

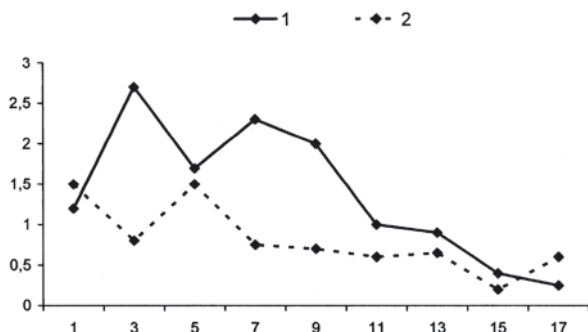


Рис. 2.4.26. Динамика родительского поведения полевки Гюнтера, *Microtus guentheri*, связанного с вылизыванием детенышей. 1 – самка, 2 – самец; остальные обозначения как на рис. 2.4.25 (по: Libhaber, Eilam, 2004, с изменениями).

Затаскивание детенышей в гнездо отмечали и у самок, и у самцов на протяжении всего периода наблюдений, при этом активность самок была более высокой. Максимум активности родителей приходился на последнюю неделю наблюдений, и в этот период активнее вели себя самцы, возвращавшие в гнездо выползающих детенышей, которые с возрастом становились более подвижными.

Проведенные наблюдения свидетельствуют о дифференцированном родительском вкладе в воспитание потомства у полевки Гюнтера. Более того, родительский вклад самцов и самок варьировал и в разных парах (в некоторых случаях различия были двукратными). Авторы исследования полагают, что индивидуальные различия в родительском поведении могут быть связаны с приобретенным (а также приобретаемым) опытом воспитания потомства, при этом более опытных родителей должен отличать более низкий уровень активности. Именно этим, по их мнению, объясняется снижение многих показателей родительской заботы к концу периода наблюдений (Libhaber, Eilam, 2004). Такое объяснение представляется мне поверхностным и малообоснованным. К тому же оно опровергается результатами исследования родительского поведения близкородственного вида – общественной полевки (Громов, 2007).

Калифорнийская полевка, *Microtus californicus*, распространенная на юго-западе США и северо-западе Мексики, относится к зеленоядным видам

с достаточно высоким репродуктивным потенциалом и ранним расселением молодняка (Batzli, Pitelka, 1971; Lidicker, 1973, 1979).

Исследование, проведенное в 1957 г. в штате Калифорния (США), показало, что большую часть времени в периоды активности и взрослые, и молодые зверьки проводят под землей, а на поверхности появляются лишь для сбора корма (продолжительность выходов из норы не превышает 5 мин). Взрослые особи живут оседло, и расположение участков обитания не меняется в течение многих месяцев. Самцы с самками образуют относительно постоянные семейные пары, живущие на одном участке обитания вместе со своим потомством. Однако активность самцов слабо координирована с деятельностью самок. Последние не проявляют агрессивности по отношению к самцам в период беременности и лактации (Pearson, 1960).

Наблюдения, проведенные в вольерах площадью 83 м² (Lidicker, 1979, 1980), свидетельствуют, что если искусственная группировка изначально состоит из нескольких взрослых незнакомых особей, они непрерывно конфликтуют друг с другом, и размножение не начинается, пока в живых не останется одна пара. Подобная ситуация отмечена в пяти случаях из семи. В одном случае в вольере выжили самец и две самки, причем обе самки разделили пространство вольеры на две части, и каждая вскоре принесла потомство, а самец свободно перемещался по всей территории вольеры. В другом случае выжили две пары, которые разделили пространство вольеры на две приблизительно равные части, и каждая пара охраняла свою территорию в течение длительного периода (3.5 месяца). Таким образом, в шести случаях из семи в вольерных группировках выживали только семейные пары. Половое созревание молодняка, рожденного в вольерах, задерживалось из-за невозможности расселения. Задержка созревания указывает на существование механизмов социального торможения репродуктивных функций молодых особей в присутствии родителей (Lidicker, 1980).

Таким образом, для калифорнийской полевки характерен семейно-групповой образ жизни и преимущественно моногамная система спаривания, особенно при низкой плотности населения. В составе семейных групп насчитывается от 2 до 12 особей (в среднем 6). Во взаимодействиях между взрослыми особями одного пола проявляется ярко выраженный антагонизм. Взрослые самцы нередко атакуют незнакомых самок. Вместе с тем, отношения между взрослыми самками могут быть вполне миролюбивыми, если поблизости нет самца (Lidicker, 1979, 1980).

Более поздние исследования, проведенные в 1983-1984 гг. в штате Калифорния (США) с использованием методики повторных отловов на площадках мечения размером около 8 га (Ostfeld et al., 1985, 1986), показали, что взрослые самцы занимают обособленные и, по-видимому, охраняемые территории, тогда как участки обитания самок могут значительно перекрываться (рис. 2.4.27).

Характер использования территории не меняется при увеличении плотности населения. Самцы занимали значительно более крупные участки обитания (в среднем 166 м², $n=11$) в сравнении с самками (в среднем 100 м²,

$n=14$), что вполне согласуется с данными, полученными ранее другими исследователями (Batzli, Pitelka, 1971; Lidicker, 1973). Несмотря на различия в размерах участков обитания самцов и самок, площадь “ядра” участков и у тех, и у других была практически одинаковой (Ford, Krumme, 1979).

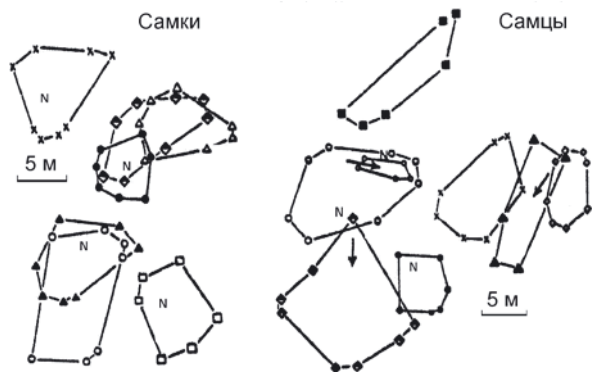


Рис. 2.4.27. Участки обитания (*minimum convex polygons*) взрослых самцов и самок калифорнийской полевки, *Microtus californicus*, в марте-апреле 1984 г. в Калифорнии, США. Стрелками показано мнимое перекрытие участков обитания самцов в результате захвата освободившейся территории. N – положение гнездовых нор (по: Ostfeld, 1986, с изменениями).

Расстояние между центрами активности самцов, занимавших соседние участки, превышало 10 м, а дистанция между ближайшими соседями составляла в среднем 23.2 м. У самок последний показатель был существенно меньшим – в среднем 9.6 м. Минимальное расстояние до ближайшего соседа зарегистрировано в разнополюх диадах – в среднем 5.7 м. Участки обитания взрослых самцов перекрывали гнездовые участки 1-5 самок (в последнем случае – частично). Полного совпадения границ участков обитания особей противоположного пола не выявлено. Степень перекрывания участка самца с участками нескольких самок особенно возрастала в периоды эструса. Наблюдения показали, что самцы могли находиться в гнездовой норе рецептивной самки в течение нескольких часов. Наибольшая подвижность самцов отмечена в конце зимы, т.е. с началом размножения (Lidicker, 1973).

Как уже отмечено выше, участки обитания некоторых самок значительно перекрывались. Более того, две-три размножающиеся самки могли обитать в одной норе минимум шесть недель. Однако, несмотря на значительную степень перекрывания гнездовых участков, самки могут быть агрессивными по отношению к незнакомым особям своего пола. Возможно, ассоциации с перекрывающимися участками обитания образуются у родственных самок. Отсутствие территориальности у особей этого пола объясняют относительно равномерным распределением и быстрым восстановлением кормовых ресурсов, тогда как территориальность самцов связана с охраной не кормовых ресурсов, а половых партнеров (Ostfeld, 1986).

Система спаривания у калифорнийской полевки очень пластична – от моногамии (при низкой численности) до полигинии (при высокой численности и сдвиге соотношения полов в пользу самок), и, кроме того, основана на охране самок самцами (*female defence monogamy or polygyny*, Emlen, Oring, 1977).

Что касается родительского поведения калифорнийской полевки, то на этот счет имеются противоречивые сведения. Наблюдения, проведенные в природе (хотя и очень фрагментарные), свидетельствуют, что о потомстве заботятся только самки (Ostfeld, 1986). При содержании семейных пар в лабораторных клетках самец занимал общее гнездо с самкой и обогревал детенышей, скучиваясь с ними в гнездовой камере (Hatfield, 1935), а также доставлял гнездовой материал и затаскивал детенышей в гнездо, если они оказывались снаружи, не встречая сопротивления со стороны самки (Lidicker, 1980).

В другом исследовании (Hartung, Dewsbury, 1979) наблюдали за размножающимися парами ($n=10$) в небольших лабораторных клетках размером $48 \times 27 \times 13$ см, при этом в качестве гнездового материала зверькам предлагали хлопковую вату. Число детенышей у каждой пары сокращали до трех. Наблюдения проводили на 9-й и 10-й день после рождения детенышей в течение 30 мин (1800 сек) и регистрировали такие показатели родительского поведения, как время нахождения в гнезде и вылизывания детенышей, а также манипуляции с гнездовым материалом. Результаты наблюдений суммированы в табл. 2.4.3.

Таблица 2.4.3

Оценки родительского поведения ($M \pm m$) самок и самцов калифорнийской полевки, *Microtus californicus*, при содержании в небольших лабораторных клетках (по: Hartung, Dewsbury, 1979)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Нахождение в гнезде (время, с)	1086 ± 124	1171 ± 115
Вылизывание детенышей (время, с)	70 ± 14	68 ± 15
Частота затаскивания детенышей в гнездо	1.9 ± 0.7	2.5 ± 0.8
Частота манипуляций с гнездовым материалом	5.0 ± 1.6	3.5 ± 1.3

Судя по приведенным цифрам, самцы калифорнийской полевки ничем не уступали самкам в выполнении своих родительских обязанностей (конечно, кроме кормления детенышей молоком). Интерпретировать результаты этих наблюдений сложно, но поскольку ряд авторов указывает на семейно-групповой образ жизни данного вида, нельзя полностью исключать того, что в естественных условиях самцы калифорнийской полевки действительно могут участвовать в воспитании потомства.

Степная пеструшка, *Lagurus lagurus*, распространена в степной и лесостепной зонах Восточной Европы (к востоку от Днепра), Казахстана, Запад-

ной и Восточной Сибири, Монголии и Северо-Восточного Китая. В условиях Западного Казахстана размножение этого вида происходит круглый год (Шевченко, 1963), и взрослые самки приносят до 6 выводков (Соколов, 1977). Наибольшее количество самок участвует в размножении весной и осенью, при этом среднее число эмбрионов варьирует от 3.0 (в зимние месяцы) до 8.5 (весной). Таким образом, число детенышей в зимних выводках относительно невелико (Крыльцов, 1955; Шевченко, 1963). По данным разных авторов, для степной пеструшки характерна как сумеречная и ночная, так и круглосуточная активность (Шевченко, 1962).

Образ жизни степной пеструшки изучен слабо. Полагают, что у этого вида существуют моногамные семейные группировки, структура и пространственное положение которых меняется по сезонам года, а также в зависимости от плотности населения и фазы популяционного цикла (Малькова, Пальчех, 2003; Кокенова и др., 2004). Согласно исследованию, проведенному в Северном Казахстане (Крыльцов, 1955), в сентябре в гнездах находили взрослых самок вместе с полувзрослыми сеголетками, которые по своим размерам лишь немногим уступали взрослым особям. В таких группировках полувзрослые зверьки не расселялись даже в том случае, если у взрослой самки были детеныши из младших выводков. В октябре число подобных группировок продолжало увеличиваться, и как полагает автор этого исследования, зимой практически все особи находились в составе семейных групп (Крыльцов, 1955).

Каждая семейная группа занимает отдельную нору с прилегающим участком площадью до 8 м² и подземными коммуникациями, общая длина которых достигает 28 м (Шевченко, 1962). Изолированные норы чаще встречаются на плотном грунте. На участках с песчаной почвой соседние норы нередко соединяются между собой подземными ходами, так что образуются значительные по величине колонии, площадь которых достигает 0.25 га (рис. 2.4.28).

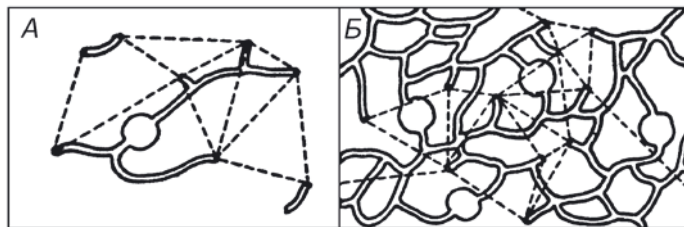


Рис. 2.4.28. Схема строения нор степной пеструшки, *Lagurus lagurus*, в плотных суглинках полупустынной зоны (А) и в загумированных песках пустынной зоны (Б); пунктиром показаны тропы между выходными отверстиями (по: Шевченко, 1962).

Если растительность высыхает, зверьки меняют участки обитания, переселяясь в более кормные биотопы. Кроме кормовых миграций отмечены

массовые переселения при неблагоприятных погодных условиях. Они чаще происходят в конце зимы или начале весны (Шевченко, 1962).

Поведение степной пеструшки изучали только в лабораторных условиях. В одном из исследований проводили наблюдения за семейными парами, помещенными в стеклянные аквариумы размером 65×40×50 см, разделенные на две половины съемной перегородкой (Литвинов, 1983). Через трое суток из каждой пары отсаживали самца или самку, и перегородку убирали. Если в этой ситуации агрессивных контактов не было, то взаимодействия ограничивались обнюхиванием партнера, и впоследствии зверьки могли скучиваться в одном гнезде. Если же особи были агрессивными, у них после взаимного обнюхивания отмечали схватки и преследования (в особенности у самцов). Однако самцы избегали преследовать партнера на его территории. Это дает основание полагать, что для степной пеструшки характерно территориальное поведение с охраной гнездовой норы.

В экспериментах по парному ссаживанию особей на “нейтральной территории” в возрасте от 12 дней до 5 месяцев (Кокенова и др., 2004) установлено, что частота интеграционных взаимодействий (назо-назальные, назо-генитальные контакты, скучивание, груминг, налезание на партнера) с возрастом снижается как у самцов, так и у самок, а частота агрессивных взаимодействий, напротив, увеличивается. Последнее обстоятельство, однако, выявлено лишь в тестах парного ссаживания самцов, у самок же с возрастом повышается частота элементов ритуализованного агонистического поведения (выпады, замирание, избегание контактов).

Слабо выраженный половой диморфизм в размерах тела, предпочтение постоянного полового партнера и участие самцов в заботе о потомстве свидетельствуют в пользу существования моногамных семейных групп у этого вида (Кокенова, 2007).

Родительское поведение степной пеструшки изучали в лабораторных условиях (Громов, 2010). Под наблюдением находились зверьки 7-8-го поколения, родившиеся в неволе от производителей, отловленных в Новосибирской области. Для исследования отобрали 10 пар, составленных из особей в возрасте 3-4 месяцев с минимальной степенью родства (взятых из разных семейных групп) и ранее не приносивших потомства. Пары содержали в пластиковых клетках размером 60×35×20 см с древесными опилками и деревянными гнездовыми домиками. В каждой паре самец находился с самкой на протяжении всей беременности.

Подготовку к наблюдениям и собственно наблюдения проводили в летние месяцы (июнь-август). Для наблюдений использовали аквариумы размером 60×30×35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 15×12×8 см с прозрачным верхом из плексигласа. Дно аквариумов засыпали тонким слоем (2-3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовые камеры закладывали древесную стружку. Семейные пары перемещали из пластиковых клеток в подготовленные для наблюдений аквариумы за 7-10 дней до наступления родов. Это позволяло зверькам заранее адаптироваться к условиям наблюдений. Все пары успешно размножались, и число

выкормленных детенышей в выводках варьировало от 2 до 7 (в среднем 3.9).

Для наблюдений за парами, выкармливающими детенышей, использовали ранее разработанную и частично модифицированную методику (Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Громов, 2007). В соответствии с этой методикой период наблюдений, начинающийся со 2-го дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 20 дней, разделили на четыре пятидневки: 2-6-й, 7-11-й, 12-16-й и 17-21-й дни. Наблюдения проводили в вечернее время в течение 1 часа с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз (в сумме 3 ч), а общее время наблюдений за каждой парой составляло 12 часов. Наряду с прямыми наблюдениями проводили видеосъемку. Это давало возможность не беспокоить особенно пугливых зверьков. Во время прямых наблюдений (и при воспроизведении видеозаписи) с помощью секундомеров фиксировали суммарное время нахождения взрослых особей в гнезде (с точностью до 1 мин) и продолжительность чистки (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с). Регистрировали также доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо и число манипуляций с гнездовым материалом. Данные, полученные за каждую из четырех пятидневок, усредняли.

Прямая забота о потомстве. Находясь в гнезде, "насиживая" детенышей и скупиваясь с ними, семейная пара согревает потомство и обеспечивает ему необходимый уровень тактильной стимуляции, поэтому общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) в расчете на 1 ч наблюдений служит важной количественной характеристикой прямой родительской заботы.

Таблица 2.4.4

Усредненные показатели родительской заботы самок и самцов степной пеструшки *Lagurus lagurus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений) с оценкой различий (p)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы	p^*
Общее время нахождения в гнезде (мин)	47.1 \pm 1.2	55.6 \pm 1.0	0.005
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	3.4 \pm 0.9	12.1 \pm 1.2	0.008
Чистка (вылизывание) детенышей (с)	85 \pm 13	18 \pm 2	0.008
Число манипуляций с подстилкой	8.8 \pm 1.2	5.6 \pm 1.4	0.097
Частота доставки гнездового материала	12.6 \pm 2.2	3.3 \pm 1.5	0.028

* Wilcoxon matched pairs test

В таблице 2.4.4 и на рис. 2.4.29, А приведены соответствующие количественные данные, свидетельствующие о существовании половых различий по показателю ОВНГ (при усреднении данных за весь период наблюдений), при этом самцы проводили в гнезде достоверно больше времени, чем самки. Следует особо подчеркнуть, что на протяжении всего периода наблюдений этот показатель у самок и, особенно, самцов практически не снижался.

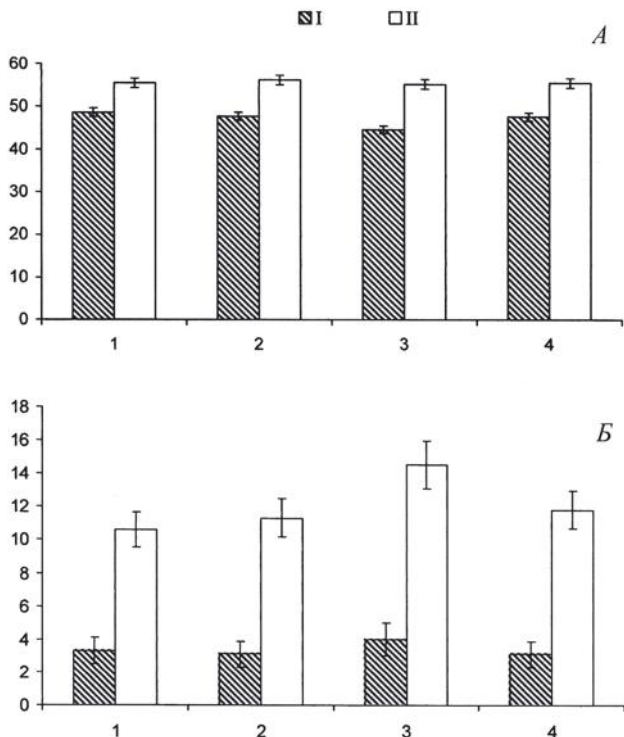


Рис. 2.4.29. Общее время нахождения в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у степной пеструшки, *Lagurus lagurus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений). I – самки, II – самцы; вертикальная шкала – время, мин; 1-4 – номера пятидневок.

Существенные половые различия обнаружены и по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (табл. 2.4.4, рис. 2.4.29, Б), при этом самцы оставались в гнезде значительно дольше, чем самки.

В течение 1-й и 2-й пятидневок детеныши оставались в гнезде одни в среднем около 1 мин за 1 час наблюдений (рис. 2.4.30, А), а в течение следующих двух пятидневок – около 2 мин за 1 час наблюдений, однако эти различия статистически недостоверны.

Выявлены существенные половые различия, связанные с продолжительностью груминга (вылизывания) детенышей, при этом самки уделяли чистке детенышей значительно больше времени, чем самцы. Продолжительность чистки детенышей самками была максимальной в 1-ой пятидневке (в среднем 132 ± 19 с за 1 ч), а к концу наблюдений значительно сократилась (в среднем 28 ± 9 с за 1 ч, рис. 2.4.30, Б). Продолжительность чистки дете-

нышей самцами на протяжении всего периода наблюдений варьировала слабо.

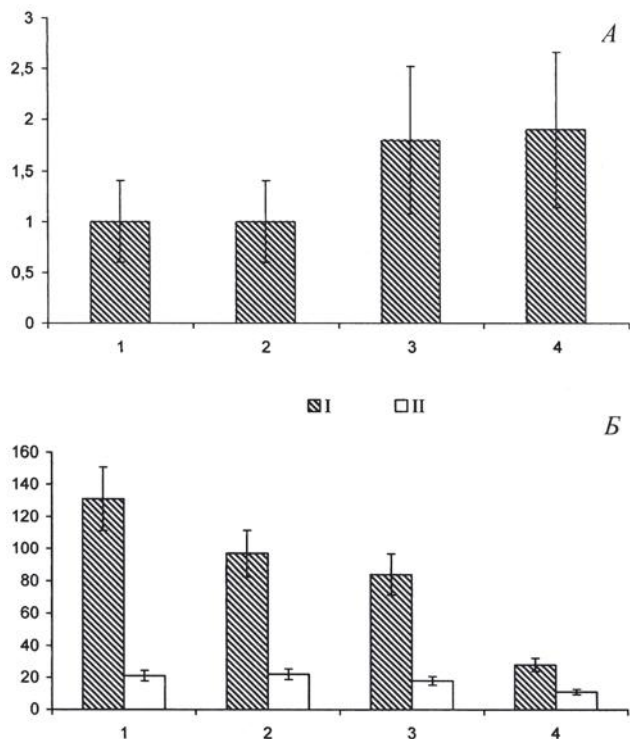


Рис. 2.4.30. Суммарная продолжительность: *A* – периодов, в течение которых детеныши остаются в гнезде одни, и *B* – чисток (вылизывания) детенышей; вертикальная шкала для *B* – время, с; остальные обозначения как на рис. 2.4.29.

Косвенная забота о потомстве. Манипуляции с подстилкой в гнезде (МПГ) регулярно отмечали и у самок, и у самцов на протяжении всего периода наблюдений (рис. 2.4.31, *A*). Чаще всего наблюдали рыхление подстилки и – изредка – перекладывание отдельных частиц подстилочного материала в гнезде с места на место. Достоверных половых различий в показателе МПГ при сравнении данных, усредненных за весь период наблюдений, не обнаружено.

Доставку гнездового материала (древесной стружки) также регистрировали на протяжении всего периода наблюдений (рис. 2.4.31, *B*). Половые различия оказались достоверными при сравнении средних величин (табл. 2.4.4) за весь период наблюдений.

Доставку корма в гнездо отмечали относительно редко, при этом у самок эта форма поведения зарегистрирована в 14 случаях, а у самцов – лишь в 3

эпизодах. Обычно и взрослые особи, и детеныши, начинающие выходить из гнезда в возрасте 11-12 дней, кормились овощами и зерном вне пределов гнездовой камеры.

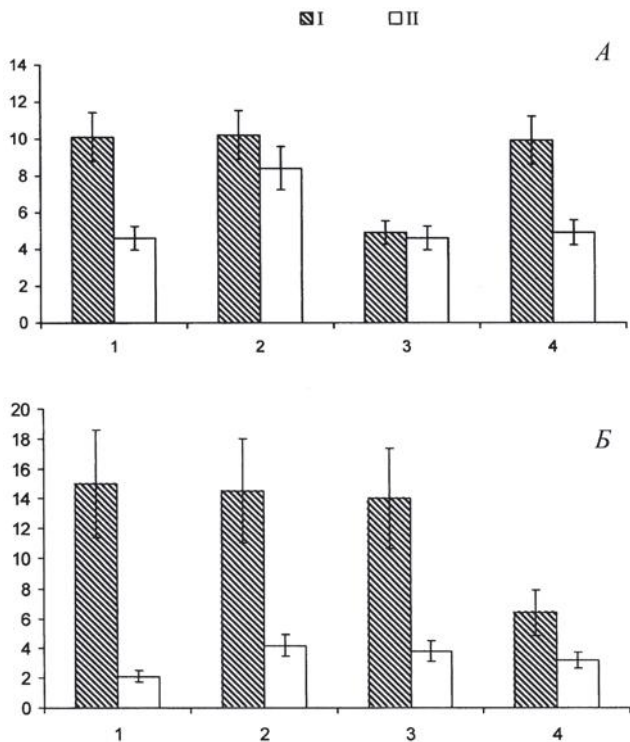


Рис. 2.4.31. Доставка гнездового материала (А) и манипуляции с гнездовым материалом (Б) у самок (I) и самцов (II) степной пеструшки, *Lagurus lagurus*, ($M \pm m$, число за 1 ч наблюдений); 1-4 – номера пятидневок).

В целом можно констатировать, что по такому показателю, как время нахождения в гнезде с детенышами, самцы степной пеструшки в определенной степени превосходят самок, но по продолжительности груминга (вылизывания) детенышей и показателям косвенной заботы о потомстве они значительно уступают особям другого пола.

Корреляционный анализ не выявил статистически достоверной зависимости между числом детенышей в выводках и количественными показателями, характеризующими родительское поведение взрослых особей: коэффициент корреляции Спирмена $-0.42 < R < 0.53$, $0.142 < p < 0.954$. Иными словами, характеристики родительского поведения самок и самцов существенно не меняются при увеличении числа детенышей в выводке.

Итак, в лабораторных условиях при наличии выбора из двух гнездовых камер самцы и самки степной пеструшки, составляющие семейную пару, предпочитали находиться в одном гнезде с детенышами. Однако наши наблюдения свидетельствуют, что после кратковременного отсаживания самца от самки между партнерами могут возникать агонистические конфликты. Нередко обостряются отношения между взрослым самцом и подростками детенышами, особенно молодыми самцами, в результате чего отмечается гибель некоторых молодых зверьков. Можно ожидать, что в естественных условиях молодняк выселяется из родительской норы в период наступления половой зрелости, а возможно – и ранее, не дожидаясь обострения отношений с взрослыми особями. Вместе с тем, полевые данные указывают на существование в поселениях степной пеструшки сложных семейных групп с разновозрастными детенышами (Кокенова, 2007). Противоречивость этих сведений объясняется, по-видимому, недостатком наблюдений за семейными группами в полевых условиях или хотя бы в вольерах, которые крайне необходимы для полноты суждений о социальной организации этого вида.

Наблюдения за семейными парами показывают, что оба родителя проявляют активную заботу о потомстве, выражающуюся, прежде всего, в скучивании с детенышами. По показателю ОВНГ самцы степной пеструшки превосходят даже самок. Не менее важная форма проявления родительской заботы – регулярное вылизывание детенышей. В этом отношении самцы существенно уступают самкам, однако совместные действия пары взрослых особей дают высокий суммарный эффект, отсутствующий у так называемых одиночных видов (тип I), у которых о потомстве заботятся только самки.

Корреляционный анализ показал, что характеристики родительского поведения самцов и самок степной пеструшки не зависят от числа детенышей в выводках. Это относится как к прямой, так и к косвенной заботе о потомстве. Иными словами, число детенышей в выводке не является ключевым фактором, определяющим степень выраженности родительского поведения. Такая же закономерность обнаружена у полевки Гюнтера (Libhaber, Eilam, 2004).

Общая закономерность в родительском поведении всех без исключения видов грызунов проявляется в том, что время, затрачиваемое на вылизывание детенышей, сокращается по мере их взросления. Снижение временных затрат объясняется, прежде всего, физиологическими факторами: подростки детеныши в меньшей степени нуждаются в подобной стимуляции со стороны взрослых особей, поскольку в определенном возрасте (у полевок – 10-12 дней) они начинают ухаживать за собой самостоятельно. Вместе с тем, у видов с семейно-групповым образом жизни взрослые особи регулярно чистят (вылизывают) и повзрослевших детенышей. Такой груминг выполняет не гигиеническую, а социальную функцию.

Снижение временных затрат по мере подрастания детенышей характерно и для косвенной заботы о потомстве, связанной с обустройством гнезда. Такой временной тренд обнаруживается у многих видов грызунов, причем независимо от их образа жизни, с одной лишь поправкой: если у самок от-

мечается послеродовой эструс, и второй выводок рождается в конце периода выкармливания первого, то их активность, связанная с обустройством гнезда, в конце последней пятидневки не только не снижается, но, напротив, существенно возрастает (Smorkatcheva, 2003). Степная пеструшка среди изученных видов и в том отношении стоит особняком: доставку гнездового материала самками, а также манипуляции с подстилкой у самцов отмечали на протяжении всего периода выкармливания детенышей без существенных изменений в уровне активности взрослых особей. Приемлемого объяснения этому феномену пока не найдено.

Лемминговая пеструшка, *Lemmiscus curtatus*, распространена в северных районах США и на юге Канады. Сведения о пространственно-этологической структуре популяций этого вида отсутствуют, а наблюдения в неволе во многом противоречивы. По одним данным (James, Booth, 1954, цит. по Hofmann et al., 1989), в лабораторных условиях кормящая самка изгоняет самца из своего гнезда, и последний, если проникает в гнездо в отсутствие самки, убивает детенышей. Имеются также указания на то, что в неволе две кормящие самки могут уживаться в одном гнезде и совместно ухаживать за детенышами (Maser et al., 1974, цит. по Hofmann et al., 1989). Полевые исследования указывают на то, что лемминговые пеструшки могут жить парами (Mulligan, Keller, 1984, цит. по Hofmann et al., 1989).

Таблица 2.4.5

Усредненные показатели родительской заботы самок и самцов лемминговой пеструшки *Lemmiscus curtatus* (M ± m, за 45 мин наблюдений) (по: Hofmann et al., 1989)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Общее время нахождения в гнезде (мин)	32.9 ± 0.6	30.9 ± 0.8
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	10.0 ± 0.6	7.8 ± 0.5
Частота чистки детенышей	1.1 ± 0.1	0.3 ± 0.1
Частота затаскивания детенышей в гнездо	0.1 ± 0.1	0
Частота доставки гнездового материала	0.9 ± 0.1	0.2 ± 0.1

Родительское поведение лемминговой пеструшки изучали в небольшой выгородке размером 1.3 × 2.6 м, разделенной деревянными перегородками высотой 20 см на три секции (Hofmann et al., 1989). В перегородках были сделаны отверстия диаметром 3 см. На дне выгородки находился слой древесных опилок толщиной 3 см, прикрытых сверху тонким слоем соломы. Под наблюдением находились особи (всего 7 пар) из лабораторной популяции, основателями которой были зверьки, отловленные в природе (в штате Юта) семью годами ранее. До начала наблюдений все пары принесли по одному выводку. Каждую пару помещали в выгородку за несколько дней до рождения детенышей. Наблюдения проводили снизу, через прозрачное

днище, с 1-го по 25-й день после рождения детенышей дважды (утром и вечером) по 45 мин. Результаты наблюдений суммированы в таблице 2.4.5.

Во всех семи находившихся под наблюдением парах самцы с самками занимали одно общее гнездо на протяжении всего периода наблюдений. Гнездо представляло собой холмик их древесной стружки и соломы (диаметром около 40 см) с внутренней полостью. Время нахождения в гнезде с детенышами у самок и самцов было приблизительно одинаковым, но самки были гораздо более активными в чистке детенышей и строительстве гнезда по сравнению с самцами (табл. 2.4.5). Активность родителей, связанная с чисткой детенышей, падала по мере их взросления, и к концу наблюдения эта форма родительского поведения отмечалась очень редко (рис. 2.4.32).

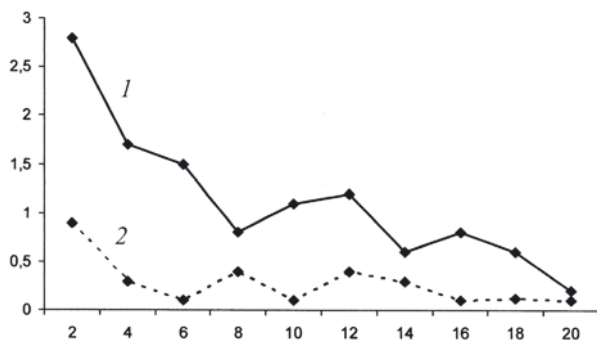


Рис. 2.4.32. Динамика родительского поведения лемминговой пеструшки, *Lemmys curtatus*, связанного с вылизыванием детенышей; 1 – самка, 2 – самец; вертикальная шкала – частота событий; по горизонтали – возраст детенышей, дни (по: Hofmann et al., 1989, с изменениями).

Следует отметить, что подросшие детеныши не покидали гнезда после рождения очередного выводка.

Результаты проведенных наблюдений согласуются с данными полевых исследований, указывающими на то, что лемминговые пеструшки живут парами и семейными группами.

Иглистая мышь, *Acomys cahirinus*, распространена в Передней Азии, Саудовской Аравии и на севере африканского континента. Пространственно-этологическая структура популяций этого вида не изучена, но данные, основанные на наблюдениях в лабораторных условиях, свидетельствуют о признаках семейно-группового образа жизни и возможности коммунального размножения. В частности, установлено, что самцы занимают общие гнезда с беременными самками и даже помогают на последнем при родах, хватывая резцами и вылизывая появляющихся на свет новорожденных (Dieterlen, 1962). К уникальным особенностям раннего развития *A. cahirinus* как представителя мышевидных грызунов относится то, что детеныши этого вида рождаются вполне зрелыми и способными самостоятельно передви-

гаться, поэтому они зависят от родителей в меньшей степени, чем у других мышевидных грызунов, за исключением еще одного, родственного вида – *A. russatus* (Dieterlen, 1962; Porter, Doane, 1978; Porter et al., 1980).

Материнское поведение *A. cahirinus* изучали в лабораторных условиях (Porter, Doane, 1978), однако это исследование оказалось малоинформативным из-за невозможности сравнения с другими видами. Под наблюдением находились пары самок с новорожденными детенышами, которых содержали в выгородках размером 90×90×60 см. Во время экспериментов каждую самку с выводком предварительно помещали в один из отсеков специальной металлической клетки размером 66×46×20 см, разделенной перегородкой с отверстием на две половины. В этом (“жилком”) отсеке находились подстилочный материал и корм. За 1 час до тестирования детенышей отнимали от самки и перемещали в жилую клетку, а во время тестирования в свободный отсек металлической клетки помещали двух детенышей – своего и чужого. Далее регистрировали время, которое требовалось самке, чтобы занести обоих детенышей в “жилой” отсек. Тестирование показало, что 17 из 24 находившихся под наблюдением самок успешно справились с этой задачей. Чтобы перенести собственного детеныша в “жилой” отсек, самкам требовалось в среднем 238 с, а чужого – 304 с (различия статистически недостоверны). Наблюдения за парами кормящих самок показали, что одна из них становилась доминирующей, а другая – подчиненной. Доминирующие самки кормили детенышей (и своих, и чужих) чаще, чем подчиненные. Таким образом, в лабораторных условиях самки игlistой мыши практически одинаково заботились как о своем, так и о чужом потомстве.

Цель другого исследования, проведенного более четверти века назад (Wheeler-Makin, Porter, 1984), заключалась в том, чтобы изучить родительское поведение самцов игlistой мыши и влияние самок на это поведение. Под наблюдением находились 10 пар, которых содержали в стеклянных террариумах размером 50×25×30 см, в которые в качестве подстилки закладывали жмых сахарного тростника. Наблюдения проводили с 1-го по 23-й день после рождения детенышей, т. е. до окончания периода молочного вскармливания (Doane, 1978, цит по Wheeler-Makin, Porter, 1984). Число детенышей в выводках сокращали до двух. Ежедневно 8 раз, с интервалом не менее 30 мин, обследовали все террариумы и регистрировали контакты самцов с детенышами, в том числе “насиживание”. После первых четырех проверок самок отсаживали, а самцов оставляли наедине с детенышами. После последней, 8-й проверки, самок возвращали в террариумы.

Наблюдения показали, что самцы игlistой мыши толерантны к своему потомству и проявляют родительскую заботу. На протяжении всего периода наблюдений лишь в одном случае зарегистрирована агрессивная реакция самца на собственного детеныша. Самцы регулярно контактировали с детенышами, в том числе “насиживали” их, принимая типичную позу кифоза, однако “насиживание” отмечено преимущественно в отсутствие самки. На рис. 2.4.33 показана динамика изменений соответствующего поведения самцов.

Следует отметить, что в отсутствие самок самцы “насиживали” детенышей существенно дольше, компенсируя, таким образом, недостаток материнского внимания. Более того, отсутствовала тенденция заметного снижения этого показателя по мере подрастания детенышей.

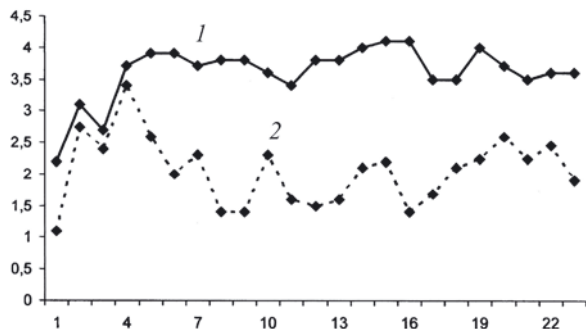


Рис. 2.4.33. Динамика родительского поведения самцов икстовой мыши, *Acomys cahirinus*, связанного с “насиживанием” детенышей в отсутствие самки (1) и в ее присутствии (2); вертикальная шкала – частота регистраций; по горизонтали – возраст детенышей, дни (по: Wheeler-Makin, Porter, 1984, с изменениями).

В следующей серии экспериментов изучали поведение самцов по отношению к собственным и чужим детенышам. С этой целью семейные группы с выводками содержали в пластиковых клетках размером 47×25×15 см. На 2-й день после родов самок с выводками отсаживали, оставляя самцов одних. Затем к каждому самцу в клетку подкладывали одного своего и одного чужого детеныша, размещая их в разных углах клетки, а затем в течение 5 мин регистрировали действия самца. Эксперименты показали, что самцы находились рядом со своими детенышами в среднем 20,3 с, а рядом с чужими – 45,5 с, т.е. значительно дольше. Это свидетельствует о способности самцов отличать собственных детенышей от чужих.

В другой серии экспериментов на 2, 9, 16 и 23-й дни после рождения детенышей в клетку к каждому самцу подкладывали либо двух собственных детенышей, либо одного своего и одного чужого и, так же, как в предыдущей серии экспериментов, в течение 5 мин регистрировали действия самцов. Эксперименты показали, что самцы дольше обнюхивали и вылизывали детенышей в том случае, если один из них был свой, а другой – чужой (рис. 2.4.34). Показатели родительской заботы самцов заметно возрастали со 2-го по 9-й дни жизни детенышей. Повышенный уровень родительской заботы у самцов по отношению к чужим детенышам авторы (Wheeler-Makin, Porter, 1984) объясняют влиянием незнакомых стимулов, источником которых были чужие детеныши.

Экспериментально также доказано, что родительский опыт играет важную роль в формировании отцовского поведения: неопытные самцы агрес-

сивно реагировали на чужих детенышей, а опытные демонстрировали по отношению к ним отцовское поведение (Wheeler-Makin, Porter, 1984).

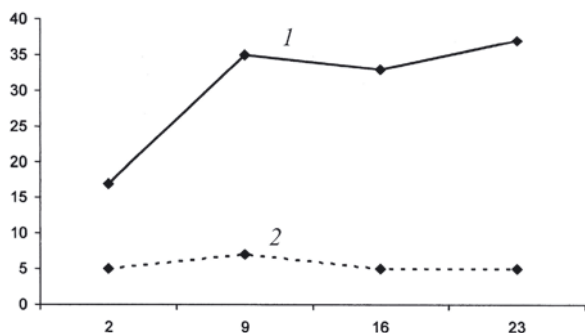


Рис. 2.4.34. Средняя продолжительность вылизывания детенышей самцами игольной мыши, *Acomys cahirinus*; 1 – чужие детеныши, 2 – собственные детеныши; вертикальная шкала – время, с; по горизонтали – возраст детенышей, дни (по: Wheeler-Makin, Porter, 1984, с изменениями).

В целом можно заключить, что самцы игольной мыши проявляют относительно высокий уровень родительской заботы и играют заметную роль в воспитании потомства.

Гренландский лемминг, *Dicrostonyx groenlandicus*, распространен в тундровой и лесотундровой зонах на островах Арктического бассейна, на севере Канады и в Гренландии. Популяции к западу от залива Гудзон выделяют в отдельный вид *Dicrostonyx richardsoni* (Shilton, Brooks, 1989). Для гренландского лемминга характерны значительные колебания численности по годам (Krebs, 1964), подснежное размножение (Malcolm, Brooks, 1985), а также инфантицид, распространенный и среди самцов, и среди самок (Mallory, Brooks, 1978, 1980). Взрослые самки приносят за сезон 2-3 помета, в которых может быть от 4 до 12 детенышей, а в среднем – 6.7 (Mallory, Brooks, 1978). По окончании периода молочного вскармливания (на 16-17-й день) самка оставляет потомство в старой норе и переселяется в другую, расположенную от прежней на значительном расстоянии (50-200 м), где у нее рождается следующий выводок (Brooks, Banks, 1971). Молодые особи около 10 дней остаются в старой материнской норе, а затем расселяются; половозрелыми они становятся в возрасте 8-10 недель (Brooks, 1993, цит. по Predavec, Krebs, 2000; Negus, Berger, 1998). В неволе самцы проявляют заботу о потомстве, хотя в природе, как полагают некоторые авторы (Brooks, Banks, 1973; Rogers, Lewis, 1986), это маловероятно.

Исследование пространственной структуры поселений гренландского лемминга, проведенное в 1968-1970 гг. в Канаде с использованием радиотелетметрии (Brooks, Banks, 1971), показало, что взрослые самки до спариваний с самцами и в течение первых двух недель беременности занимали уча-

стки обитания площадью в среднем 0.16 га ($n=8$). На последних стадиях беременности размеры участков обитания самок сокращались в несколько раз – в среднем до 0.02 га. Самцы занимали значительно более крупные участки обитания, площадь которых составляла в среднем 2.03 га ($n=16$). Размеры участков самцов в значительной степени зависели от локальной плотности населения и существенно уменьшались в поселениях с высокой численностью.

У самцов не выявлено одного общего центра активности, и они широко перемещались в пределах своих участков обитания, посещая гнездовые норы самок. На участках самок самцы могли оставаться в течение 1-2 дней (Brooks, Banks, 1971).

Более крупные участки обитания обнаружены у взрослых особей в одном из поселений на северо-западе Канады (Rodgers, Lewis, 1986): у самцов их средняя площадь составляла 4.05 га ($n=19$), у самок – 1.81 га ($n=14$). Доля взаимного перекрытия участков взрослых самцов в летний период составляла в среднем 32-43%, тогда как у взрослых самок была на порядок ниже – 3.2-5.0% (Predavec, Krebs, 2000; Schmidt et al., 2002). Отмечена парадоксальная особенность: крупные самцы занимали участки обитания гораздо меньшей площади (в среднем 480 м²), чем мелкие – в среднем 6680 м² (Schmidt et al., 2002). Таким образом, самцы в популяциях гренландского лемминга занимают значительно более крупные участки обитания в сравнении с самками.

Более позднее исследование, проведенное 1995 г. на северо-западе Канады с использованием методики повторных отловов на участке местности площадью 7.3 га, а также с помощью радиотелеметрии (Predavec, Krebs, 2000), позволило составить более полное представление о пространственной структуре поселений этого вида. Исследование показало, что взрослые самцы практически одинаково активны на всей площади своих участков обитания, тогда как активность самок сосредоточена вблизи одной или двух гнездовых нор (рис. 2.4.35).

Самки редко меняют гнездовые норы, тогда как самцы одновременно используют несколько нор и постоянно перемещаются от одной норы к другой. Периодически они остаются в норе какой-либо самки, но недолго – до 8 часов. Несмотря на взаимное перекрытие участков обитания, самцы-соседи никогда не занимают одни и тех же норы.

Прямые наблюдения и данные радиотелеметрии свидетельствуют, что размножающиеся самки охраняют свои участки от других особей того же пола, тогда как у самцов территориальное поведение не выражено (Predavec, Krebs, 2000).

Исследование, проведенное на северо-западе Канады с использованием радиотелеметрии (Blackburn et al., 1998), показало, что в условиях высокой плотности населения у сеголеток может отмечаться длительная отсрочка расселения, сопровождающаяся задержкой полового созревания.

Наблюдения за пятью искусственными группировками, в состав которых входили по 4 самца, помещенных в вольеру площадью 25.5 м² (Bowen,

Brooks, 1978) показали, что для особей этого пола характерны преимущественно агонистические взаимодействия.

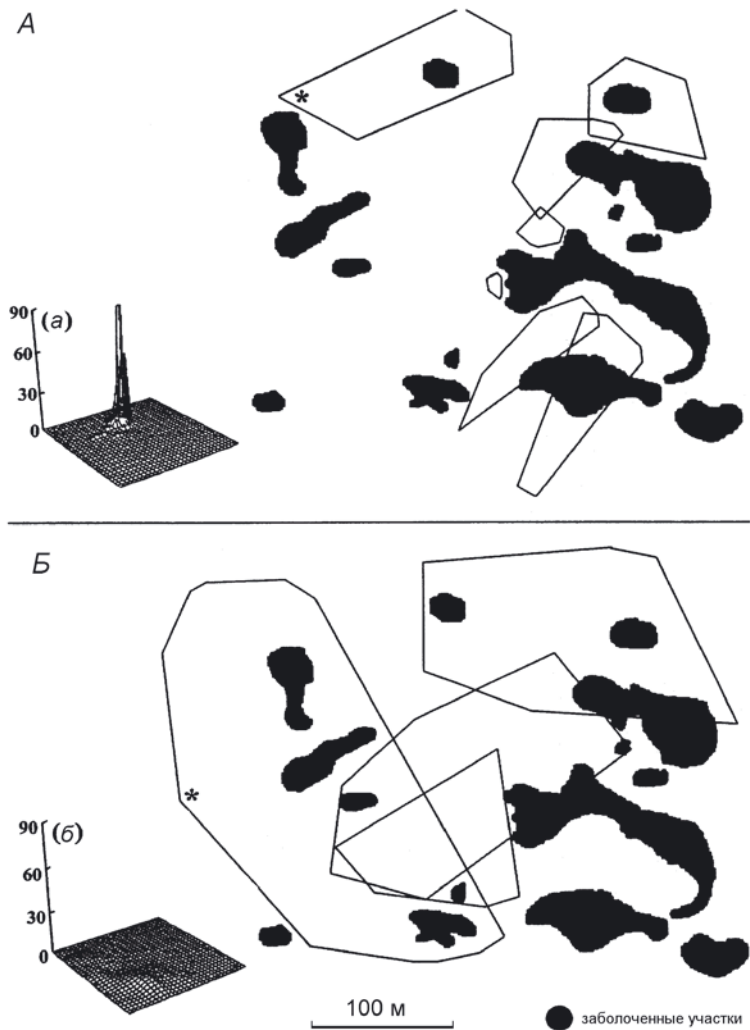


Рис. 2.4.35. Участки обитания (*minimum convex polygons*) семи самок (А) и четырех самцов (Б) гренландского лемминга, *Dicrostonyx groenlandicus*, на одном из участков наблюдений на северо-западе Канады. Звездочкой отмечены участки обитания особей, показанные слева в виде трехмерных проекций (а и б), отражающих их активность: высота графа пропорциональна числу регистраций в разных локусах (по: Predavec, Krebs, 2000, с изменениями).

Среди основных элементов поведения отмечены атаки и преследования (32%), защитные стойки и боксирование (40%), а также избегание контактов

(23%). Другие элементы поведения (в основном, подходы к партнеру) составляли 5% от их общего числа ($n=530$). Во всех пяти группировках установилась иерархия доминирования: доминант—субдоминант—два подчиненных самца. Доминант в каждой группировке отличался наибольшей агрессивностью и почти не имел ран, полученных в схватках с другими самцами, тогда как у каждого из подчиненных самцов обнаруживалось множество покусов (Bowen, Brooks, 1978). Результаты этих экспериментов трудно соотнести с данными, полученными при наблюдениях в естественных поселениях, поскольку размеры вольеры не сопоставимы с размерами участков обитания самцов в природе.

Существует мнение, что для гренландского лемминга характерен семейно-групповой образ жизни (Shilton, Brooks, 1989). Наблюдения в неволе также свидетельствуют, что между самцом и самкой в семейной группе поддерживается относительно прочная социальная связь (Орлов, 1976). Во взаимодействиях между половыми партнерами отмечены преимущественно миролюбивые акты, в том числе взаимные чистки. Самец находился с самкой в одном гнезде до момента рождения детенышей, а иногда и дольше. После рождения второго выводка молодые зверьки из первого выводка проявляли заботу о новорожденных.

Если к самке с детенышами подсаживали незнакомого самца, она его непрерывно атаковала. Если же атаки прекращались, самец убивал детенышей и через некоторое время спаривался с самкой. В тех случаях, когда к самке подсаживали самца своей пары, предварительного удаленного из клетки на несколько дней, реакция самки поначалу также была агрессивной, но после взаимного обнюхивания оба зверька уходили в гнездо, где самец помогал самке ухаживать за детенышами (Mallory, Brooks, 1978).

В одном из исследований (Shilton, Brooks, 1989) особое внимание было уделено изучению родительского поведения самцов в лабораторных условиях. Под наблюдением находились особи 1-3-го поколения, рожденные в неволе от производителей, отловленных в природе. Зверьков содержали парами в пластиковых клетках размером 48×20×16 см. В качестве подстилки использовали кукурузную солому и вату. В выводках оставляли от одного до трех детенышей. Всего в эксперименте использовано 36 выводков (по 9 выводков в каждой из четырех экспериментальных групп). В двух группах детеныши всегда оставались с матерью, но в одной из этих групп самцов удалили в первый же день после родов. В двух других группах самок изолировали от детенышей на 4 ч дважды в день, с перерывом на 2-4 ч. В одной из этих групп самцы также отсутствовали с первого дня после родов. Наблюдения продолжались, пока детенышам не исполнилось 17 дней (в этом возрасте самки прекращают кормить их молоком).

Наблюдения за экспериментальными группами проводили 3 раза в неделю, в соответствии с ранее разработанной методикой (Elwood, 1975). В каждый из этих дней трижды в течение 5 мин с интервалом 15 с регистрировали поведение взрослых особей: нахождение в гнезде, чистку (вылизывание) детенышей, обустройство гнезда (доставку гнездового материала и манипу-

ляции с подстилкой), а также контакты взрослых особей с детенышами вне гнезда. Общее число регистраций за 5 мин равнялось 20, а за три таких периода – соответственно, 60. Общее число дней наблюдений за каждой группой на первом этапе исследования варьировало от 7 до 9.

Наблюдения показали, что существенных половых различий ни в прямой, ни в косвенной заботе о потомстве у гренландского лемминга в экспериментальных условиях не обнаруживается (рис. 2.4.36).

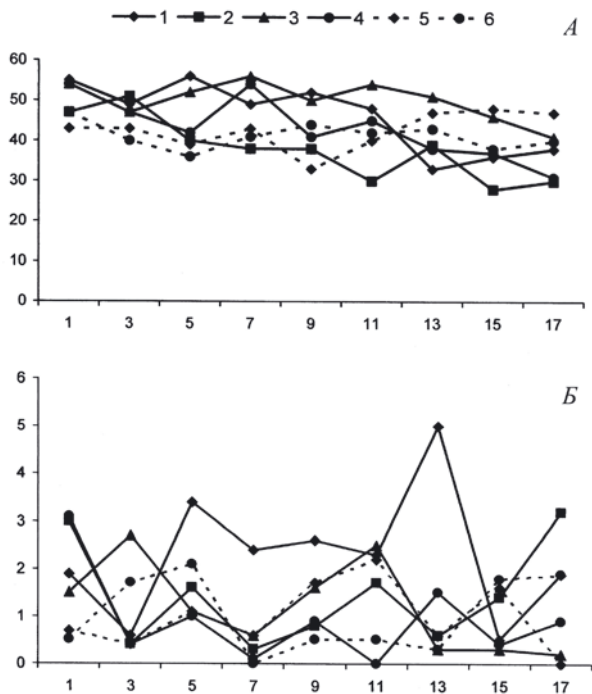


Рис. 2.4.36. Динамика показателей родительского поведения самок и самцов гренландского лемминга, *Dicrostonyx groenlandicus*, связанного с нахождением в гнезде (А) и обустройством гнезда (Б); 1-4 – показатели поведения самок в четырех экспериментальных группах, 5-6 – показатели поведения самцов; вертикальная шкала – число регистраций; по горизонтали – возраст детенышей, дни (по: Shilton, Brooks, 1989).

Графики на рис. 2.4.36, А свидетельствуют, что время нахождения самок в гнезде несколько сократилось к концу наблюдений, но у самцов подобный временной тренд отсутствовал. Существенных различий в поведении самок и самцов в разных экспериментальных группах также не обнаружено. Это, в частности, указывает на то, что родительское поведение особей обоего пола слабо зависит от присутствия партнера. Незначительное снижение показателей заботы о потомстве по мере подрастания детенышей или отсутствие такового говорит в пользу относительной прочности социальных связей

между родителями и детенышами, и это характерно именно для видов с семейно-групповым образом жизни. Вместе с тем, как показало исследование, присутствие самцов не имело четко выраженного положительного влияния на темпы роста детенышей, температуру их тела, развитие терморегуляции и поведенческих реакций. Однако, как признают авторы исследования (Shilton, Brooks, 1989), это могло быть результатом содержания зверьков в лабораторных условиях при средней температуре 21°C. В холодных условиях Арктики присутствие самца может иметь гораздо более выраженное влияние на рост и развитие детенышей.

Присутствие самца может быть также важным и для выживания детенышей благодаря охране гнезда от других особей своего вида. У гренландского лемминга, как показывают полевые исследования (Mallory, Brooks, 1978), самки слабо охраняют гнездовые участки первые три дня после родов, и в этот период самцы могут играть положительную роль, охраняя их вместе с детенышами.

В пользу того, что забота о потомстве у самцов гренландского лемминга в лабораторных условиях не является артефактом, свидетельствуют неопубликованные данные о том, что родительское поведение у самцов этого вида наблюдали при содержании семейных пар в больших выгородках размером 5.8×4.4 м (Shilton, Brooks, 1989). С другой стороны, радиотелеметрические исследования в природных популяциях в летний период показали, что самки агрессивно реагируют на самцов и препятствуют их проникновению в гнезда с детенышами (Brooks, Banks, 1971; Rodgers, Lewis, 1986). В таких условиях самцы лишены всякой возможности ухаживать за потомством. Возможно, ситуация меняется в зимний период, но для прояснения этого вопроса требуются дополнительные исследования. А пока что данные об участии самцов гренландского лемминга в воспитании потомства остаются противоречивыми.

Обобщая характеристики пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов, следует, прежде всего, отметить, что в сезон размножения для них характерно образование семейных пар или небольших семейных групп, в состав которых входит самец с двумя-тремя самками. Семейные пары занимают обособленные участки обитания с относительно высокой степенью их монополизации за счет активной охраны территории (преимущественно самцами). Самки в сложных семейных группах могут занимать как общие (с низкой степенью индивидуализации), так и отдельные гнездовые участки (с высокой степенью монополизации благодаря охране территории). Четких границ между участками самок, равно как и между территориями соседних семейных групп, как правило, нет, поскольку охраняются, главным образом, “ядра” участков с гнездовыми норами либо наиболее предпочитаемые места кормежки.

Взаимоотношения между оседлыми парами и семейными группами основаны на территориальном доминировании, и все взрослые, а также полувзрослые особи принимают участие в охране семейно-групповых участков и

агрессивно реагируют на любых “чужаков”. Подобные отношения могут складываться и между территориальными самками в сложных семейных группах. Самцы активнее самок в охране территории, и наиболее конкурентоспособные из них обладают крупными участками обитания, в пределах которых могут находиться гнездовые территории двух-трех самок.

Взаимоотношения в семейных группах характеризуются, прежде всего, толерантностью и относительно низкой частотой агрессивных взаимодействий. Иерархия внутри семьи выражена слабо и проявляется лишь в доминировании взрослых особей над молодыми (возрастная иерархия). Молодняк, достигший половой зрелости, относительно рано выселяется из семьи, и этому способствует возрастание агрессивности по отношению к нему со стороны взрослых особей, в особенности самцов. Расселяющиеся самки нередко закрепляются вблизи материнских участков. В результате формируются агрегации родственных самок (матрилинейные ассоциации). Самцы, как правило, расселяются на значительное расстояние и нередко переходят в другие поселения. Отдельные молодые особи могут оставаться в составе родительской семьи. В результате образуются сложные семейные группировки с несколькими взрослыми особями, находящимися в родственных отношениях.

Система спаривания у видов, относящихся к рассматриваемой категории, весьма лабильна. У многих образуются моногамные пары, однако половые партнеры (особенно самцы) в сезон размножения спариваются с особями из соседних семей. Поэтому, наряду с моногамией, отмечается полигиния, полиандрия и даже промискуитет.

Следует отметить, что рассматриваемая категория объединяет довольно разнородную группу видов с пространственно-этологической структурой переходного типа – от II к IV. Поэтому у некоторых видов проявляются черты, сближающие их с видами, для которых характерно образование агрегаций разнополых особей (тип II), как, например, у *M. arvalis* и *D. groenlandicus*, а для других (*M. socialis*, *L. lagurus*) типичны моногамные пары, что сближает их с типом IV (см. следующий раздел). Однако в семейных группах парные связи все же остаются относительно слабыми, молодые особи расселяются на первом году жизни, и, кроме того, отсутствует сложная социальная организация с распределением поведенческих ролей.

Что касается сравнительного межвидового анализа родительского поведения, то, ввиду использования разными авторами различных способов содержания зверьков в неволе и отсутствия унификации методик наблюдения и регистрации данных, такой анализ возможен только на качественном, но не количественном уровне.

Семейно-групповой образ жизни у рассматриваемой категории видов отражается, прежде всего, на том, что о детенышах заботятся оба родителя. Самцы проявляют как прямую заботу о потомстве (скупивание с детенышами в гнезде и вылизывание), так и косвенную (занимаются обустройством гнезда, а в некоторых случаях – и доставкой корма). Самцы многих видов заметно уступают самкам в таких формах поведения, как “насиживание” и

вылизывание детенышей, доставка гнездового материала. Но у ряда видов (*P. californicus*, *M. socialis*, *M. californicus*, *L. lagurus*, *D. groenlandicus*, *L. curtatus*) самцы проводят в гнезде с детенышами не меньше времени, чем самки. У некоторых видов (*M. californicus*, *L. lagurus*, *D. groenlandicus*) самцы не уступают самкам в активности, связанной с обустройством гнезда.

Показатели прямой родительской заботы у самок и самцов к концу периода молочного вскармливания детенышей практически не снижаются, либо это снижение выражено слабо. Это свидетельствует об относительной прочности социальных связей между родителями и потомством. Молодые зверьки не выселяются из родительской норы сразу после того, как перестают получать материнское молоко, и некоторое время продолжают оставаться в составе семейной группы. Отдельные формы поведения, характеризующие родительскую заботу, особенно скучивание и груминг (вылизывание), отмечаются в контактах между взрослыми особями и подростками детенышами, уже не нуждающимися более в родительской опеке. Эти формы поведения выполняют другую (консолидирующую) функцию, обеспечивающую интеграцию взаимодействий между членами семейной группы.

2.5. Виды со структурированными семейными группами (тип IV)

В этой категории следует выделить четыре вида полевок (прерийную *Microtus ochrogaster*, сосновую *M. pinetorum*, китайскую *Lasiopodomys mandarinus* и полевку Брандта *L. brandti*), а также монгольскую песчанку (*Meriones unguiculatus*), которым посвящены многочисленные исследования. В гораздо меньшей степени забота о потомстве изучена у ондатры (*Ondatra zibethicus*).

Прерийная полевка, *M. ochrogaster*, распространена в некоторых южных провинциях Канады и во многих степных регионах США. Экология и поведение этого вида изучены многими исследователями (Harvey, Barbour, 1965; Krebs, 1970; Thomas, Birney, 1979; Abramsky, Tracy, 1980; Getz, Carter, 1980; Getz et al., 1981; Gaines, Johnson, 1982; Getz, Hofmann, 1986; Solomon, 1991; Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996; Paz y Miño, Tang-Martinez, 1999). Размножение в популяциях прерийной полевки происходит круглогодично, но в весенне-летний период его темпы наиболее высоки (Getz et al., 1993; Getz, McGuire, 1997). Половая зрелость наступает в возрасте около 40 дней, однако в присутствии особей-родителей размножение молодняка подавлено (Richmond, Stehn, 1976; Getz, Carter, 1980). Средний возраст расселения у самцов составляет 34 дня, у самок – 36 дней, при этом расселяется только часть молодых особей – приблизительно 32% самцов и 25% самок. Уровень смертности молодняка очень высок, и до месячного возраста доживает лишь 28% самцов и 34% самок (Getz, Hofmann, 1986).

Основываясь на косвенных данных, многие исследователи полагают, что элементарными группировками в поселениях прерийной полевки являются моногамные семьи (Krebs, 1970; Gray, Dewsbury, 1973; Thomas, Birney,

1979; Getz, Hofmann, 1986; Shapiro, Dewsbery, 1986). Действительно, в лабораторных условиях выявлена тенденция размножения в моногамных парах, но в ряде случаев зафиксировано и полигамное размножение. Более того, в 56% обследованных в природе выводков обнаружено множественное отцовство, свидетельствующее о том, что самки спариваются не с одним самцом (Solomon et al., 2004). К тому же, в некоторых регионах преобладают полигинические семейные группировки (Roberts et al., 1998). Следовательно, нет никаких оснований утверждать, что прерийная полевка – исключительно моногамный вид.

Система использования пространства у прерийной полевки изучена относительно слабо. В разных литературных источниках приведены данные о размерах индивидуальных участков, при этом показателем их величины служило расстояние между крайними точками отловов. Индивидуальные участки многих особей имеют вытянутую форму (Harvey, Barbour, 1965), и по данным исследования, проведенного в штате Вайоминг (США), средняя длина участков взрослых самцов и самок составляла, соответственно, 13.9 и 13.7 м (Abramsky, Tracy, 1980). Сходные характеристики получены для взрослых самцов и самок в штате Канзас – соответственно, 21.1 и 15.5 м (Gaines, Johnson, 1982). Площадь участков уменьшается с увеличением плотности населения.

В полевых исследованиях, проведенных в 1972-1979 гг. в штате Иллинойс (США) с использованием методики повторных отловов на девяти площадках мечения размером от 0.5 до 2.0 га (Getz, Carter, 1980), установлено, что из 120 моногамных пар, выявленных после первой сессии трехдневных отловов, во время следующей (второй) сессии отловов, проведенной через четыре недели после первой, осталась 41 пара (34.2%). В 18 парах состав партнеров остался прежним после четырех последовательных сессий отловов, проведенных с перерывом в 3-4 недели. Относительное постоянство партнеров в семейных парах сохранялось как в сезон размножения, так и по его окончании.

В дополнение к полевым исследованиям проведены наблюдения за тремя семейными парами в выгородках размером 3×3 м. При посадке “чужаков” резиденты, особенно самцы, активно их преследовали. Наблюдения проводили до тех пор, пока у каждой пары не родилось несколько выводков, и молодые особи не достигли возраста, по меньшей мере, 50 дней. В каждой паре размножалась только самка-основатель группы. В общей сложности в трех группах родились 44 самки, но беременность наступила только у двух.

На основании полевых и экспериментальных исследований сделан вывод, что семейные пары у прерийной полевки образуются из неродственных особей. Каждая пара находит свободный участок и совместно устраивает гнездо. Самец прогоняет всех особей своего пола с занятой территории. Во время эструса самка спаривается с ним и становится агрессивной по отношению к другим самцам. Самец после спаривания с самкой также становится агрессивным к другим особям противоположного пола. В результате об-

разуется моногамная семья. Самец активно проявляет заботу о детенышах, а после рождения второго выводка, подросшие молодые зверьки принимают участие в воспитании новорожденных, в частности, обогревают их и затачивают в гнездо, если они выползают наружу. В возрасте около 40 дней молодые зверьки становятся половозрелыми, однако приступают к размножению только в том случае, если покидают родительскую нору и находят себе партнера из другой семьи (Getz, Carter, 1980).

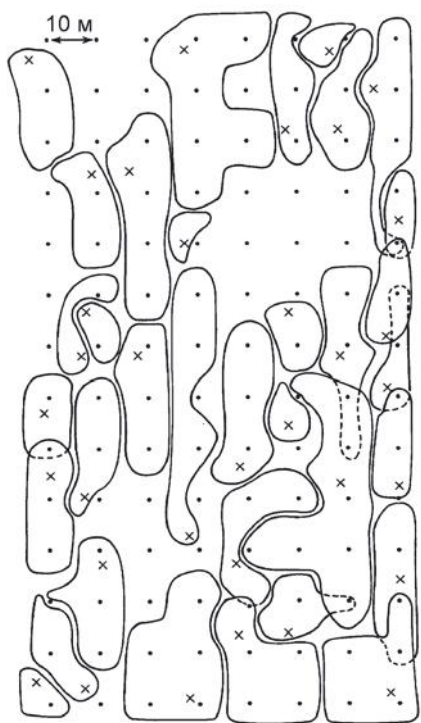


Рис. 2.5.1. Взаимное распределение участков обитания простых и сложных семейных групп прерийной полевки, *Microtus ochrogaster*, на площадке мечения размером 1 га с декабря 1982 г. по март 1983 г. в штате Иллинойс (США). Крестиками обозначено расположение гнездовых нор. Зоны перекрывания соседних участков выделены штриховой линией (по: Getz, Hofmann, 1986).

В более позднем исследовании, проведенном в 1980-1984 гг. в штате Иллинойс (США) с использованием методики повторных отловов на двух гектарных площадках (Getz, Hofmann, 1986), установлено, что 50% обследованных семейных групп ($n = 280$) представляли собой моногамные пары с потомством. Среди прочих, 27% составляли неполные семейные группы (самки с детенышами) и 23% – сложные группировки, в состав которых входили либо пара взрослых самцов с самкой, либо самец с двумя самками. Каждая семейная группа занимала обособленный участок обитания, который в редких случаях (в 9 из 34) частично перекрывал соседние участки, при этом степень перекрывания была небольшой (рис. 2.5.1). Гнездовая нора располагалась не в центре участка, а на его периферии.

Дальнейшие исследования, проведенные на тех же двух гектарных площадках (Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997), показали, что элементарные группировки в популяциях прерийной полевки разделяются на три категории: семейные пары, одиночные самки с детенышами и агрегации разнополюх особей (названные коммунальными группами). В состав последних входят взрослые особи и сеголетки в возрасте старше 30 дней. Если потомство семейной пары или одиночной самки достигало возраста 30 дней, такую семейную группу перево-

дили в разряд коммунальных. С марта по октябрь соотношение трех указанных категорий группировок составляло, соответственно, 36.3, 36.8 и 26.9% от их общего числа ($n = 386$), а с октября по февраль – соответственно, 24.0, 7.4 и 68.6% ($n = 325$). Таким образом, осенью и зимой преобладают коммунальные группировки (сложные семейные группы). Помимо семейных групп, в поселениях прерийной полевки во все сезоны года присутствуют одиночные самцы (до 46%) и самки (до 24%). Подавляющее большинство семейных пар (79.1%) образуется весной, когда распадаются зимовочные агрегации (сложные семейные группы). Новые пары возникают при объединении партнеров, переживших зиму в составе разных группировок.

Исследования показывают, что агрегации взрослых разнополых особей, образующиеся осенью (в сентябре-октябре), представляют собой семейные группы с достигшим половой зрелости и нерасселившимся молодняком. В составе семейных групп остается 68% самцов и 73% самок, родившихся весной и летом (Getz, Carter, 1996). В течение года происходит существенное обновление популяции. Так, из 90 семейных пар, зарегистрированных осенью, к весне следующего года остались только четыре. Состав трех из них не изменился, а четвертая пара распалась: самец с самкой нашли себе новых партнеров. Из 74 особей, которые объединились весной в семейные пары, большинство (64.9%) родилось прошлой осенью, 24.3% родились в течение зимы, и только 10.8% составляли зверьки, родившиеся весной и летом прошлого года.

Одиночные самки, выкармливающие потомство без участия самцов, составляют значительную часть (11%) репродуктивных группировок в весенний период. В течение летнего и зимнего сезонов в общей сложности зарегистрировано 180 одиночных самок с потомством. Из них 8.3% выселились из семейных групп. Неполные семьи появляются чаще всего после гибели самцов, и самки в дальнейшем приносят потомство не от постоянных партнеров, а от самцов, временно посещающих их для спаривания. Такие неполные семьи (самки с половозрелым потомством) составляют значительную часть зимовочных агрегаций.

Формирование зимовочных агрегаций, или сложных семейных группировок, никак не связано с понижением температуры в зимний период. Такие агрегации образуются благодаря задержке расселения значительного числа молодых особей (до 70%). Этому способствует и снижение уровня смертности молодняка из-за отсутствия хищников, в основном змей, зимой залегающих в спячку (Getz, Carter, 1996). Оставшуюся долю (30%) составляют неродственные особи, присоединяющиеся к семейным группам. Большинство неродственных самцов (82.4%, $n=261$) и самок (77.3%, $n=132$), вошедших в состав зимовочных агрегаций, ранее относились к категории “странствующих” одиночек (Getz, McGuire, 1997).

Помимо зимовочных агрегаций, в составе которых насчитывается от 2 до 19 особей (в среднем 8.0 ± 0.2 , $n=237$), существуют и летние агрегации, объединяющие от 3 до 6 особей (в среднем 3.4 ± 0.1 , $n=104$). Летние агрегации, в которых присутствуют два или три взрослых зверька одного пола,

неустойчивы: средняя продолжительность их существования составляет 28 дней. Судя по всему, подобные агрегации представляют собой остатки семейных групп, в которых погибла взрослая самка либо оба основателя семьи. Молодые особи, достигающие половой зрелости в возрасте 40 дней, не уживаются вместе в разгар сезона размножения, и такие неполные семейные группы, в конечном итоге, распадаются. С этим выводом согласуются данные повторных отловов, свидетельствующие, что весной, летом и в начале осени 21% зверьков, обнаруженных в составе агрегаций, переходят из одной группировки в другую. Зимние агрегации (сложные семейные группы) более стабильны, и состав их не меняется в течение длительного времени – в среднем около трех месяцев. Зимой только 4% особей переходят из одной агрегации в другую (Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997).

На основании проведенных исследований сделан закономерный вывод: в поселениях прерийной полевки, вне зависимости от сезона года, преобладают сложные семейные группировки, основу которых составляют семейные пары или одиночные самки с половозрелым, нерасселившимся потомством. В состав семейных групп могут входить взрослые особи, выселившиеся из других семей осенью и зимой. В летний период доля сложных семейных группировок относительно мала (около 27%), но в холодное время года они составляют подавляющее большинство (около 69%), поскольку регулярно пополняются за счет нерасселившегося молодняка. Доля агрегаций, образовавшихся при присоединении неродственных особей к уже существующим семейным группам, летом составляет 27,9%, а зимой – 31,1%. В годы высокой численности увеличивается и число сложных семейных группировок. Семейно-групповой образ жизни не приводит к повышению инбридинга, поскольку молодняк не приступает к размножению, пока остается в составе семьи (Carter, Getz, 1993; Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996).

Взаимоотношения в семейных группах отличаются толерантностью. В контактах между незнакомыми особями, напротив, преобладают элементы агрессивного поведения. При парном ссаживании на “нейтральной территории” самцы и самки, живущие семьями, агрессивно реагируют на незнакомых особей противоположного пола. Кроме того, самки в период послеродового эструса неохотно спариваются с незнакомыми самцами (Getz et al., 1981; Shapiro, Dewsberg, 1986). Тестирование родственных и неродственных особей при парных ссаживаниях на “нейтральной территории” (Paz у Miño, Tang-Martinez, 1999) показало, что во взаимодействиях между особями из одного выводка частота миролюбивых контактов существенно выше, а число агрессивных элементов поведения значительно ниже, чем во взаимодействиях между молодыми зверьками из разных выводков.

Наблюдения в неволе (Solomon, 1991) показывают, что присутствие в семейной группе двух выводков биологически выгодно для существования вида: постоянное пребывание в гнезде молодых особей из первого выводка благоприятно сказывается на развитии детенышей из второго выводка, поскольку они реже остаются в гнезде одни и, следовательно, растут в более комфортных условиях. Кроме того, взрослый самец получает возможность

больше времени проводить вне гнезда, чтобы регулярно кормиться. В результате дополнительного обогрева, который получают детеныши второго выводка благодаря присутствию в гнезде своих старших собратьев, они значительно прибавляют в весе (на 13%), и у них раньше открываются глаза.

Итак, у прерийной полевки обнаруживается прямая взаимосвязь между социальной организацией и моногамией. Однако моногамия отражает не систему спаривания (*genetic monogamy*), а тип взаимоотношений (*behavioral monogamy*), проявляющихся в совместном использовании половыми партнерами общей гнездовой норы и общего участка обитания, а также в территориальном поведении самцов, изгоняющих с семейного участка других особей того же пола, и проявлении у них родительского поведения. Возможно, именно благодаря моногамным отношениям взрослые особи зачастую не образуют новую пару после гибели партнера.

Если самец постоянно живет с одной самкой, он принимает активное участие в воспитании потомства: устраивает гнездо, приносит корм, обогревает и вылизывает детенышей; в периоды отсутствия самки он находится в гнезде с детенышами (Thomas, Birney, 1979; Getz, Carter, 1980; Wilson, 1982; Carter, Getz, 1993).

Таблица 2.5.1

Оценки родительского поведения ($M \pm m$) самок и самцов прерийной полевки, *Microtus ochrogaster*, при содержании в небольших лабораторных клетках (по: Hartung, Dewsbury, 1979)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Нахождение в гнезде (время, с)	1418 \pm 53	1453 \pm 60
Вылизывание детенышей (время, с)	69 \pm 16	66 \pm 13
Затаскивание детенышей в гнездо, частота	2.1 \pm 0.4	1.0 \pm 0.4
Манипуляции с гнездовым материалом, частота	1.8 \pm 0.7	7.4 \pm 2.7

В одном из самых ранних исследований (Hartung, Dewsbury, 1979) наблюдали за размножающимися парами ($n=10$) в небольших лабораторных клетках размером 48×37×13 см; в качестве гнездового материала зверькам предлагали хлопковую вату. Число детенышей у каждой пары сокращали до трех. Наблюдения проводили на 9-й и 10-й день после рождения детенышей в течение 30 мин (1800 с) и регистрировали такие показатели родительского поведения, как время нахождения в гнезде и вылизывания детенышей, затаскивание выползших детенышей в гнездо, а также манипуляции с гнездовым материалом. Результаты наблюдений суммированы в табл. 2.5.1.

Цифры, приведенные в таблице, свидетельствуют, что самцы прерийной полевки заботились о потомстве наравне с самками, а по некоторым показателям (время нахождения в гнезде и манипуляции с подстилкой) даже превосходили их.

В другом исследовании (Thomas, Birney, 1979) под наблюдением в выгородке размером 168×142×92 см, разделенной внутренними перегородками

на 4 отсека (рис. 2.5.2), находились группировки, в состав которых входили от 1 до 4 самцов и от 1 до 4 самок.

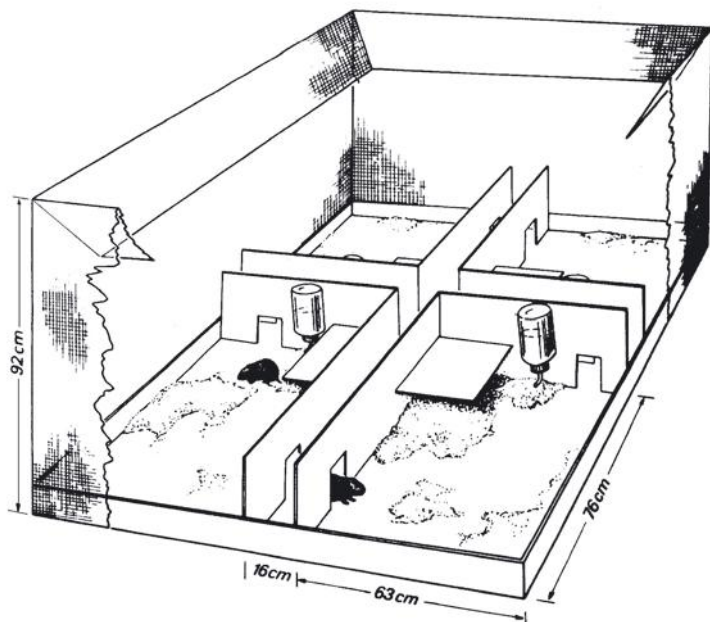


Рис. 2.5.2. Лабораторная выгородка для наблюдений за группировками прерийной полевки *Microtus ochrogaster* (по: Thomas, Birney, 1979).

Группировки состояли из незнакомых, неродственных особей. Наблюдения проводили в течение 80 дней с регистрацией поведения каждой особи в течение 30 с. Кроме того, фиксировали наличие выводков и скучивание зверьков. Особей, в соответствии с характером социальных взаимодействий, разделяли на три категории: одиночки, моногамные пары и коммунальные группы. Детенышей, достигших возраста 3 недель, отсаживали.

Наблюдения показали, что все размножившиеся самки ($n=30$) поддерживали моногамные отношения с самцами, которые активно проявляли как прямую, так и косвенную заботу о потомстве, выражавшуюся в “насиживании” и чистке детенышей, затаскивании детенышей в гнездо, доставке гнездового материала и корма.

Количественные данные, характеризующие родительское поведение самок и самцов, в этой работе не приведены, но важно подчеркнуть, что самцы активно проявляли заботу о потомстве в условиях, более приближенных к естественным, чем в небольших лабораторных клетках.

Более предметно родительское поведение прерийной полевки проанализировано в других работах (McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986).

Под наблюдением находились 6 семейных пар (5-е поколение особей, размножавшихся в неволе), которых запускали в сооружение из двух просторных клеток площадью 1.69 м² каждая, соединенных двумя переходами (см. рис. 2.3.22). На днище, изготовленное из плексигласа, насыпали слой торфа (3 см), а сверху его прикрывали сеном (10-20 см). За действиями зверьков наблюдали снизу через прозрачное дно. Наблюдения проводили ежедневно с 1-го по 25-й день после рождения детенышей в течение 15 мин (900 с) в утренние часы (с 9:00 до 11:00). Регистрировали время “насиживания” и чистки детенышей, кормление молоком, длительность периодов выхода из гнезда, затаскивание детенышей в гнездо, а также время, проведенное самцами в гнезде. Результаты наблюдений суммированы в таблице 2.5.2.

Таблица 2.5.2

Показатели родительского поведения самцов и самок прерийной полевки, *Microtus ochrogaster*, при содержании в просторных клетках, $M \pm m$ (по: McGuire, Novak, 1984 и Oliveras, Novak, 1986)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Кормление детенышей молоком (время, с)	564 ± 13	-
“Насиживание” детенышей (время, с)	486 ± 13	333 ± 36
Чистка детенышей (время, с)	25 ± 4	10 ± 3
Затаскивание детенышей в гнездо, частота событий	0.18 ± 0.08	0.15 ± 0.06
Нахождение в гнезде (время, с)	588 ± 12	468 ± 38
Пребывание вне гнезда (время, с)	312 ± 12	-
Обустройство гнезда (время, с)	29 ± 5	62 ± 12
Доставка корма в гнездо, частота событий	0.02 ± 0.02	0.08 ± 0.04

Исследование показало, что каждая родительская пара устраивала общее гнездо, и самцы принимали активное участие в воспитании потомства: “насиживали” и чистили детенышей, затаскивали их в гнездо, а также проявляли косвенную заботу о потомстве, доставляя гнездовой материал и корм. По показателям прямой родительской заботы самцы уступали самкам, но уровень косвенной заботы о потомстве, связанной с гнездостроением и доставкой корма в гнездо, у самцов был выше, чем у самок.

Следует отметить, что значительную часть времени (35-48%) оба родителя проводили вне гнезда, оставляя детенышей одних. По мере роста детенышей показатели родительского поведения самок, в том числе “насиживание” и чистка детенышей, снижались, а периоды отсутствия в гнезде постепенно увеличивались (рис. 2.5.3 и 2.5.4).

Сходный временной тренд обнаруживается и у самцов (рис. 2.5.5). В целом, показатели родительского поведения самцов прерийной полевки можно оценить как относительно высокие, что вполне согласуется с семейно-групповым образом жизни этого вида.

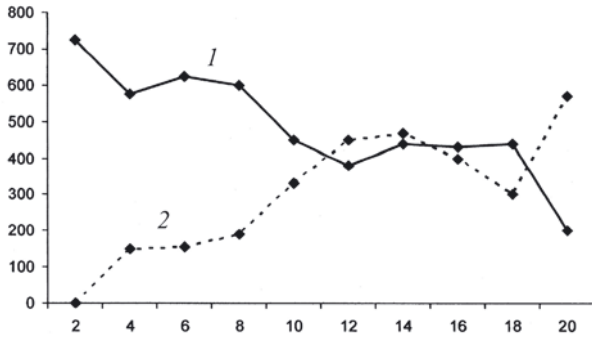


Рис. 2.5.3. Динамика “насиживания” детенышей в гнезде (1) и отсутствия в гнезде (2) у самок прерийной полевки, *Microtus ochrogaster*, на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1984).

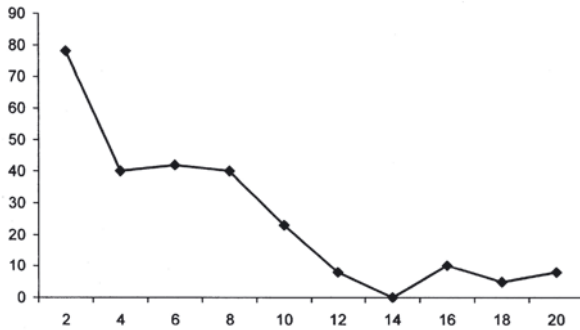


Рис. 2.5.4. Динамика чистки (вылизывания) детенышей самками прерийной полевки, *Microtus ochrogaster*, на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1984).

Принимая во внимание, что во всех предыдущих исследованиях (Hartung, Dewsbury, 1979; Thomas, Birney, 1979; McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986) под наблюдением находились особи, размножавшиеся в лабораторных условиях в течение многих поколений, и это могло повлиять на характеристики родительского поведения, автор еще одного исследования (Solomon, 1993) предприняла попытку оценить заботу о потомстве у особей первого поколения, родившихся в неволе от зверьков, отловленных в природе. Под наблюдением находились 10 семейных пар, не имевших опыта выкармливания потомства. Пары перед рождением детенышей помещали в пластиковые клетки размером 51×41×22 см и наблюдали за ними ежедневно с 1-го по 20-й дни после родов в течение 15 мин в утренние часы (10:00-11:00).

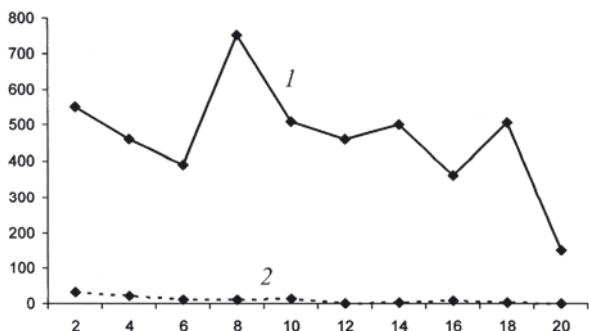


Рис. 2.5.5. Динамика показателей родительского поведения самцов прерийной полевки, *Microtus ochrogaster*, связанного с нахождением в гнезде (1) и чисткой детенышей (2), на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1984).

Путем сканирования (scan samples) через 30 с интервал регистрировали “насиживание” и вылизывание детенышей, затаскивание их в гнездо, а также показатели косвенной родительской заботы – гнездостроение и доставку корма. Максимальное число регистраций (баллов) для каждой формы поведения за одно наблюдение составляло 30. В таблице 2.5.3 суммированы результаты этих наблюдений.

Таблица 2.5.3

Показатели родительского поведения самок и самцов прерийной полевки *Microtus ochrogaster* в баллах, $M \pm m$, с оценкой различий (по: Solomon, 1993)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы	p^*
“Насиживание” детенышей:			
первая неделя	29.3 ± 0.3	26.3 ± 1.2	0.02
последняя неделя	27.1 ± 0.8	24.9 ± 1.0	0.07
Вылизывание детенышей:			
первая неделя	2.1 ± 0.6	0.7 ± 0.2	0.08
последняя неделя	1.6 ± 0.3	0.8 ± 0.1	0.05
Пребывание вне гнезда:			
первая неделя	0.3 ± 0.3	1.7 ± 0.3	0.01
последняя неделя	1.1 ± 0.1	2.3 ± 0.6	0.01
Косвенная забота о потомстве:			
первая неделя	0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.40
последняя неделя	0.3 ± 0.1	0.6 ± 0.2	0.23

* Wilcoxon matched pairs test

Исследование показало, что в светлое время суток самки проводили в гнезде, скучившись с детенышами, 97% времени. Достоверные половые

различия в родительском поведении обнаружены в первую неделю после рождения детенышей по показателю “насиживания” и в последнюю неделю наблюдений по показателю вылизывания детенышей: в обоих случаях самки превосходили самцов. По остальным показателям самцы не уступали самкам. Достоверного снижения уровня родительской заботы к концу наблюдений не выявлено ни у самок, ни у самцов.

Результаты этого исследования в целом согласуются с результатами других работ, хотя и расходятся в оценках динамики показателей родительского поведения (McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986), но это расхождение может объясняться различиями в условиях содержания зверьков.

Сосновая полевка, *Microtus pinetorum*, распространена в лесной зоне североамериканского континента. Размножение этого вида, в основном сезонное, наиболее активно проходит с апреля по сентябрь, однако темпы его, в целом, невысоки: среднее число эмбрионов у беременных самок в разных популяциях варьирует от 1.9 до 3.6 (Miller, Getz, 1969; Valentine, Kirkpatrick, 1970). В отдельные годы самки приносят потомство и зимой.

Сведения о пространственной структуре поселений сосновой полевки очень скудны. В одной из публикаций (Miller, Getz, 1969) приведены данные о размерах участков обитания взрослых особей на основе оценки максимального расстояния между точками отлова (*range length, RL*): у самцов $RL_{\text{ср}} = 32.7$ м, у самок – 33.7 м; по другим данным (FitzGerald, Madison, 1983), у самцов $RL_{\text{ср}} = 14.7$ м, а у самок – 13.4 м. Отсутствие половых различий в размерах участков обитания взрослых особей характерно для многих видов грызунов, живущих семейными группами.

Полевые исследования, проведенные в 1980-1981 гг. в штате Нью-Йорк (США) с использованием методики повторных отловов и радиотелеметрии особей, населявших территорию яблоневого сада площадью 0.7 га, показали, что зверьки объединяются в компактные группировки, почти полностью изолированные в пространстве одна от другой: лишь 25 точек телеметрических регистраций из 7500 (0.3%) приходились на зоны перекрытия участков обитания соседних группировок (FitzGerald, Madison, 1983). Напротив, степень перекрытия индивидуальных участков особей в пределах каждой группировки была очень высока. Площадь участков самцов составляла в среднем 44.7 м^2 ($n=44$), а у самок – в среднем 41.7 м^2 ($n=31$). Члены группировки совместно использовали одну или две гнездовые норы, в которых периодически собирались все особи. Пространственная обособленность группировок сохранялась во все сезоны года. Подобное пространственное распределение особей характерно для видов с семейно-групповым образом жизни.

В состав семейной группы входит родительская пара с потомством, которое достигает половой зрелости, не покидая семьи. За весь период исследований на площадке мечения под наблюдением находились 20 семейных групп. Пример взаимного расположения индивидуальных участков четырех взрослых особей (три самца и самка), входящих в состав

взрослых особей (три самца и самка), входящих в состав одной из семейных групп, показан на рис. 2.5.6.

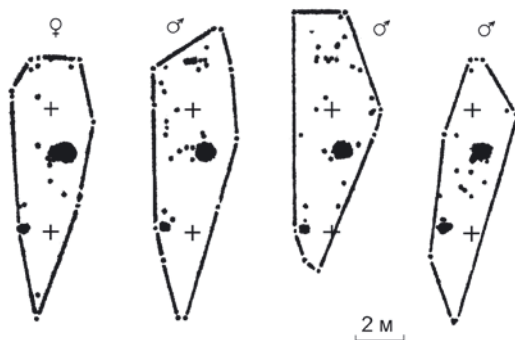


Рис. 2.5.6. Границы индивидуальных участков четырех особей сосновой полевки, *Microtus pinetorum*, входящих в состав одной семейной группы (по данным радиотелеметрии). Каждый участок изображен отдельно (крестики служат для топографической привязки и оценки степени перекрытия участков). Черными точками указаны места регистрации особей в июне-июле 1981 г. (по: FitzGerald, Madison, 1983, с изменениями).

В этой семейной группе все самцы имели увеличенные семенники, а самка была беременной и выкармливала первый выводок. Периодически отмечали выходы зверьков за пределы своих участков с целью посещения соседних семейных групп. Такие посещения становились регулярными и даже заканчивались внедрением взрослой особи в состав другой группы, если в ней по какой-либо причине исчезала взрослая особь того же пола. После удачного внедрения иммигранты (во всех зарегистрированных случаях это были особи, достигшие половой зрелости) уже не возвращались в прежние семьи.

Обследованные семейные группы можно было разделить на следующие категории: (1) размножающаяся самка с двумя и более самцами, имеющими увеличенные семенники ($n=9$); (2) размножающаяся пара с потомством ($n=7$); (3) взрослый самец с двумя размножающимися самками ($n=1$); (4) пара взрослых самцов с двумя размножающимися самками ($n=1$); (5) группа самцов с увеличенными семенниками ($n=2$). Число особей в семейных группах было небольшим – в среднем 4.2 ± 1.8 ($n=20$), в том числе в среднем 0.7 ± 0.8 молодых самцов и 0.4 ± 0.7 молодых самок. Следовательно, в каждой семейной группе присутствовало не более одной пары молодых зверьков. Состав семейных групп оставался практически неизменным от одной радиотелеметрической сессии до другой, перерывы между которыми составляли 2-3 месяца.

Исследование показало, что семейные группы сосновой полевки образуются за счет объединения пар из неродственных особей. Две из четырех вновь образованных семейных групп обосновались на территории, свобод-

ной от других семейных группировок. Третья пара заняла часть территории одной из существующих семейных групп. Четвертая семья сформировалась, когда два молодых половозрелых самца поселились рядом с участком взрослой самки, которая не принимала участия в размножении и входила в состав одной из находившихся под наблюдением семейных групп. Через некоторое время эти три особи полностью отделились от остальных. Во всех описанных случаях происходило территориальное обособление новых семейных группировок.

Таким образом, элементарными внутривидовыми группировками в поселениях сосновой полевки являются семейные группы, в состав которых входит взрослая самка с одним, реже двумя взрослыми самцами, и их общее потомство. Реже в семейных группах обнаруживаются две взрослые самки. Каждая семья занимает отдельный участок обитания. Размножение у сосновой полевки преимущественно моногамное; реже встречается полиандрия. В группах с двумя взрослыми самками возможно коммунальное размножение. Расселение молодняка происходит с существенной задержкой (FitzGerald, Madison, 1983).

Родительское поведение сосновой полевки изучали в лабораторных условиях (McGuire, Novak, 1984; Oliveras, Novak, 1986). Под наблюдением находились 6 семейных пар (2-е поколение особей, отловленных в штатах Коннектикут и Нью-Йорк), которых запускали в сооружение из двух просторных клеток площадью 1.69 м² каждая, соединенных двумя переходами. На дно клеток, изготовленное из плексигласа, засыпали слой торфа (3 см), а поверху укладывали сено (10-20 см). За действиями зверьков наблюдали снизу через прозрачное дно ежедневно с 1-го по 25-й день после рождения детенышей в течение 15 мин (900 с) в утренние часы (с 9:00 до 11:00). Регистрировали время “насиживания” и чистки детенышей, кормление молоком, длительность периодов выхода из гнезда, затаскивание детенышей в гнездо, а также время, проведенное самцами в гнезде. Результаты наблюдений суммированы в таблице 2.5.4.

Таблица 2.5.4

Показатели родительского поведения самцов и самок сосновой полевки *Microtus pinetorum*, M ± m (по: McGuire, Novak, 1984 и Oliveras, Novak, 1986)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы
Кормление детенышей молоком (время, с)	465 ± 91	-
“Насиживание” детенышей (время, с)	351 ± 69	186 ± 28
Чистка детенышей (время, с)	31 ± 7	7 ± 2
Затаскивание детенышей в гнездо, частота событий	0.29 ± 0.09	0.04 ± 0.03
Нахождение в гнезде (время, с)	488 ± 87	273 ± 31
Пребывание вне гнезда (время, с)	398 ± 94	597 ± 78
Обустройство гнезда (время, с)	59 ± 12	20 ± 5
Доставка корма в гнездо, частота событий	0.19 ± 0.11	1.70 ± 0.61

Приведенные в таблице цифры свидетельствуют, что самцы сосновой полевки активно участвуют в воспитании потомства: “насиживают” и чистят детенышей, затаскивают в гнездо, если те выползают наружу. По одному из показателей, характеризующих косвенную заботу о потомстве (доставка корма в гнездо) самцы были даже активнее самок, однако последние значительно превосходили самцов по всем другим показателям прямой и косвенной заботы.

По мере подрастания потомства показатели материнской заботы, связанные с нахождением в гнезде и чисткой детенышей, заметно снижались (рис. 2.5.7 и 2.5.8).

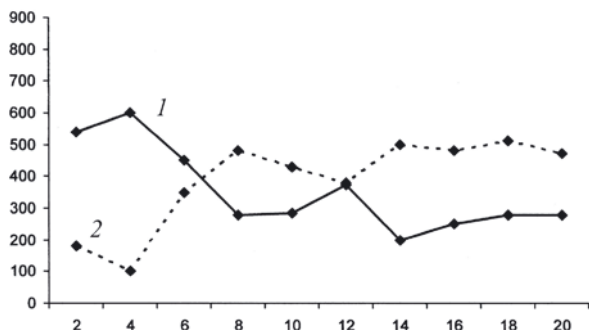


Рис. 2.5.7. Динамика “насиживания” детенышей в гнезде (1) и отсутствия в гнезде (2) у самок сосновой полевки, *Microtus pinetorum*, на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1984).

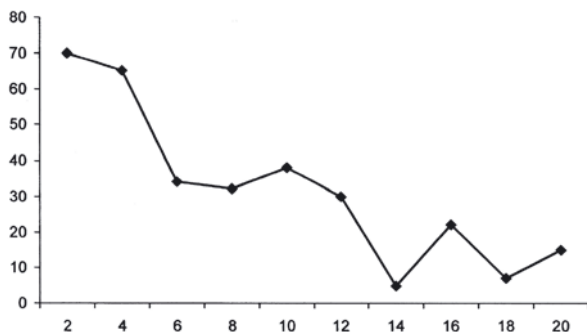


Рис. 2.5.8. Динамика чистки (вылизывания) детенышей самками сосновой полевки, *Microtus pinetorum*, на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1984).

У самцов, напротив, наблюдали противоположную тенденцию (рис. 2.5.9).

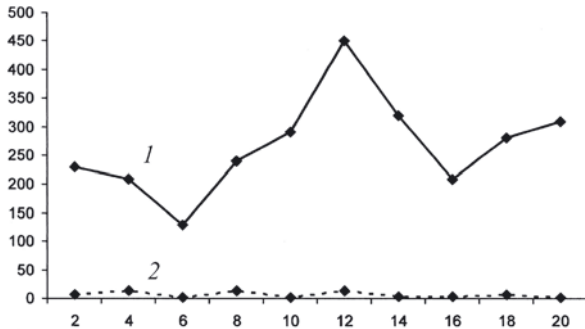


Рис. 2.5.9. Динамика показателей родительского поведения самцов сосновой полевки, *Microtus pinetorum*, связанного с нахождением в гнезде (1) и чисткой детенышей (2), на протяжении периода молочного вскармливания. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: McGuire, Novak, 1984).

Результаты проведенных наблюдений вполне согласуются с выводом о семейно-групповом образе жизни сосновой полевки, при котором самцы наравне с самками ухаживают за потомством. Лабораторные исследования свидетельствуют также о том, что в семейных группах этого вида молодые зверьки старшего возраста проявляют заботу о младших: скучиваются с ними, согревая своим теплом, вылизывают, затаскивают в гнездо, а также принимают участие в строительстве гнезда и доставке корма. Иными словами, подростки молодые зверьки помогают особям-родителям заботиться о потомстве (Powell, Fried, 1992).

Китайская полевка, *Lasiopodomys mandarinus*, распространена в степях Бурятии, Северной Монголии, Северо-Восточного Китая и Корейского полуострова. Для этого вида характерен подземный образ жизни, и на поверхности зверьки появляются крайне редко. Нора китайской полевки представляет собой внушительное сооружение: число выходов из нее достигает 70, а длина подземных коммуникаций – 95 м. Большинство подземных переходов и туннелей располагается близко к поверхности и служит для поиска и доставки корма (в основном корней *Stellera chamaejasme*, богатых питательными веществами). В связи с этим зверьки редко отходят от выходов из норы на расстояние более 1 м (Сморкачева и др., 1990; Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 1999). Размножение в популяциях китайской полевки происходит, в основном, с апреля по август, однако беременные самки встречаются и зимой. Беременность длится 21-25 дней, среднее число эмбрионов составляет 4,5, размер выводка варьирует от 1 до 10 (в среднем 3,3). Самки становятся половозрелыми в возрасте 38-45 дней, самцы – в возрасте 55-60 дней. У самок старше 1 года плодовитость снижается. Для китайской полевки характерно избегание инбридинга: в парах, составленных из отца и дочери или брата и сестры, размножение полностью подавлено (Дмитриев, 1980; Зоренко и др., 1994; Сморкачева, 1998).

Изучение пространственной структуры поселений и социальной организации китайской полевки проводили в 1986-1993 гг. в Бурятии на площадках мечения от 8 до 16 га с использованием методики повторных отловов (Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 1999). Исследования показали, что в состав семьи входит один взрослый самец, одна или несколько взрослых самок и молодые особи (от 1 до 3 выводков). Размер семейных групп весной невелик – обычно 2-3 особи. Летом их число увеличивается в среднем до 8-9 особей (максимум 22). В конце лета и осенью состав семей вновь сокращается до 3-4 особей. Каждая семья занимает отдельную нору (рис. 2.5.10) и охраняет ее от других особей своего вида.

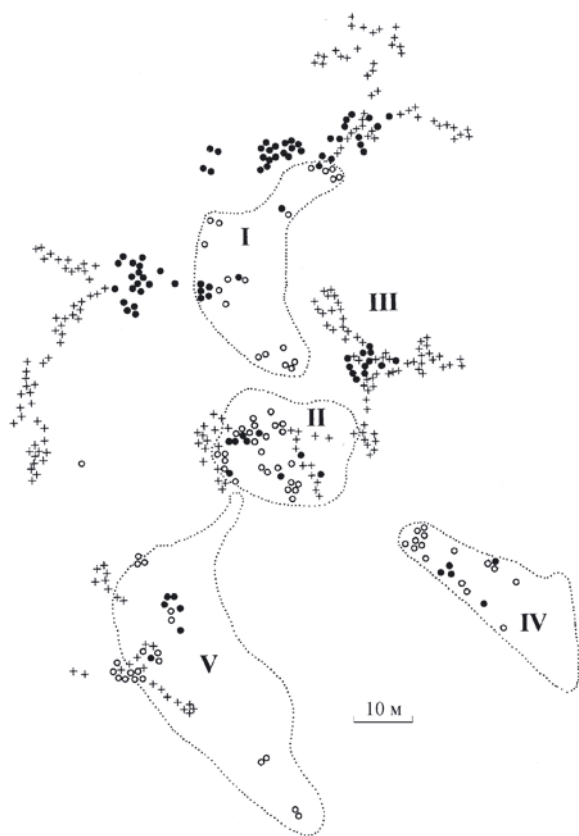


Рис. 2.5.10. Взаимное расположение охраняемых территорий пяти семейных групп (I-V) китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus*, на площадке мечения в июне-сентябре 1986 г., Бурятия. Пунктиром обозначено пространство, в пределах которого располагались выходы из норы каждой семейной группы, в начале июня. Кругами, черными точками и крестиками обозначено появление новых выходов в июне, июле и сентябре, соответственно (по: Smorkatcheva, 1999).

Площадь, на которой располагаются выходы из норы, занимаемой семейной группой в разгар сезона размножения, составляет в среднем $142 \pm 32 \text{ м}^2$ ($n=13$). Особи-одиночки или пары зверьков обитают в норах меньшей площади – от 15 до 70 м^2 . Площадь участка, занимаемого семейной группой максимального состава (22 особи), была наибольшей – 600 м^2 . В конце лета и осенью площадь семейно-групповых участков варьировала от 80 до 330 м^2 , а в среднем составляла $177 \pm 32 \text{ м}^2$ ($n=11$).

При высокой численности расстояние между соседними норами может быть относительно небольшим, но они не соединяются общими туннелями, и заходы зверьков на чужую территорию отмечаются редко (1% повторных отловов, $n=830$).

В репродуктивный период семейные группы могут быть как моногамными (41%), так и полигамными. Моногамные семьи преобладают в начале сезона размножения (апрель-май). Из 10 обследованных полигамных семей, в семи присутствовали две самки, в двух – четыре самки, и в одной – пять самок.

В каждой из двух раскопанных нор, занятых семейными группами с несколькими взрослыми самками, обнаружена одна гнездовая камера. Следовательно, самки живут в одном гнезде и, по-видимому, совместно выращивают потомство. Самец остается с самкой (или несколькими самками) не только во время беременности, но и в период выкармливания детенышей. Состав взрослых особей в семейных группах стабилен, и смена партнеров происходит, вероятно, только после их гибели.

Связь между особями-родителями и потомством поддерживается длительное время. О возрасте расселения молодняка можно судить лишь по косвенным данным. Установлено, что многие молодые особи не расселяются до 2-3 месяцев. Судя по составу семейных групп, в первую очередь выселяются молодые самцы, тогда как расселение молодых самок откладывается на более поздние сроки. Известны случаи, когда молодые самки приносили потомство в семейной группе вместе с матерью. Принимая во внимание инцест-табу, можно полагать, что они, вероятно, спаривались “на стороне”, либо в семейной группе произошла смена взрослого самца. Формирование полигамных семей в разгар репродуктивного сезона может объясняться также и постнатальной филопатрией.

Обловы 16 нор в осенний период показали, что в двух из них присутствовало по паре размножавшихся самок, в 11 норах – по одной взрослой самке, а в трех других размножавшиеся самки вообще отсутствовали. Лишь в пяти из 13 семейных групп у взрослых самцов обнаружены увеличенные семенники. Каждую из трех нор, где отсутствовали взрослые самки, занимала пара самцов (перезимовавший и родившийся в текущем году).

В целом, для китайской полевки характерен ярко выраженный консерватизм в использовании пространства, выражающийся в высокой степени оседлости и низких темпах восстановления численности.

Судьбу молодняка у китайской полевки можно представить следующим образом. По окончании периода молочного вскармливания все детеныши

остаются в родительской норе еще 20-40 дней, и за это время взрослая самка успевает выкормить еще 1-2 выводка. Затем следует расселение молодых самцов, и каждый из них находит себе пару. Молодые самки остаются в составе семейной группы и принимают участие в воспитании младших братьей и сестер. Благодаря филопатрии, они получают возможность унаследовать родительскую нору и избежать риска, связанного с расселением. Однако эта возможность реализуется лишь в том случае, если в семье происходит смена взрослого самца-производителя. Некоторые самки, достигшие половой зрелости и не получившие возможности обзавестись потомством в родительской норе, расселяются (Сморкачева, 1998).

Наблюдения за семейными группами в лабораторных условиях показывают, что внутрисемейные отношения отличаются дружелюбием: за 250 ч наблюдений не зарегистрировано ни одного агрессивного контакта. Взрослая пара до 76% времени проводит в одном гнезде. В период выкармливания детенышей самец находится в гнезде столько же времени, сколько и самка, проявляет активную заботу о потомстве, обогревая и вылизывая детенышей (Сморкачева, 1998; Smorkatcheva, 2003).

Подробный анализ родительского поведения сделан в наблюдениях за 10 семейными парами в неволе (Smorkatcheva, 2003). Под наблюдением находились особи из лабораторной популяции, основатели которой были отловлены в 1990-1994 гг. в Бурятии. Для содержания зверьков использовали аквариумы размером 50×30×25 см, наполовину заполненные древесной стружкой. Внутри аквариума помещали деревянный ящик размером 34×20×18 см так, чтобы пространство между стенками ящика и аквариума позволяло зверькам обустривать гнездо и прокладывать коммуникации.

Период наблюдений, начинающийся со 2-го дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 20 дней, разделили на четыре фазы-пятидневки: 2-6, 7-11, 12-16 и 17-21-й дни. Наблюдения за каждой парой проводили в течение 1 часа в утренние (с 9:00 до 11:00) или вечерние часы (с 19:00 до 24:00) с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз, а суммарное время наблюдений за весь период для каждой пары составляло 12 часов. Регистрировали время нахождения взрослых особей в гнезде (с точностью до 1 мин), доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, манипуляции с гнездовым материалом (перекладывание древесной стружки в гнезде с места на место, рыхление подстилки), а также продолжительность груминга (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с). Данные, полученные в каждую из четырех пятидневок, усредняли.

Наблюдения показали, что во всех парах самки и самцы устраивали одно общее гнездо, и самки не препятствовали самцам пользоваться им.

Прямая забота о потомстве. Общее время нахождения в гнезде (ОВНГ), а также нахождение в гнезде без партнера служат важными показателями прочности парных связей и прямой родительской заботы. Самцы, обогревая детенышей в гнезде, принимали такую же позу “насиживания”,

как и самки. В таблице 2.5.5 и на рис. 2.5.11 приведены соответствующие количественные характеристики для самок и самцов.

Таблица 2.5.5

Показатели родительского поведения самок и самцов китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений) с оценкой различий (p) (по: Smorkatcheva, 2003, с изменениями)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы	p^*
Общее время нахождения в гнезде (мин)	48.8 ± 1.1	47.0 ± 1.9	0.642
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	10.9 ± 1.5	9.2 ± 1.0	0.693
Продолжительность чистки детенышей (с)	169 ± 22	65 ± 14	0.001
Манипуляции с подстилкой (частота)	0.5 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.201
Доставка гнездового материала (частота)	0.3 ± 0.1	2.4 ± 0.6	0.001

* Wilcoxon matched pairs test

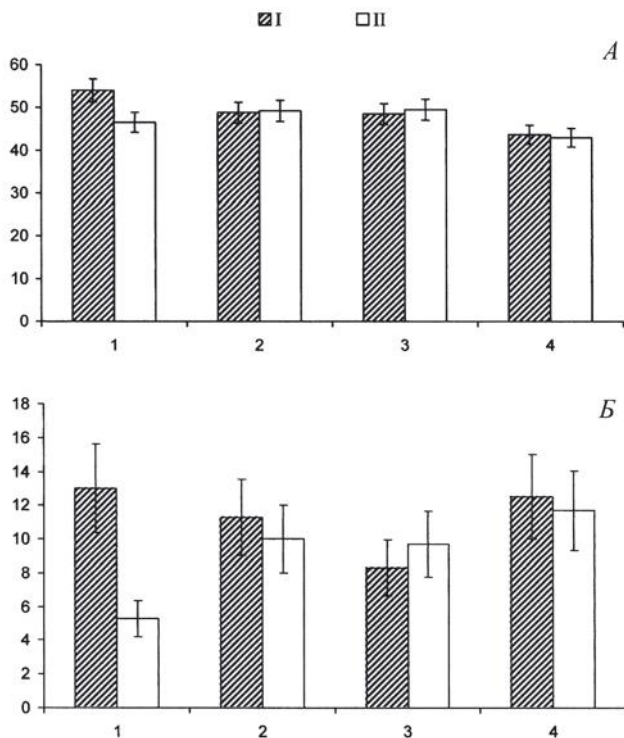


Рис. 2.5.11. Общее время нахождения в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у самок (I) и самцов (II) китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений). Вертикальная шкала – время, мин; 1-4 – номера пятидневок (по: Smorkatcheva, 2003, с изменениями).

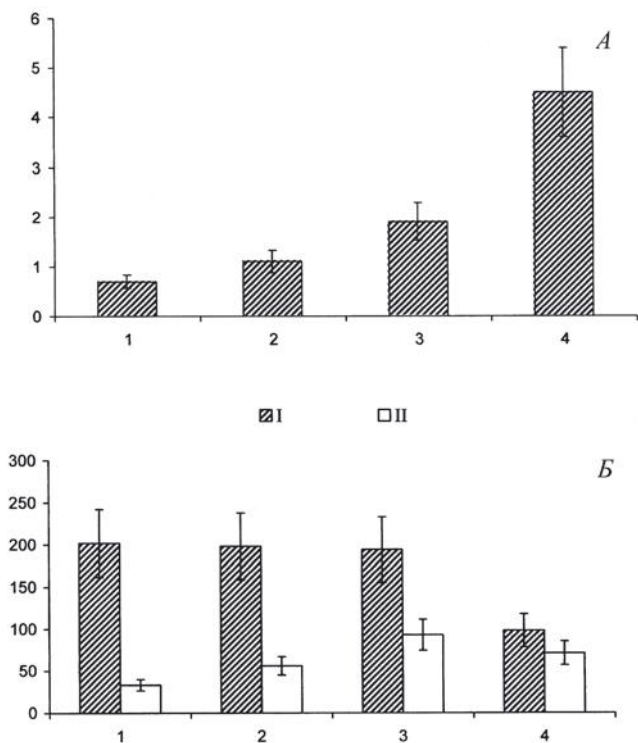


Рис. 2.5.12. Суммарная продолжительность: *A* – периодов, в течение которых детеныши китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus*, оставались в гнезде одни, и *B* – чисток (вылизывания) детенышей; вертикальная шкала для *B* – время, с; остальные обозначения как на рис. 2.5.11 (по: Smorkatcheva, 2003, с изменениями).

Достоверных половых различий по показателю ОВНГ не обнаружено (рис. 2.5.11, *A*). Следует отметить, что у самок этот показатель заметно снизился к концу периода наблюдений. Не обнаружено существенных половых различий и по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (рис. 2.5.11, *B*). Первые две пятидневки взрослые особи не покидали гнездо на длительное время (периоды отсутствия составляли в среднем не более 1 мин за 1 час наблюдений). В четвертой пятидневке периоды их отсутствия существенно увеличились (рис. 2.5.12, *A*) и достигли в среднем 4-5 мин за 1 час.

Половые различия в родительском поведении, связанном с вылизыванием детенышей, оказались существенными, особенно в 1, 2 и 3-й пятидневках (рис. 2.5.12, *B*), при этом самки уделяли чистке детенышей значительно больше внимания, чем самцы. Продолжительность чисток детенышей самками резко сократилась в последней пятидневке, т.е. к концу периода кормления молоком, а у самцов она поначалу возрастала, достигнув максимума в 3-й пятидневке, и лишь затем шла на убыль.

Затаскивание детенышей в гнездо отмечали относительно редко: всего зарегистрирован 51 случай, из них – 27 (53%) у самок и 24 (47%) у самцов. Можно полагать, что в этом отношении самки и самцы вели себя одинаково.

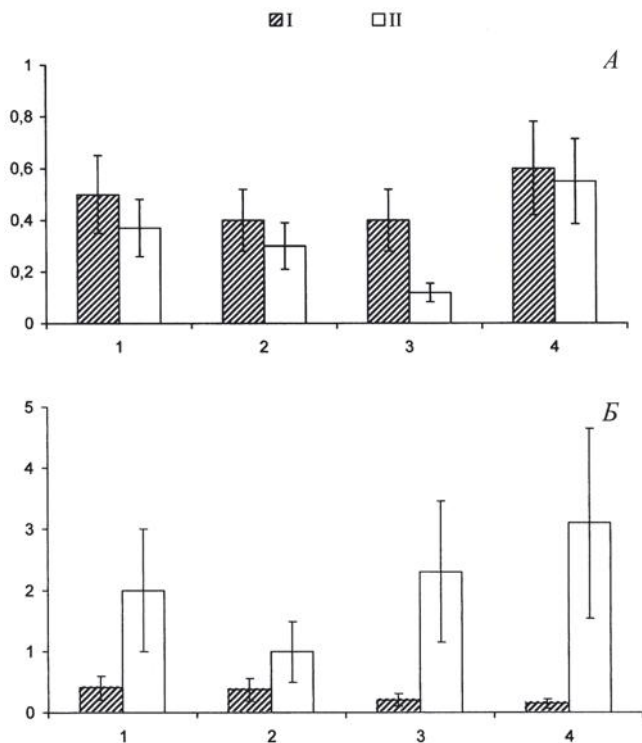


Рис. 2.5.13. Число манипуляций с подстилкой (А) и частота доставки корма и гнездового материала (Б) у самок (I) и самцов (II) китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus*. Остальные обозначения как на рис. 2.5.11 (по: Smorkatcheva, 2003, с изменениями).

Косвенная забота о потомстве. Манипуляции с подстилкой в гнезде отмечали относительно редко (рис. 2.5.13, А), и существенных половых различий в этой форме поведения не обнаружено. Что касается доставки корма (кусочков моркови и зерна), а также гнездового материала (сена), то самцы в этом отношении проявляли гораздо большую активность, чем самки (2.5.13, Б). Существенного снижения активности, связанной с косвенной заботой о потомстве, к концу наблюдений не отмечено.

В целом следует отметить, что самцы китайской полевки проявляли себя заботливыми родителями и не уступали самкам по многим показателям. В силу естественных причин они не кормили детенышей молоком и меньше внимания уделяли чистке детенышей. Эти данные, свидетельствующие о тесных взаимодействиях партнеров при ухаживании за потомством, вполне

согласуются с материалами полевых исследований, указывающих на существование прочных парных связей у этого вида (Smorkatcheva, 1999).

Полевка Брандта, *Lasiopodomys brandti*, распространена в зоне степей Южного Забайкалья, Монголии и Северо-Восточного Китая. В неволе этот вид может размножаться круглогодично, однако наибольшее число выводков появляется с марта по июль. Беременность длится 21-23 дня. Самки приносят до 6 выводков, от 2 до 12 детенышей в каждом (в среднем 6.1), что свидетельствует о высоком репродуктивном потенциале этого вида (Зоренко, Якобсоне, 1986). В природе самцы, родившиеся в апреле или мае, становятся половозрелыми в возрасте около 1.5 месяца, однако у особей этого пола, родившихся позже (в июне, июле или августе) отмечается задержка полового созревания, и они приступают к размножению только на следующий год. Самки, рожденные в апреле, мае или июне, могут размножаться в возрасте около 2 месяцев, однако у самок, рожденных в июле или августе, также происходит задержка полового созревания, и они приносят потомство только в следующем году (Chen, Shi, 2003).

Литературные данные о системе использования пространства и социальной организации полевки Брандта довольно скудны. Известно, что элементарные структурные “ячейки” в поселениях этого вида представляют собой семейные группы численностью от 5 до 20 особей. В начале сезона размножения (конец марта – апрель, Расин, 1986) состав семейных групп ограничивается перезимовавшими особями (самец с одной или несколькими самками). Позднее в составе семьи появляется молодняк – обычно два-три выводка сеголеток (Zhang, Zhong, 1981; Fang, Sun, 1991). Молодняк, рожденный весной и в начале лета, расселяется до наступления половой зрелости, но детеныши, рожденные в июле-августе, остаются в составе семейных групп до весны (Fang, Sun, 1991; Wan et al., 1999, цит. по Yu et al., 2004). В конце сезона размножения некоторые крупные семейные группы распадаются на мелкие зимовочные группировки, в состав которых могут входить особи из соседних семей. Однако основную массу зимовочных группировок составляют семьи с нерасселившимся молодняком, и внутри таких семей поддерживаются преимущественно толерантные отношения (Wan et al., 2002).

Полевые исследования, проведенные в Монголии (Zöphel, 1999), свидетельствуют, что в состав зимовочных группировок входит от 4 до 24 особей (в среднем 12 ± 4 , $n=96$). Каждая группировка занимает обширную нору с запасами корма. В апреле, с началом сезона размножения, зимовочные группировки распадаются, чему способствует увеличение частоты агонистических взаимодействий между взрослыми особями (Wan et al., 2002).

Систему спариваний у полевки Брандта считают моногамно-полигинической (полигамной): в каждой семейной группе в размножении участвует единственный взрослый самец, спаривающийся с одной или несколькими самками (Shi et al., 1998; Wan et al., 1998; Zöphel, 1999; Yu, Fang, 2003). Избегание инбридинга за счет ограничения размножения между род-

ственными особями для этого вида, по-видимому, не характерно. По крайней мере, в неволе отмечены случаи рождения потомства в парах, состоящих из матери и сына, отца и дочери, брата и сестры. Как показывают эксперименты, родственные особи успешно размножаются в 45.2% случаев (Зоренко, Капрале, 2003).

Взрослые самки нередко живут в одной гнездовой норе, и самцы монополизируют подобные группировки самок, охраняя территорию вокруг занимаемой ими норы.

В августе, с окончанием сезона размножения, взрослые самцы перестают охранять территорию. В это же время самки и подростки начинают запасать корм на зиму и охранять территорию с запасами корма (приблизительно в радиусе 25 м от норы). Существование сложных семейных групп у полевки Брандта некоторые авторы (в частности, Zöphel, 1999) объясняют необходимостью сооружения сложных зимовочных нор с запасами кормов для переживания неблагоприятного зимнего периода.

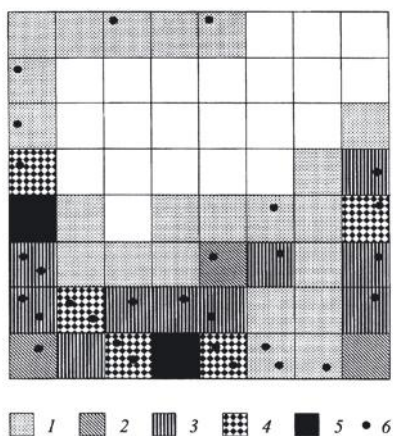


Рис. 2.5.14. Распределение “зон активности” в группе молодых особей полевки Брандта, *Lasiodromys brandti*, в вольере 20×20 м. Легенда к штриховке – число регистраций особей в квадратах вольеры: 1 – 1-4, 2 – 5-10, 3 – 11-50, 4 – 51-100, 5 – >100, 6 – основные выходы из нор.

Система использования пространства и социальная организация у полевки Брандта подробно изучены путем наблюдений за искусственными группировками в открытых вольерах площадью 400 м² (Громов, 2001а, 2002б, 2003б). В 2000 г. провели первый цикл наблюдений за группировкой молодых особей (5 самцов, 3 самки) из трех разных выводков, выпущенных в вольеру в возрасте 2-2.5 месяца. Наблюдения проводили с 25 августа по 20 октября. Через три недели после начала наблюдений в вольеру подсадили еще пару незнакомых особей (самца и самку) в возрасте 2.5 месяца. С самого начала наблюдений все молодые особи объединились в одну группу и

эксплуатировали общий “участок обитания” с парой гнездовых нор (рис. 2.5.14), вблизи которых они проводили большую часть времени в периоды активности. Пара особей, выпущенных в вольеру позднее, уже через несколько часов присоединилась к основной группе, при этом проявления открытой агрессии отсутствовали. Вселение пары незнакомых особей в вольеру не повлияло ни на характер использования пространства, ни на структуру взаимоотношений в этой группировке. В связи с этим данные, полученные на начальном этапе (до вселения дополнительной пары зверьков в вольеру), объединили с данными последующих наблюдений.

Система использования пространства в виде распределения “зон активности” особей с максимальным количеством регистраций в квадратах вольеры с гнездовыми норами (в нижней левой части, рис. 2.5.14), оставалась неизменной на протяжении всего периода наблюдений в 2000 г. Следует отметить, что зверьки использовали не всю площадь вольеры. Значительную ее часть (приблизительно треть) они посещали нерегулярно, а на остальной площади, занимавшей также не менее одной трети вольеры, не было зарегистрировано никаких следов жизнедеятельности. Таким образом, величина “участка обитания” вольерной группировки была меньше общей площади вольеры и не превышала 300 м², а площадь наиболее активно используемого “ядра” составляла приблизительно 150 м². Монополизация индивидуальных участков молодых особей практически отсутствовала.

Судя по внешним признакам, все находившиеся в вольере зверьки оставались неполовозрелыми до глубокой осени. Относительно увеличенными были семенники лишь у самого старшего из самцов, однако спариваний за весь период наблюдений не отмечено, и это свидетельствует о задержке полового созревания молодых особей (Chen, Shi, 2003).

К весне 2001 г. (после зимовки) число особей в вольере сократилось до четырех, а к началу очередного цикла наблюдений (с 15 апреля 2001 г.) осталась только одна пара. Остальные зверьки погибли, не выдержав обострения внутригрупповых отношений, характерного для начала сезона размножения. Перед очередным циклом наблюдений в вольеру выпустили еще три пары взрослых особей, так что сформировалась новая искусственная группировка (4 самца и 4 самки), за которой вели систематические наблюдения до 26 мая (I период).

На протяжении I периода самки почти не контактировали друг с другом (зарегистрировано лишь одно агрессивное взаимодействие) и занимали практически изолированные участки обитания по периметру вольеры. Контакты между самцами отмечали неоднократно; в ряде случаев они были миролюбивыми, но чаще агрессивными. Инициатором агрессивных контактов выступал единственный перезимовавший в вольере самец №10. Он свободно перемещался по всей вольере, за исключением центральной части, где один из подсаженных самцов занимал небольшой охраняемый участок площадью около 20 м². Два других самца держались вместе, не имели собственной территории и скрывались во временных норах на участке самца №10. Наиболее регулярные взаимодействия происходили между разнопо-

лыми особями. Их спектр был широким – от нейтральных до агрессивных, в зависимости от места встречи и пола партнеров. Во многих случаях инициаторами агрессивных контактов выступали самки.

К концу I периода большая часть особей, находившихся под наблюдением, исчезла, и в вольере остались два самца, в том числе наиболее агрессивный самец №10, и одна самка. Причины исчезновения зверьков остались не вполне ясными. Скорее всего, они погибли, не выдержав стресса из-за частых агрессивных конфликтов.

26 мая (начало II периода наблюдений) в вольеру выпустили две пары перезимовавших зверьков (самцы №2 и №5, самки №1 и №19), а самца №10, как наиболее агрессивного, изъяли. Таким образом, во II периоде наблюдений (до 27 июня) в вольере находились три пары взрослых особей, в том числе пара, находившаяся под наблюдением в I периоде (самец №6 и самка №12). Полевки успешно размножались. В начале июня на поверхность вышел молодняк, родившийся у самки №1, которая была беременной перед подсадкой, а позднее – и у других самок.

Структура использования пространства у самок, сложившаяся к середине II периода, показана на рис 2.5.15. Индивидуальные участки самок даже в условиях вольеры оставались полностью разобщенными. Границы участков самцов №2 и №6 практически совпадали с границами участков самок №1 и №12, соответственно. Самец №5 свободно перемещался по всей вольере, однако большую часть времени проводил на участке самки №19.

С 27 июня по 2 августа в наблюдениях был сделан перерыв. К началу очередного (III) периода наблюдений в вольерной группировке остались только два взрослых зверька: самец №5 и самка №19. Самец №2 исчез в перерыве между II и III периодами. Взрослые самки №1 и №12 погибли в начале августа после очередного отлова для подновления их меток.

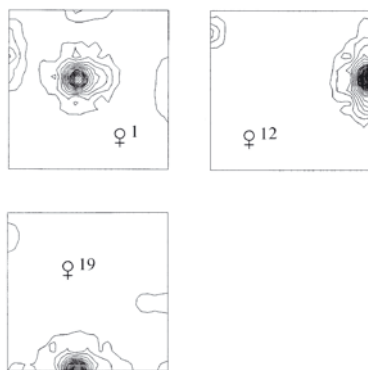


Рис. 2.5.15. Структура использования пространства взрослыми самками полевки Брандта, *Lasiopodomys brandtii*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

В III периоде (со 2 августа по 20 сентября) под наблюдением находились два выводка сеголеток, рожденных самками №1 и №12 (в общей сложности 6 самцов и 5 самок), а также семейная группа в составе пары взрослых особей (самец №5 и самка №19) и их потомства – 11 сеголеток из двух выводков, в том числе 4 самца и 7 самок. Первый выводок в этой семье вышел на поверхность в начале июля, второй – в августе. После гибели двух взрослых самок пространственная структура вольерной группировки изменилась, но незначительно.

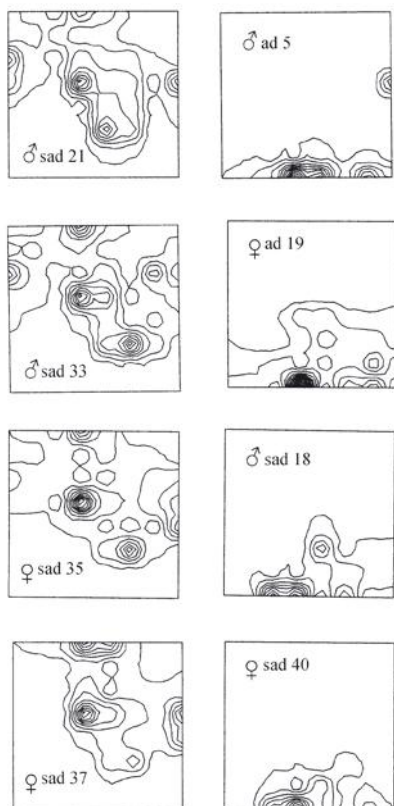


Рис. 2.5.16. Структура использования пространства взрослыми и полувзрослыми особями полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольере 20×20 м. Группа сеголеток: №№ 21, 33, 35, 37. Семейная группа: самец №5, самка №19, сеголетки №18 и №40. Остальные обозначения как на рис. 2.5.15.

Активность взрослого самца №5 была сосредоточена на участке, занимаемом самкой №19 и ее потомством. Два выводка сеголеток, оставшихся без родителей, объединились в одну группу и занимали общий участок обитания, площадь которого немного сократилась к концу наблюдений. В этой

объединенной группе молодые зверьки свободно перемещались по своей территории, хотя и сохранили привязанность к разным гнездовым норам. Таким образом, в III периоде пространство вольеры было поделено на две неравные части: одну (большую по площади) занимала объединенная группировка сеголеток, другую (меньшую) – семейная группа самца №5 и самки №19. До конца наблюдений обе группировки охраняли свои участки обитания, и степень их перекрывания была относительно небольшой. На рис. 2.5.16 показана система использования пространства вольеры на примере выборочных особей, наиболее активных в охране территории.

О характере отношений между особями-соседями помогают судить диаграммы на рис. 2.5.17. Во взаимодействиях взрослых особей одного пола преобладали элементы агрессивного поведения (60-62%). У разнополых партнеров частота агрессивных контактов была существенно меньшей – 20-25%.

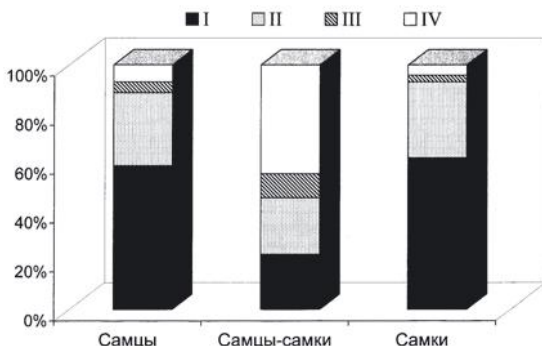


Рис. 2.5.17. Соотношение различных форм взаимодействий, инициированных особями-соседями в вольерных группировках полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в однополых и разнополых диадах. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые.

Пространственное обособление и преобладание агрессивных взаимодействий между взрослыми особями одного пола позволяют сделать вывод, что у них устанавливаются отношения территориального доминирования, благодаря которым поддерживается пространственная изолированность семейно-групповых участков. При этом, однако, сохраняется возможность регулярных миролюбивых взаимодействий между взрослыми разнополыми особями из соседних семейных групп.

Наблюдения, начатые летом 2000 г. и продолженные в 2001 г., позволили проследить генезис взаимоотношений в вольерных группировках полевки Брандта на протяжении годового репродуктивного цикла.

Группа неполовозрелых сеголеток, в которой изначально не было агрессивных взаимодействий и полностью отсутствовала монополизация индивидуальных участков, распалась после совместной зимовки в результате

обострения отношений. Весной 2001 г. из всей группировки выжила только пара особей. Дополнительно выпущенные в вольеру взрослые перезимовавшие зверьки разделились на семейные пары, занявшие обособленные участки обитания. В этот период взаимоотношения между особями одного пола проявлялись, преимущественно, в агрессивной форме либо в виде взаимного избегания контактов. Размножающиеся самки занимали относительно небольшие и полностью обособленные участки обитания. Судя по характеру их взаимодействий, отношения между самками следует отнести к территориальному доминированию.

Подобные отношения характерны и для самцов, однако ограниченное пространство вольеры не позволяло уживаться вместе хотя бы двум-трем взрослым особям этого пола, которые в естественных популяциях, по-видимому, занимают более крупные участки обитания в сравнении с самками. Скорее всего, именно по этой причине к концу каждого из трех периодов наблюдений в вольере оставался только один взрослый самец.

Известно, что весной и в первой половине лета взрослые самцы охраняют территорию, занимаемую семейной группой, однако к концу лета они уступают функции охраны территории взрослым самкам и подростку, что, по-видимому, связано с началом запасаения кормов (Zöphel, 1999). Наблюдения за вольерными группировками вполне согласуются с этим выводом.

В августе-сентябре (III период наблюдений) активность единственного взрослого самца №5 была сосредоточена на участке, занимаемом самкой №19 и ее потомством. В объединенной группе сеголеток наиболее активно охраняли территорию зверьки старшей возрастной категории (из выводка самки №1), в том числе три самца и самка. В семейной группе с парой взрослых особей и молодым в охране территории лидировали взрослая самка №19 и четыре молодых зверька из старшего выводка, в том числе три самки и один самец. Взрослый самец №5 не принимал участия в охране территории. Более того, он, хотя и крайне редко, посещал соседний участок, избегая встреч со старшими сеголетками, но мирно общался с младшими. Его контакты с самкой №19 были редкими: зафиксировано восемь встреч, когда оба зверька ограничились обнюхиванием друг друга, и единственная принудительная чистка, инициатором которой был самец №5.

За III период наблюдений зарегистрировано 467 внутригрупповых взаимодействий. При сравнении группы сеголеток с семейной группой достоверных различий по частотам инициированных контактов не обнаружено. В подавляющем большинстве (до 87%) они были миролюбивыми (в основном, назо-назальные контакты и обнюхивание партнера). Ритуализованные агонистические взаимодействия (до 22%) были представлены преимущественно принудительными чистками и боксированием. Избегание контактов отмечали редко (этот показатель составлял в среднем 1.7%), а агрессивные взаимодействия внутри групп вообще не зарегистрированы.

О характере внутри- и межгрупповых взаимоотношений помогают судить социограммы (рис. 2.5.18), на которых для простоты показаны не все

члены семейных групп, а выборочные особи, отличавшиеся наиболее высокой социальной активностью.

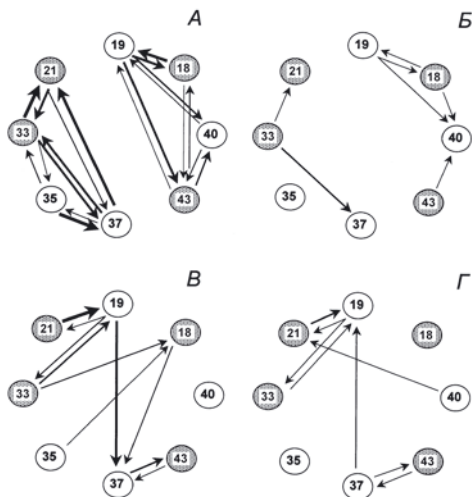


Рис. 2.5.18. Социограммы взаимодействий между полевками Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в вольере в III периоде. А – миролюбивые контакты ($n=117$), Б – ритуализованные агонистические взаимодействия ($n=9$), В – агрессивные взаимодействия ($n=24$), Г – избегание контактов ($n=11$). Группа сеголеток – № 21, 33, 35, 37; семейная группа – № 18, 19, 40, 43. Самцы выделены серым цветом. Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных взаимодействий.

На рис. 2.5.19 показаны социограммы взаимодействий между зверьками в одной из семейных групп, находившихся под наблюдением в лабораторных условиях в клетке размером 1 м².

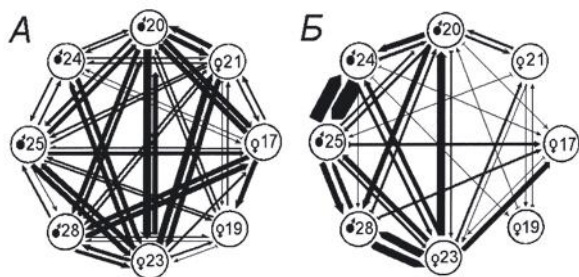


Рис. 2.5.19. Социограммы взаимодействий в семейной группе полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti*, в лабораторных условиях. А – миролюбивые контакты ($n=201$), Б – ритуализованные агонистические взаимодействия ($n=140$). Взрослые особи: самец №20 и самка №21. Остальные обозначения как на рис. 2.5.18.

Социограммы наглядно демонстрируют отсутствие выраженной асимметрии взаимодействий между членами семейной группы, и это указывает на отсутствие абсолютных лидеров. Мирлолюбивые взаимодействия (рис. 2.5.19, А) отмечены практически во всех диадах, причем лидировали в этих взаимодействиях не взрослые особи (самец №20 и самка №21), а молодые зверьки, среди которых особо выделялись самец №28 и самка №23. В ритуализованных агонистических взаимодействиях (рис. 2.5.19, Б) лидировала молодая самка №23, взрослый самец №20 занимал второе место, а взрослая самка №21 – всего лишь шестое.

В других семейных группах полевки Брандта, находившихся под наблюдением в лабораторных условиях, молодые особи также лидировали в миролюбивых взаимодействиях, но в ритуализованных агонистических взаимодействиях доминирующее или субдоминирующее положение занимала какая-либо взрослая особь, причем в одной группе доминировала одна из двух взрослых самок, а в трех других взрослые самцы уступали лидерство молодым особям. Вместе с тем, все элементы полового поведения, в том числе успешные спаривания, зарегистрированы только у взрослых особей. В группах с двумя взрослыми самками обе успешно спаривались с самцом и приносили потомство, их детеныши находились в одном гнезде и нормально развивались. В группе с тремя взрослыми самками потомство приносила только одна из них (Громов, 2001б). О характере взаимодействий в семейных группах полевки Брандта в лабораторных условиях можно судить по диаграммам на рис. 2.5.20. Агрессивные взаимодействия в этих семейных группах не были зарегистрированы вовсе. В подавляющем большинстве случаев (более 80%) отмечены миролюбивые контакты.

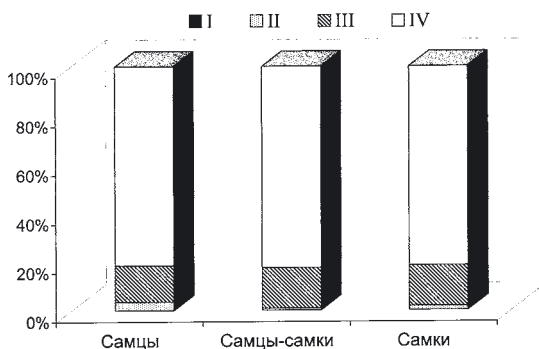


Рис. 2.5.20. Соотношение различных форм взаимодействий в семейных группах полевки Брандта, *Lasiopodomys brandtii*, в однополых и разнополых диадах при содержании в лабораторных условиях. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые.

Резюмируя, остается отметить, что к основным особенностям пространственно-этологической структуры поселений полевки Брандта относятся:

охрана семейно-групповых участков, высокий уровень толерантности в отношениях между членами семейной группы, низкая степень асимметрии социальных взаимодействий и, соответственно, отсутствие абсолютных лидеров (доминантов), антагонизм в отношениях между членами разных семейных групп, совместная зимовка особей в семейных группах и распад последних с началом весеннего размножения. Миролюбивые формы взаимодействий у этого вида слабо связаны с социальным ранжированием, следовательно, нет оснований говорить об иерархии доминирования или подчинения. Асимметрия в проявлениях ритуализованного агонистического поведения также выражена слабо. Принимая во внимание эти обстоятельства, социальную структуру семейных групп полевки Брандта можно охарактеризовать как систему толерантных внутригрупповых отношений без явно выраженного лидирования.

Наблюдения за семейными парами, выкармливающими детенышей, проводили в лабораторных условиях (Gromov, 2005). Под наблюдением находились зверьки, родившиеся в неволе от производителей, отловленных в Бурятии в 1984-1990 гг. Для исследования были подобраны 10 пар неродственных особей в возрасте 3-4 месяцев, ранее не приносивших потомства. Для наблюдений использовали аквариумы размером 60×30×35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 15×12×8 см с прозрачным верхом из плексигласа. Дно аквариумов засыпали тонким слоем (2-3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовых камерах использовали древесную стружку. Семейные пары помещали в подготовленные для наблюдений аквариумы за 7-10 дней до рождения детенышей. Число детенышей в выводках варьировало от 3 до 7.

Наблюдения проводили в соответствии с ранее разработанной методикой (Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Громов, 2007). Весь период наблюдений, начинающийся со второго дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 20 дней, разделили на четыре пятидневки: 2-6, 7-11, 12-16 и 17-21-й дни. Наблюдения проводили в вечернее время в течение 1 часа с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз, а суммарное время за весь период наблюдений для каждой пары составляло 12 часов. Регистрировали время нахождения взрослых особей в гнезде (с точностью до 1 мин), продолжительность чистки детенышей (с точностью до 1 с), доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, число манипуляций с гнездовым материалом. При статистической обработке данные, полученные за каждую из четырех пятидневок, усредняли.

Прямая забота о потомстве. Находясь в гнезде, взрослые особи согревают и вылизывают детенышей, поэтому общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) служит важным показателем родительской заботы. В таблице 2.5.6. и на рис. 2.5.21 приведены соответствующие количественные характеристики для самок и самцов.

Достоверных различий по показателю ОВНГ между самцами и самками не обнаружено, однако у самцов выявлена слабо выраженная тенденция

находиться в гнезде дольше самок. Следует отметить, что показатель ОВНГ практически не снижался на протяжении всего периода наблюдений.

Таблица 2.5.6

Показатели родительского поведения самок и самцов полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений) с оценкой различий (p)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы	p^*
Общее время нахождения в гнезде (мин)	53.2 ± 1.0	56.0 ± 0.6	0.064
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	2.7 ± 0.4	5.5 ± 0.8	0.001
Продолжительность чистки детенышей (с)	79 ± 10	38 ± 8	0.001
Манипуляции с подстилкой (частота)	6.4 ± 1.4	2.1 ± 0.6	0.001
Доставка гнездового материала (частота)	1.6 ± 0.2	0.6 ± 0.4	0.025

* Wilcoxon matched pairs test

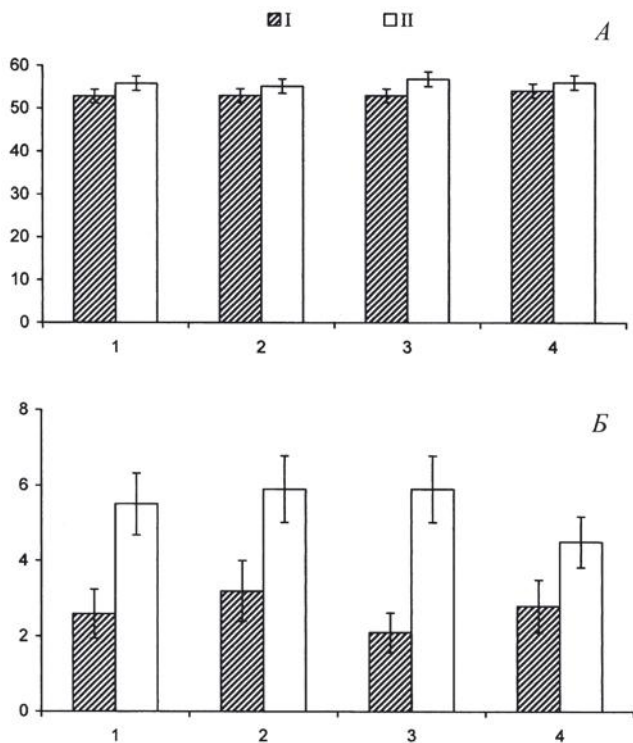


Рис. 2.5.21. Общее время нахождения в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у самок (I) и самцов (II) полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); вертикальная шкала – время, мин; 1-4 – номера пятidineвок.

Взрослые особи не покидали гнездо на длительное время. Кроме того, они сменяли друг друга на время отсутствия партнера, поэтому детеныши редко оставались в гнезде одни, и периоды эти были очень короткими – в среднем не более 2 мин за 1 час наблюдений (рис. 2.5.22, А).

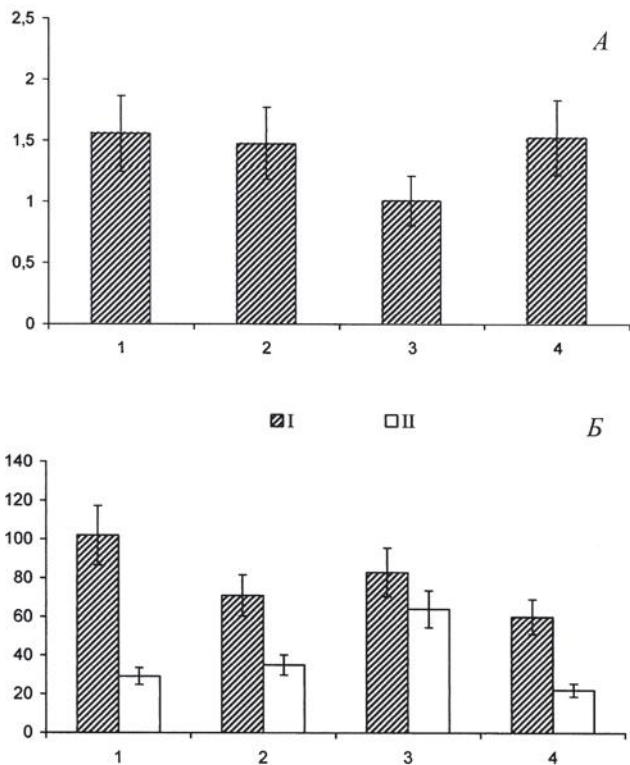


Рис. 2.5.22. Суммарная продолжительность: А – периодов, в течение которых детеныши остаются в гнезде одни; Б – чисток (вылизывания) детенышей самками (I) и самцами (II) полевки Брандта, *Lasiopodomys brandtii*; вертикальная шкала для Б – время, с; остальные обозначения как на рис 2.5.21.

Продолжительность чисток детенышей незначительно сократилась к концу наблюдений (рис. 2.5.22, Б), при этом самки уделяли этой процедуре значительно больше времени, чем самцы, за исключением 3-й пятидневки.

Затаскивание выползающих детенышей в гнездо отмечали редко: всего зарегистрировано 8 подобных случаев у самцов и лишь однажды – у самок.

Косвенная забота о потомстве. Взрослые особи занимались устройством гнезда на протяжении всего периода наблюдений, при этом самки были значительно активнее самцов (рис. 2.5.23, А). Манипуляции с подстилкой у самок к концу периода молочного вскармливания детенышей отмечались реже, тогда как у самцов снижения этого показателя не выявлено. Доставку

гнездового материала у самок регистрировали на протяжении всего периода наблюдений, а у самцов – только в течение первых двух пятидневок. Активность взрослых особей падала по мере подрастания детенышей.

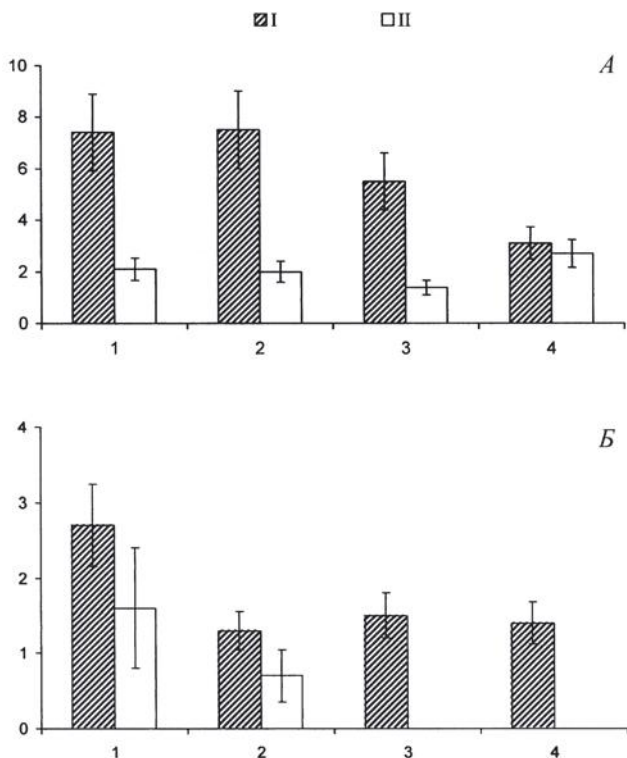


Рис. 2.5.23. Число манипуляций с подстилкой (А) и частота доставки гнездового материала (Б) у самок (I) и самцов (II) полевки Брандта, *Lasiopodomys brandti* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); 1-4 – номера пятидневок.

Крайне нерегулярной была доставка корма в гнездо, отмеченная у самок в 15 случаях, а у самцов – в 11 случаях.

Корреляционный анализ показал, что ни одна из форм родительского поведения не зависела от числа детенышей в выводке: коэффициент корреляции Спирмена ни у самок, ни у самцов не отличался достоверно от 0.

Результаты проведенных наблюдений свидетельствуют, что во всех семейных парах самец с самкой занимали одно общее гнездо и во всех отношениях демонстрировали высокий уровень заботы о потомстве. По такому показателю, как время нахождения в гнезде с детенышами самцы даже превосходили самок. Последние проявляли более высокую активность, чем самцы, вылизывая детенышей, а также при устройстве гнезда. Особо следует отметить, что существенного снижения показателей прямой заботы о

детенышах по мере их взросления не зарегистрировано. Эта особенность родительского поведения характеризует виды с прочными парными связями и семейно-групповым образом жизни. Самцы больше времени проводили в гнезде в отсутствие партнера в сравнении с самками. Такое поведение самцов, возможно, объясняется тем, что самка затрачивает больше энергии на выкармливание потомства и, следовательно, вынуждена покинуть гнездо и кормиться дольше, поэтому самец компенсировал длительные периоды отсутствия самки, дольше находясь в гнезде с детенышами.

В заключение необходимо еще раз подчеркнуть, что высокий уровень родительской заботы у полевки Брандта обеспечивается не только соответствующим поведением самок, но и дополнительным родительским вкладом самцов, которые проявляют как прямую (обогревание и вылизывание детенышей), так и косвенную заботу о потомстве. Самцы значительно уступают самкам по таким показателям, как продолжительность вылизывания детенышей, манипуляции с подстилкой и доставка гнездового материала, позволяя говорить о дифференцированном родительском вкладе, однако благодаря совместному нахождению самца и самки в гнезде с детенышами, их обогреванию и грумингу, обеспечивается высокий уровень тактильной стимуляции детенышей.

Монгольская, или когтистая, песчанка, *Meriones unguiculatus*, распространена в Забайкалье, Туве, Монголии, Северном и Северо-Восточном Китае. Размножение в популяциях этого вида охватывает период с февраля по сентябрь. С марта по июнь перезимовавшие самки приносят до трех помётов, а с июня приступают к размножению самки первых (весенних) выводков. Число эмбрионов варьирует от 3 до 11 (в среднем 6.4). Для монгольской песчанки характерен дневной образ жизни. Летом зверьки наиболее активны в утренние и вечерние часы, а весной и осенью – в середине дня (Леонтьев, 1954, 1957, 1962; Хамаганов, 1954). Пространственно-этологическую структуру поселений этого вида в репродуктивный период изучали в 1976-1978 гг. и 1990 г. в южных районах Тувы; полевые исследования сочетали с наблюдениями за семейными группами в вольерах (Громов, Попов, 1979; Громов, 1981а, б, 1992, 2000а, б). Полевые исследования показали, что семейные группы состоят обычно из одного взрослого самца, одной или двух, реже трех взрослых самок и их потомства. Семья с одной или двумя самками составляют 70%. Встречаются также неполные семейные группы (22%), в которых отсутствует один или оба взрослых зверька. В редких случаях в семейных группах присутствуют два взрослых самца, но в размножении участвует только один из них. Число сеголеток зависит от числа размножающихся самок. Молодые особи остаются в составе семьи длительное время, обычно до февраля-марта, т.е. до начала следующего сезона размножения. Часть молодых зверьков, достигших половой зрелости, расселяется в конце лета.

Каждая семейная группа занимает отдельный участок обитания с двумя-тремя гнездовыми норами и охраняет его от других особей своего вида.

Границы охраняемой территории, особенно в зоне перекрывания соседних семейно-групповых участков, выделяются достаточно отчетливо, при этом ширина зоны перекрывания невелика и составляет 0.5-2 м (рис. 2.5.24).

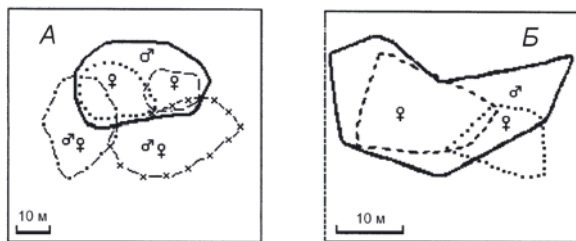


Рис. 2.5.24. Территориальная структура изолированных локальных поселений монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в составе трех семейных групп на кошаре (А) и одной сложной семейной группы в целинной степи (Б), Тува, 1977 г.

В охране семейно-групповых участков принимают участие, как правило, все взрослые и полувзрослые особи (Громов, Попов, 1979; Громов, 1992). При относительно высокой плотности населения семейно-групповые территории частично перекрываются, а при низкой плотности популяции полностью обособлены одна от другой (рис. 2.5.25).

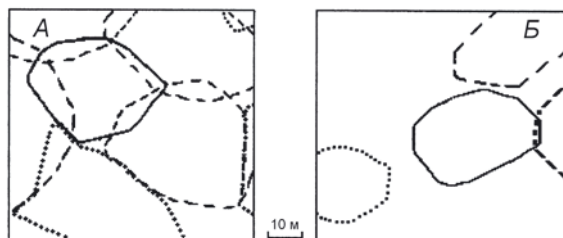


Рис. 2.5.25. Примеры распределения семейно-групповых участков монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в поселениях на залежных полях при высокой (А) и низкой (Б) численности.

В сложных по составу семейных группах самки либо относительно мирно сосуществуют на одной территории (при этом в размножении участвует только одна из них), либо каждая занимает обособленный и охраняемый гнездовой участок. В последнем случае все взрослые самки участвуют в размножении. Территория взрослого самца в сложных по составу семейных группах охватывает гнездовые участки самок и по площади обычно превосходит их сумму. Перемещения детенышей в раннем возрасте ограничены преимущественно материнским участком, но подростки могут использовать всю территорию сложной семейной группы, за исклю-

чением пространства, занятого гнездовыми участками других кормящих самок.

Еще один пример взаимного размещения семейно-групповых участков монгольской песчанки показан на рис. 2.5.26.

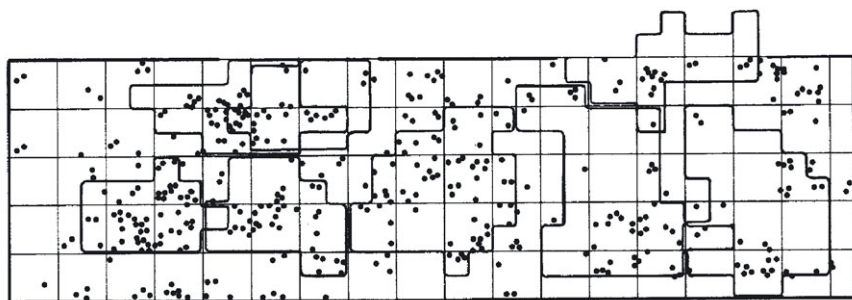


Рис. 2.5.26. Расположение семейно-групповых территорий монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, на площадке мечения размером 50×175 м. Границы семейных групп выделены сплошными линиями. Черными точками отмечены выходы из нор (по: Ågren et al., 1989).

Размеры семейно-групповых участков относительно невелики, и их площадь варьируют от 100 до 1600 м² (в среднем 750 м², $n=22$). У территориальных самок в составе сложных семейных групп участки занимают меньшую площадь – от 100 до 1000 м² (в среднем 520 м², $n=6$).

Система использования пространства в пределах семейно-группового участка свидетельствует о неоднородности его структуры: выделяется активно посещаемая центральная часть (“ядро”) вблизи гнездовой норы и реже посещаемая периферия. Такая структура наиболее типична для простых семей и гнездовых участков самок в составе сложных семейных групп. Территория взрослого самца в группах с двумя-тремя самками имеет более сложную структуру, в которой выделяются два-три (по числу самок) “центра активности”, связанных с гнездовыми участками самок, и реже посещаемая периферия.

Благодаря защите семейно-групповых участков, степень их монополизации очень высока. В простых семейных группах, включающих пару взрослых особей с потомством, занимаемая территория обобществляется всеми членами группы, которые маркируют ее и охраняют.

Наблюдения за семейными группами в вольерах площадью 400 м² свидетельствуют, что пространственная структура с высокой степенью монополизации охраняемой территории поддерживается и в этих условиях, причем взрослые особи могут занимать участки обитания с практически неизменными границами в течение длительного периода (до 2 лет).

В качестве примера на рис. 2.5.27 показана структура использования пространства членами двух семейных групп, поделивших площадь вольеры на две неравные части. Одну часть занимала семья из двух взрослых перезимовавших особей (самец №30 и самка №31) и одного полувзрослого сам-

ца №43, рожденного весной, другую – сложная семейная группа в составе двух взрослых перезимовавших самцов (№34 и №40) и самки (№42). Распределение зон активности зверьков показывает, что доля совместно используемой территории (зона перекрывания семейно-групповых участков) крайне незначительна: лишь в центре вольеры выделяются два небольших локуса, где зарегистрировано относительно регулярное пребывание полу-взрослого самца №43 на территории, занимаемой соседней семейной группой, а также редкие заходы самца №34 на периферию территории соседей. У каждой семейной группы имелось несколько наиболее часто посещаемых локусов, в пределах которых располагались гнездовые и защитные норы. У соседних семей подобные локусы обособлены в максимальной степени.

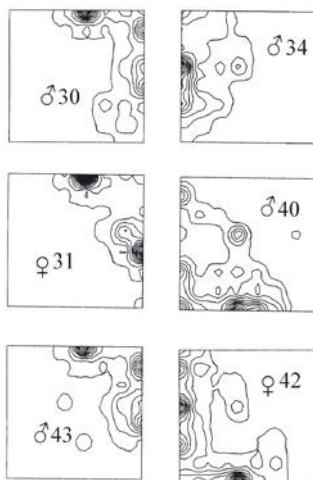


Рис. 2.5.27. Структура использования пространства двумя семейными группами монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в вольере 20×20 м. Данные регистраций особей в квадратах вольеры обработаны с помощью компьютерной программы SURFER 4.03. Семейная группа I: взрослые самец №30 и самка №31 и полувзрослый самец №43; семейная группа II: самец №34, самец №40 и самка №42. Высокая плотность концентрических линий указывает на центры активности особей.

Помимо семейных групп в поселениях монгольской песчанки в репродуктивный период встречаются особи-одиночки, не имеющие постоянного участка обитания и широко перемещающиеся в пределах одного или нескольких поселений. Присутствие таких особей объясняется частичным распадом семейных групп, расселением перезимовавших особей, занятых поисками партнеров для образования пары, и выселением части полувзрослых зверьков из первых (весенних) выводков.

Формирование семейных пар автор наблюдал в конце весны и начале лета в кошарных поселениях, которые обновляются из года в год. В 5 из 11 зарегистрированных случаев основателями семейно-группового участка

были самки, в 3 случаях самцы и еще в 3 случаях – пары разнополых особей. Формирование новых семейных пар в результате распада семей или гибели особей-основателей семейных групп происходит, в основном, в конце зимы или начале весны.

Семейные пары и простые семейные группы, объединяющие изначально двух-трех особей, в течение сезона размножения преобразуются в сложные семейные группировки с несколькими выводками, которые не расселяются и остаются на родительском участке до конца сезона размножения. Летом и осенью отмечено выселение некоторых молодых зверьков, достигших половой зрелости, но большинство сеголеток, особенно из последних выводков, остается зимовать в составе семьи.

Взаимоотношения между взрослыми и молодыми членами группы отличаются толерантностью. Весной, с началом сезона размножения, происходит частичный распад семейных групп – социотомия, выражающаяся в выселении практически всех перезимовавших прибылых зверьков, за исключением единичных особей. Расселение сопровождается обострением взаимоотношений между особями-родителями и их потомством. Дальнейшие изменения в составе семейных групп связаны с появлением новых выводков, либо с гибелью взрослых особей, в результате которой возникают “неполные” семейные группы с одной взрослой самкой либо одним взрослым самцом, а также группы, состоящие исключительно из сеголеток (в случае гибели обоих родителей).

Изменение состава семейных групп может происходить за счет перехода взрослых особей из одной семьи в другую. Так, в одной из семей взрослый самец, оставив на прежнем участке обитания двух самок с выводком, перешел в соседнюю группу, из которой исчез взрослый самец. В первые дни происходили регулярные конфликты, в особенности, между пришлым самцом и молодыми особями из этой группы, но позднее взаимоотношения нормализовались. Подобные ситуации отмечены и другими исследователями (Орленев, 1983, 1987). При внедрении в группу взрослого самца могут измениться границы семейно-группового участка. В одном из таких случаев центр активности группы постепенно сместился в сторону норы, занимаемой пришлым самцом, в результате чего изменились конфигурация и площадь участка (Орленев, 1987).

Социальную организацию семейных групп изучали путем наблюдений за мечеными особями в природе и открытых вольерах (Громов, Попов, 1979; Громов, 1981, 1990, 1992, 2000а). Исследования показали, что взаимоотношения между особями из разных семейных групп, независимо от их пола и возраста, можно определить как территориальное доминирование: хозяева семейно-группового участка изгоняют с него всех других представителей своего вида. Миролюбивые взаимодействия отмечены лишь у взрослых разнополых особей. Взаимоотношения между членами одной семейной группы, за исключением взрослых территориальных самок, характеризуются толерантностью и миролюбием. Иллюстрацией этому служат диаграммы на рис. 2.5.28.

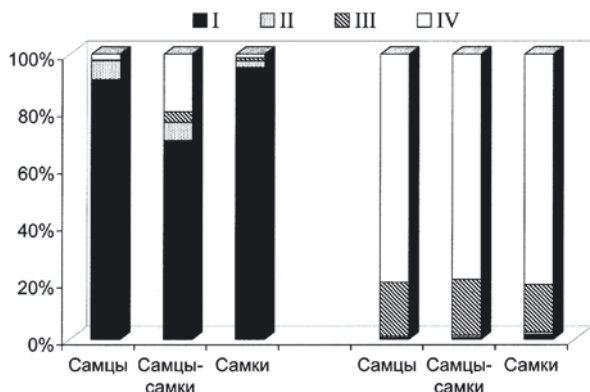


Рис. 2.5.28. Соотношение различных форм взаимодействий в однополых и разнополых диадах у монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* (по наблюдениям в природе и вольерах). Слева – особи-соседи, справа – члены семейных групп. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые.

Дополнительной иллюстрацией служат социограммы на рис. 2.5.29, где отражены взаимодействия между членами двух семейных групп, участки которых в вольере показаны выше (рис. 2.5.27).

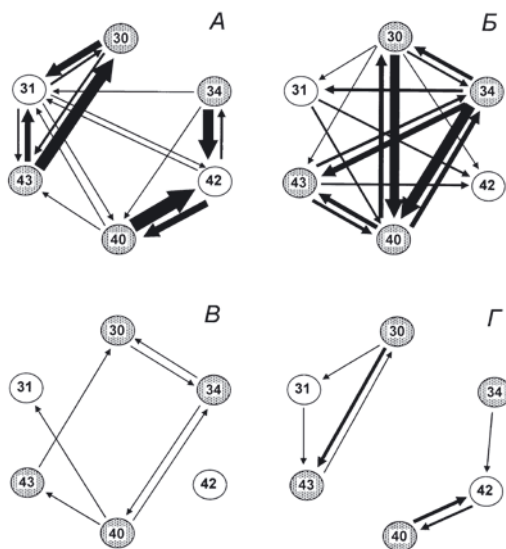


Рис. 2.5.29. Социограммы взаимодействий особей в двух семейных группах монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, в вольере. Семейная группа I – №30, 31, 43. Семейная группа II – №34, 40, 42. Самцы выделены серым цветом. Взаимодействия: А – миролюбивые ($n=265$), Б – агрессивные ($n=173$), В – избегание контактов ($n=8$), Г – ритуализованные агонистические ($n=34$). Толщина стрелок пропорциональна числу инициированных взаимодействий.

Миролюбивые взаимодействия, как и следовало ожидать, отмечали преимущественно между членами одной семьи, в редких случаях – между особями из разных семей (рис. 2.5.29, А). Агрессивные контакты, напротив, отмечены, в основном, при встречах особей из разных семей, а также между двумя взрослыми самцами в составе одной семейной группы (рис. 2.5.29, Б). Избегание контактов не является характерной чертой поведения монгольской песчанки и отмечается редко (рис. 2.5.29, В). Ритуализованные агонистические взаимодействия происходили преимущественно между членами одной семьи (рис. 2.5.29, Г).

О социальном ранжировании особей в семейных группах можно судить по элементам ритуализованного агонистического поведения (боковые стойки, принудительные чистки и т.п.) и аффилиативным контактам (следование за партнером, налезание на партнера, подлезание под него). Самцам-основателям группы обычно адресовано подавляющее число актов обследования и подчинения, а сами они инициируют большее число боковых стоек и агрессивных чисток в сравнении с другими, более молодыми самцами. Подобные взаимоотношения проявляются как в лабораторных условиях (Payman, Swanson, 1981), так и в природе или вольерах.

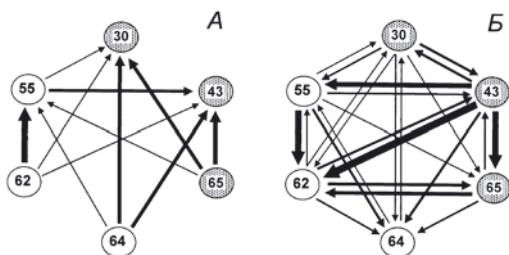


Рис. 2.5.30. Социограммы взаимодействий в одной из семейных групп монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* (по наблюдениям в вольере). А – следование и налезание на партнера ($n=43$), Б – ритуализованные агонистические взаимодействия ($n=81$). Обозначения, как на рис. 2.5.6.

В качестве примера на рис. 2.5.30 приведены социограммы взаимодействий в одной из вольерных семейных групп, в состав которой входили взрослый перезимовавший самец (№30), полувзрослый самец из первого выводка (№43) и четыре молодых зверька из второго выводка в возрасте 2.5 месяца (№55, 62, 64, 65). Судя по частоте демонстраций и направленности таких элементов поведения, как следование и налезание на партнера (рис. 2.5.30, А), взрослый и полувзрослый самцы занимали наиболее высокое иерархическое положение, поскольку им были адресованы почти все контакты такого рода, но сами они не были инициаторами ни одного из указанных взаимодействий.

Показатели частоты и направленности элементов ритуализованного агонистического поведения (рис. 2.5.30, Б) также свидетельствуют о том, что

взрослый и полувзрослый самцы находились на вершине иерархии. Среди молодых особей выделялась самка №55, а также самец №65, которым по рангу уступали остальные молодые зверьки. Среди двух последних самка №62 занимала более высокое иерархическое положение в сравнении с самкой №64.

Следует подчеркнуть, что иерархию доминирования в семейных группах монгольской песчанки нельзя назвать абсолютной, поскольку индексы асимметрии миролюбивых и ритуализованных агонистических взаимодействий, в которых она проявляется, относительно низки. Исключение составляют некоторые аффилиативные взаимодействия (следование за партнером, налезание на партнера), асимметрия которых может достигать максимума (рис. 2.5.30). Взрослым особям, занимающим высшее иерархическое положение, могут быть адресованы единичные ритуализованные агонистические акты со стороны младших и, соответственно, подчиненных особей.

Социальный ранг особи в семейной группе, в первую очередь, детерминирован ее возрастом: взрослые особи-основатели группы занимают высшее иерархическое положение, а зверьки из старших выводков доминируют над младшими. Однако дифференциация по рангам обнаруживается и у молодых особей одного возраста.

Иерархическая организация семейных групп проявляется в различных стереотипах поведения и накладывает отпечаток на поведенческие роли каждого члена группы. Характерным индикатором высокого социального ранга особи служит принудительная чистка. Взрослые особи регулярно чистят подрастающих детенышей. В группах молодых особей, по мере их взросления, также устанавливаются иерархические отношения, и высоко-ранговые молодые зверьки, точно так же, как и взрослые, принудительно чистят молодых особей более низкого ранга.

Стереотип поведения высокоранговой особи характеризуется относительно низкой частотой аффилиативных элементов поведения (обнюхивание партнера, следование за ним, налезание, позы подчинения) и, напротив, высокой частотой ритуализованных демонстраций (угрожающие боковые стойки, принудительные чистки). Этот стереотип могут демонстрировать как самцы, так и самки. Главная особенность стереотипа поведения подчиненной особи (субординанта) – *поведенческий инфантилизм*, проявляющийся в демонстрации поведения, типичного для детенышей (инициирование большего числа таких актов, как обследование партнера, следование за ним, налезание на партнера, пассивное подчинение принудительной чистке), в сочетании с низкой частотой демонстраций ритуализованного агонистического поведения. Следует отметить, что преобладание элементов подчинения в репертуаре поведения низкоранговых зверьков не провоцируется действиями доминантов, но целиком определяется инициативой подчиненных особей, выражающих повышенный интерес к высокоранговым членам группы. Иерархия в семенных группах проявляется, главным образом, в демонстрации подчинения, и различия в ранговых позициях членов семейной группы возникают в связи активной демонстрацией аффилиативного

поведения низкоранговыми особями. В связи с этим термин “иерархия соподчинения”, по аналогии с сообществами некоторых приматов (Rowell, 1966, 1974), представляется более точным для описания взаимоотношений в семейных группах монгольской песчанки.

В естественных поселениях преобладают семейные группы с парой взрослых особей, поэтому можно полагать, что для этого вида типичны моногамные отношения. Наряду с этим, встречаются семьи с двумя-тремя самками, и систему спариваний в этом случае можно назвать полигамной. Более того, наблюдения показывают, что самцы, равно как и самки, нередко спариваются не только со своим постоянным партнером, но и с особями из соседних семейных групп (Громов, 2000а). Таким образом, система спариваний очень лабильна, и в ней присутствуют признаки моногамии, полигинии и полиандрии. При этом прочность парных связей в семейных группах, несомненно, высока, поэтому моногамию у монгольской песчанки следует рассматривать не как признак системы спаривания (*genetic monogamy*), а как характеристику социальных отношений (*behavioral monogamy*).

Наблюдения в неволе свидетельствуют, что самцы, наравне с самками, ухаживают за новорожденными детенышами: согревают их своим теплом, вылизывают и возвращают в гнездо, если они выползают наружу (Elwood, 1975, 1977; Waring, Perper, 1979, 1980; Weinandy, Gattermann, 1999). В уходе за детенышами принимают участие и молодые зверьки из старших выводков. У молодых самок, остающихся в семейной группе, отмечается задержка полового созревания и проявление активности, связанной с заботой о детенышах (Saltzman et al., 2006).

В одном из первых исследований, посвященных изучению родительского поведения монгольской песчанки (Elwood, 1975; Elwood, Broom, 1978), под наблюдением находились 27 семейных пар, которые в общей сложности принесли 55 выводков (происхождение особей не указано, за исключением того, что они получены в результате лабораторного разведения). Пары содержали в пластиковых клетках размером 25×39×19 см, в которые в качестве подстилки закладывали фильтровальную бумагу. В выводках оставляли 3 или 5 детенышей. Наблюдения проводили через сутки с 1 по 24-й день после рождения детенышей четыре раза по 7.5 мин с перерывами по 10 мин, так что общее время наблюдений составляло 30 мин. Каждые 10 секунд с интервалом 5 с регистрировали нахождение взрослых особей в гнезде, соприкосновение с зверьками из фильтровальной бумаги, скучивание с детенышами, вылизывание и затаскивание детенышей в гнездо, гнездостроение (доставка бумаги в гнездо и манипуляции с гнездовым материалом). Максимально возможное число регистраций для каждой формы поведения составляло 120 за 30-мин период наблюдений. При обработке результатов количественные показатели выражали в % к максимально возможному числу регистраций.

В первые сутки после родов самки проводили в гнезде гораздо больше времени, чем самцы, но уже со второй недели наблюдений самцы по этому показателю превосходили самок (рис. 2.5.31, А). К концу наблюдений наме-

тилась тенденция сокращения периодов пребывания самок и самцов в гнезде с детенышами. Сходный временной тренд обнаружен и в отношении такого показателя родительского поведения, как продолжительность скучивания с детенышами (рис. 2.5.31, Б).

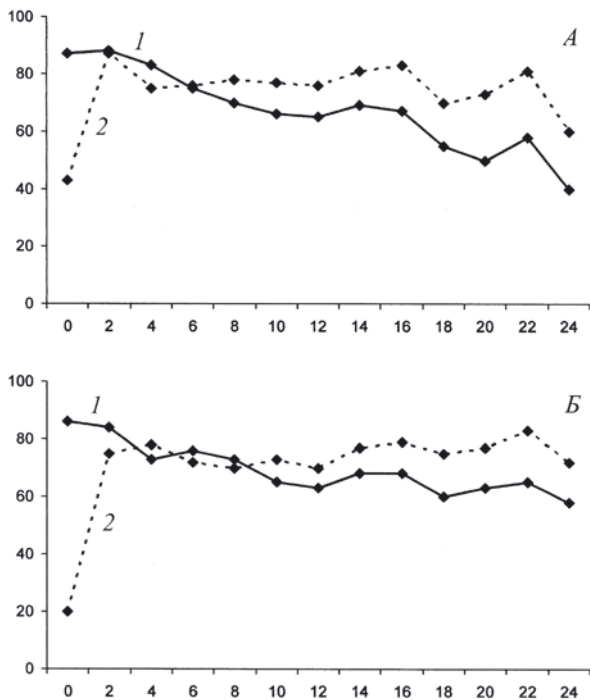


Рис. 2.5.31. Динамика показателей, отражающих время нахождения в гнезде (А) и скучивания с детенышами (Б) у самок (1) и самцов (2) монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* на протяжении периода наблюдений. Вертикальная шкала – %; горизонтальная – возраст детенышей, дни (по: Elwood, 1975, с изменениями).

Следует отметить, что средние величины этих двух показателей у самок были одинаковыми: находясь в гнезде, самки всегда находились в тесном контакте с детенышами. У самцов время скучивания с детенышами составляло 96% от времени нахождения в гнезде, т.е. последний показатель также напрямую отражает родительский вклад самцов в воспитание потомства.

Что касается чистки (вылизывания) детенышей, то по этому показателю самцы первые 2-2.5 недели после начала наблюдений незначительно уступали самкам (рис. 2.5.32, А), а в последнюю неделю наблюдений половые различия были незначительными и статистически недостоверными. Время, затрачиваемое самками на чистку детенышей, постепенно сокращалось по мере их подрастания, но у самцов этот показатель практически не снижался на протяжении всего периода наблюдений.

Половые различия в косвенной заботе о потомстве (обустройство гнезда) были выражены слабо и отчетливо проявлялись только первые 1-2 недели (рис. 2.5.32, Б). Активность взрослых особей, связанная с гнездостроением, резко сократилась к концу периода наблюдений.

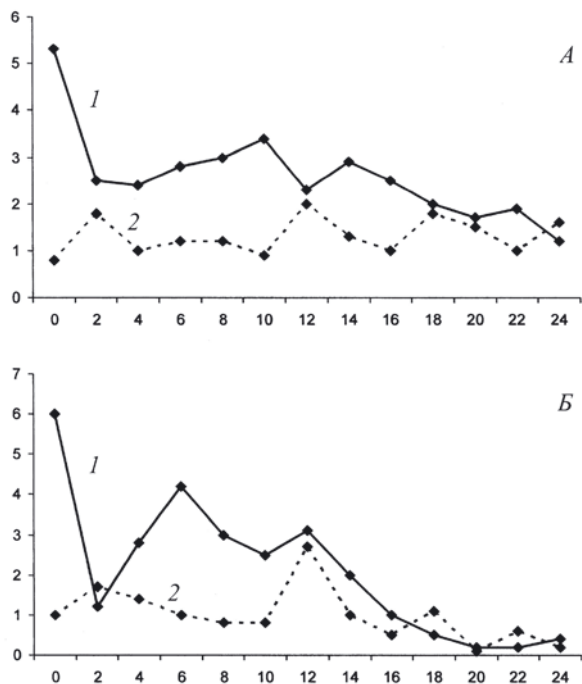


Рис. 2.5.32. Динамика показателей, связанных с чисткой (вылизыванием) детенышей (А) и гнездостроением (Б) у самок (1) и самцов (2) монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, на протяжении периода молочного вскармливания. Обозначения как на рис. 2.5.31 (по: Elwood, 1975, с изменениями).

Затаскивание детенышей в гнездо отмечали редко: у самок эта форма поведения отмечена в 51 случае, а у самцов – только дважды. В более позднем исследовании (Waring, Perper, 1979) показано, что у самки указанное поведение проявляется в любых ситуациях, а у самцов – преимущественно в отсутствие самки.

Поведение самок во многом определяется величиной выводка: увеличение числа детенышей влечет за собой сокращение времени, которое самка проводит вместе с детенышами и расходует на обустройство гнезда и, напротив, возрастает активность, связанная с чисткой (вылизыванием) детенышей. Аналогичные изменения в поведении, зависящие от величины выводка, обнаружены и у самцов (Elwood, Vroom, 1978).

Проведенные наблюдения свидетельствуют, что самцы монгольской песчанки проявляют высокий уровень родительской заботы, во многом не уступающий материнскому и, следовательно, играют важную роль в воспитании потомства.

Дальнейшие исследования показали, что самка благодаря присутствию и участию самца, проявляющему активную заботу о потомстве, расходует меньше времени на вылизывание детенышей и гнездостроение (Ahroon, Fidura, 1976). Особи, составляющие семейную пару, действуют не независимо друг от друга, а вполне слаженно (Waring, Perper, 1980; Weinandy, Gatterman, 1999). Если один из партнеров находится вне гнезда с детенышами, то другой с большой долей вероятности будет находиться в гнезде. В результате детеныши не остаются без родительской опеки на продолжительное время. Механизмы такой координации поведения пока не изучены.

Поскольку для монгольской песчанки характерна отсрочка расселения молодняка, в одной семейной группе могут присутствовать молодые особи из двух и даже трех выводков. Наблюдения свидетельствуют, что подросшие молодые зверьки активно ухаживают за детенышами из младших выводков: согревают, скучиваясь с ними в гнезде, вылизывают, а также помогают взрослым особям в обустройстве гнезда. Вместе с тем, присутствие в семье зверьков из старших выводков может иметь негативный эффект на рост и развитие детенышей из младших выводков, которые нередко испытывают нехватку материнского молока (Ostermeyer, Elwood, 1984).

Результаты проведенных исследований (Elwood, 1975; Elwood, Broom, 1978) не позволяют, однако, сравнить их с данными, полученными для других видов, прежде всего, из-за существенных различий в методиках регистрации, а также из-за отсутствия усредненных оценок. В связи с этим автор провел дополнительную серию наблюдений за семейными парами в лабораторных условиях (Громов, 2009б). Для этих наблюдений отобрали особей 3–4-го поколения, рожденных в неволе от производителей, отловленных в 2003 г. в Убсунурской котловине (Республика Тува). Под наблюдением находились 10 семейных пар. Песчанок содержали в стеклянных террариумах размером 70×35×35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 20×15×10 см с прозрачным верхом из плексигласа. Дно террариумов засыпали тонким слоем (2–3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовые камеры закладывали древесную стружку. Семейные пары помещали в подготовленные для наблюдений террариумы за 7–10 суток до наступления родов у самок. Все особи успешно размножились, и число детенышей в выводках варьировало от 4 до 9 (в среднем 6.5).

Для регистрации данных использовали ранее разработанную и модифицированную методику (Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Громов, 2007). Наблюдения проводили через сутки со 2-го по 24-й день после рождения детенышей (в природе самки прекращают кормить их молоком через 3.5–4 недели после родов). Для сравнительного анализа период наблюдений разбили на четыре фазы-шестидневки: 1–6, 7–12, 13–18 и 19–24-е сутки. Регистрировали время нахождения особей-родителей в гнезде, продолжитель-

ность вылизывания детенышей, доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, частоту манипуляций с гнездовым материалом.

Прямая забота о потомстве. Усредненные характеристики поведения взрослых особей приведены в табл. 2.5.7.

Таблица 2.5.7

Показатели родительского поведения самок и самцов монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений) с оценкой различий (p)

Регистрируемые показатели	Самки	Самцы	p^*
Общее время нахождения в гнезде (мин)	45.1 \pm 2.9	47.7 \pm 2.4	0.454
Нахождение в гнезде без партнера (мин)	8.4 \pm 1.3	11.1 \pm 1.8	0.237
Продолжительность чистки детенышей (с)	109 \pm 18	110 \pm 22	0.548
Манипуляции с подстилкой (частота)	2.6 \pm 0.6	2.2 \pm 2.1	0.389
Доставка гнездового материала (частота)	0.6 \pm 0.5	0.1 \pm 0.1	0.086

* Wilcoxon matched pairs test

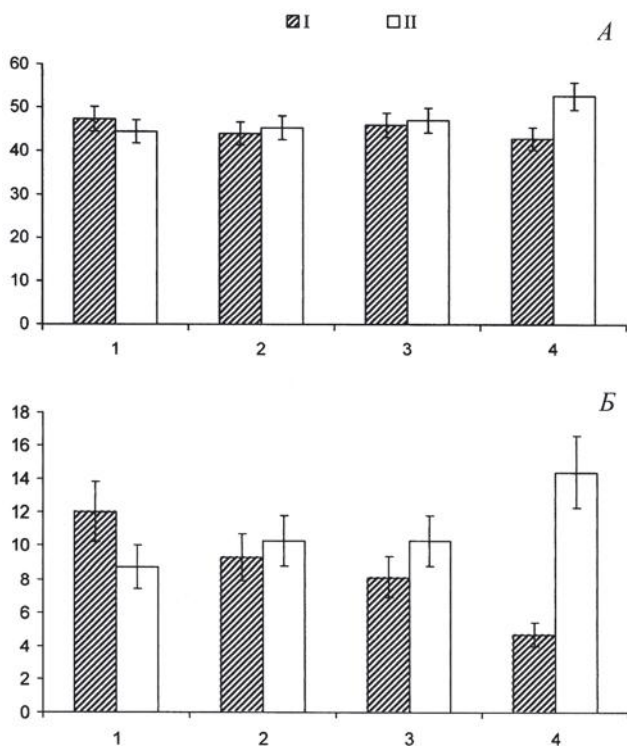


Рис. 2.5.33. Общее время нахождения в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б) у самок (I) и самцов (II) монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); вертикальная шкала – время, мин; 1-4 – номера шестидневок.

Общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) в расчете на 1 ч наблюдений служит важным показателем прямой родительской заботы. Достоверных половых различий по показателю ОВНГ не обнаружено (рис. 2.5.33, А), и этот показатель практически не снижался на протяжении всего периода наблюдений.

Не обнаружено существенных половых различий и по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (рис. 2.5.33, Б).

На протяжении всего периода наблюдений детеныши не оставались в гнезде без родителей более 6 мин за 1 ч наблюдений (рис. 2.5.34, А). В среднем этот показатель составлял 4.0 ± 1.4 мин.

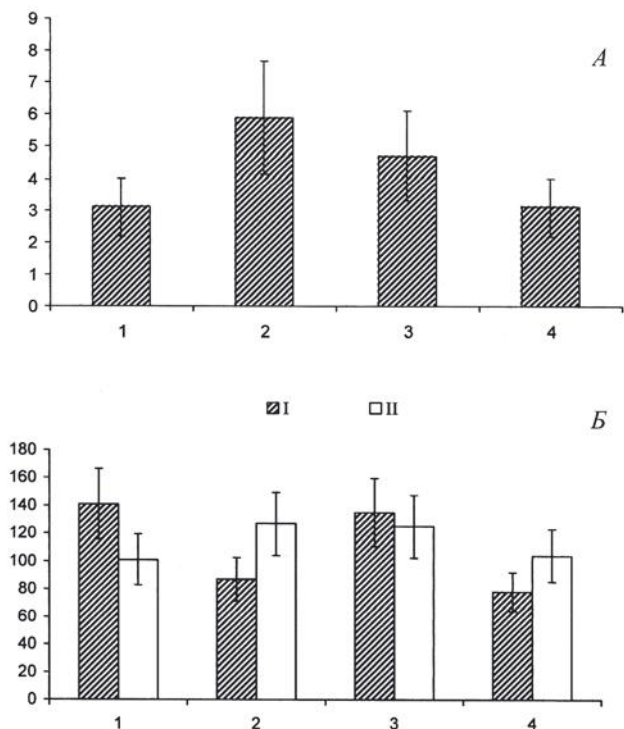


Рис. 2.5.34. Суммарная продолжительность: А – периодов, в течение которых детеныши остаются в гнезде одни; Б – чисток (вылизывания) детенышей самками (I) и самцами (II) монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*. Вертикальная шкала для Б – время, с; остальные обозначения как на рис 2.5.33.

По такому показателю, как продолжительность чистки детенышей, у самок обнаружился хорошо выраженный временной тренд (рис. 2.5.34, Б): длительность вылизывания детенышей была максимальной на протяжении 1-й и 3-й шестидневок, а к концу наблюдений сократилась (различия досто-

верны при сравнении со 2-й и 4-й шестидневками. У самцов продолжительность чисток детенышей оставалась практически на одном уровне до конца наблюдений. Половых различий по этому показателю также не обнаружено (табл. 2.5.7).

Косвенная забота о потомстве. Манипуляции с подстилкой в гнезде (МПГ) отмечали регулярно на протяжении всего периода наблюдений и у самок, и у самцов (рис. 2.5.35, А). Чаще наблюдали рыхление подстилки и изредка перекалывание отдельных частиц гнездового материала с места на место. Существенных различий по шестидневкам у самцов не обнаружено. У самок показатель МПГ во 2-й шестидневке был значительно выше, чем в последней. Достоверных половых различий по показателю МПГ не обнаружено.

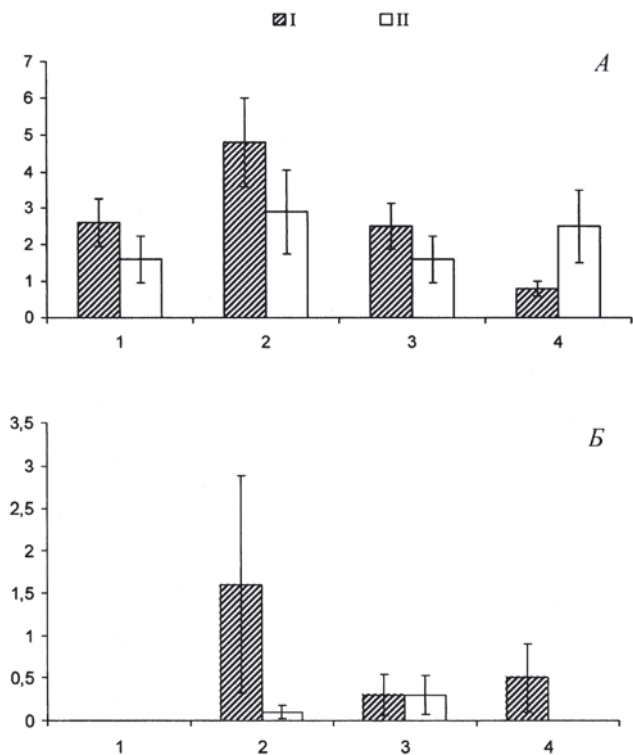


Рис. 2.5.35. Число манипуляций с подстилкой (А) и частота доставки гнездового материала (Б) у самок (I) и самцов (II) монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus* ($M \pm m$, за 1 ч наблюдений); 1-4 – номера шестидневок.

Самцы и в особенности самки занимались устройством гнезда преимущественно до рождения детенышей. После начала наблюдений доставку гнездового материала отмечали редко и достоверных половых различий по

этому показателю не обнаружено (табл. 2.5.7), за исключением 2-й шестидневки, когда самки были на порядок активнее самцов.

Доставка корма в гнездо отмечена в единственном случае, когда одна из самок принесла в гнездовую камеру зерна овса. Обычно и взрослые особи, и детеныши, начинающие выходить из гнезда в возрасте 11–12 суток, кормятся овощами и зерном, не затаскивая корм в гнездо.

Проведенные наблюдения подтвердили, что самцы и самки монгольской песчанки проводят в гнезде с детенышами примерно равное количество времени, в том числе и в отсутствие партнера, одинаковое внимание уделяют чистке (вылизыванию) детенышей и в равной степени заботливо обустроивают гнездо. Подобная характеристика поведения партнеров, помимо всего, свидетельствует и о высокой прочности парных связей.

Ондатра, *Ondatra zibethicus*, широко распространена на североамериканском континенте. В 1905 г. этот вид был завезен в Западную Европу и позднее акклиматизирован во многих странах. Экологии ондатры посвящено значительное число исследований (Слудский, 1948; Beer, 1951; Абашкин, 1972, 1976; Корсаков, 1972; Le Boulenge, 1972; Vincent, Quéré, 1972; Слудский и др., 1977; MacArthur, Aleksiuik, 1979; Proulx, Gilbert, 1983; Brooks, 1985; Caley, Boutin, 1985; Caley, 1987; Proulx, 1989). В северных частях ареала размножение ондатры начинается весной и заканчивается осенью (Страутман, 1963), но в некоторых южных популяциях самки могут приносить потомство в любое время года. Продолжительность эстрального цикла варьирует от 2 до 22 дней (McLeod, Bondar, 1952). В северных и горных областях самки приносят 1-2 помета, в южных – до 4 пометов за год. В отдельные годы в размножении участвует до 30% самок-сеголеток (Кудряшов, Кудряшова, 1982). Беременность длится от 22 до 30 дней. Число детенышей в помете варьирует от 1 до 11, а средняя величина выводка в разных популяциях колеблется от 3.8 до 8.5 (Страутман, 1963). Период молочного вскармливания длится около 4 недель, и к его окончанию у самки обычно рождается второй выводок. У детенышей в возрасте 4 недель, когда самка перестает кормить их молоком, масса тела составляет лишь 20% от массы тела взрослых особей (Marinelli, Messier, 1995), поэтому молодняк выселяется из семейных групп только после зимовки. Самцы и большинство самок достигают половой зрелости на втором году жизни.

Ондатра заселяет берега самых разнообразных водоемов. Основными убежищами служат норы, а также хатки, которые ондатра сооружает из веток и прибрежных растений, скрепленных илом. В летний период высота хаток составляет в среднем 48 см при ширине основания около 130 см; зимой размеры хаток увеличиваются, их высота достигает в среднем 70 см, а ширина основания – 155 см (MacArthur, Aleksiuik, 1979). Весной строительством хатки занимаются взрослые особи, а осенью в ремонте и сооружении убежищ активное участие принимает молодняк (Страутман, 1963). В зимний период хатка используется как основное убежище, где, благодаря ее обитателям, поддерживается относительно комфортная температура, благо-

приятствующая переживанию сильных холодов. В летний период температура внутри гнездовой камеры относительно невысока и постоянна, поэтому хатки спасают зверьков от зноя и используются для выращивания потомства (MacArthur, Aleksiuik, 1979).

Для ондатры характерен семейно-групповой образ жизни. Наиболее типичный состав семейных групп – размножающаяся пара с одним–двумя выводками (Слудский, 1948; Абашкин, 1976; Caley, 1987; Marinelli, Messier, 1993, 1995). Встречаются выводки сеголеток без взрослых особей (Абашкин, 1976). Реже в состав семейной группы входят самец с двумя взрослыми самками, уживающимися на одной территории. Систему размножения ондатры можно рассматривать как преимущественно моногамную (Sater, 1958; Kleiman, 1977; Proulx, Gilbert, 1983), однако в некоторых поселениях число взрослых самок может вдвое превышать число самцов, и в этой ситуации преобладает полигиния (Marinelli, Messier, 1993). Известны также случаи полиандрии – спаривания самки с двумя самцами (Мараков, Ширяев, 1976).

Помимо семейных пар в популяциях ондатры могут присутствовать одиночные взрослые самцы и самки (до 38% численности популяции). Подавляющее большинство из них – мигранты или особи, временно лишившиеся своего партнера (Caley, 1987).

Каждая семейная пара занимает охраняемый и тщательно маркируемый участок обитания, размеры которого зависят от типа водоема и распределения растительности (Страутман, 1963). Встречаются небольшие водоемы площадью до 0.01 га, где семья может благополучно существовать в течение года, но на крупных озерах площадь семейно-группового участка достигает 0.5 га, при этом его длина вдоль береговой линии составляет в среднем 170 м, а водная часть занимает площадь приблизительно 0.4 га. На водоемах с бедной растительностью на одну семейную группу приходится в среднем 416 м береговой линии и около 7 га площади водоема (Слудский, 1948; Абашкин, 1972; Корсаков, 1972). По оценкам других исследователей, средняя протяженность семейно-группового участка в разных популяциях варьирует от 100 до 400 м, при этом минимум составляет 77 м, а максимум – 1 км (Le Boulenge, 1972; Brooks, 1985; Caley, 1987).

В летний период размеры семейно-группового участка относительно постоянны, и его величина зависит от конфигурации береговой линии и обилия корма. Пространственная структура поселения при постоянном уровне воды относительно стабильна (Абашкин, 1972). В зимний период площадь участков обитания сокращается, и, как показало исследование с использованием радиотелеметрии (MacArthur, 1978), зимой 50% времени особи проводят вблизи основного убежища (на участке радиусом не более 15 м) и не удаляются от него более чем на 150 м.

Территория, занимаемая семейной группой, обычно разделена на две зоны: охраняемую и кормовую. Площадь охраняемой зоны варьирует от 350 до 3000 м²; вдоль ее границ располагается множество запаховых меток, и все “чужаки” из этой зоны изгоняются. Размеры кормовой зоны зависят от обилия кормов и плотности населения популяции, ее площадь составляет

0.04-1.0 га. При высокой плотности популяции границы кормовых зон соседних участков перекрываются. Подросшие молодые зверьки и взрослые особи кормятся исключительно за пределами охраняемой зоны (Корсаков, 1972). Участки соседних семейных групп обычно обособлены в пространстве (рис. 2.5.36), и их границы не перекрываются благодаря активной охране территории (Le Boulenge, 1972; Vincent, Quére, 1972; Мараков, Ширяев, 1976).

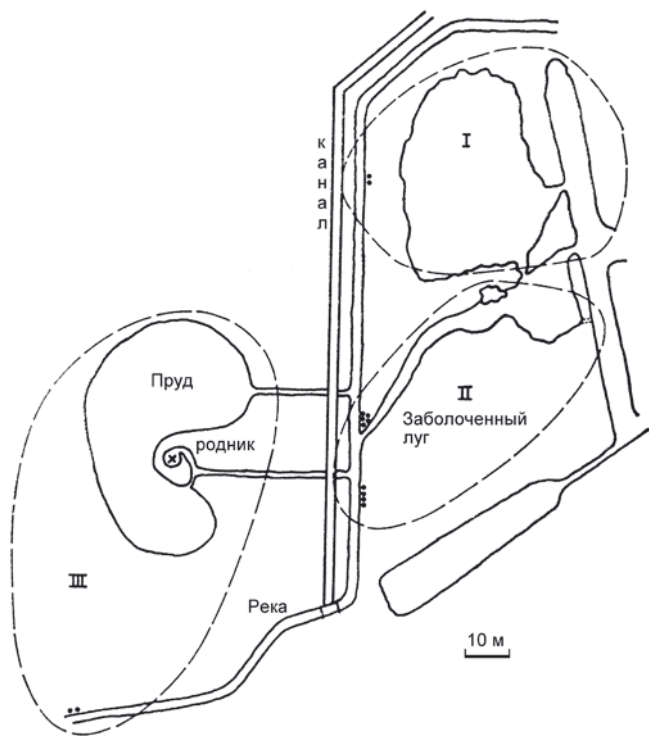


Рис. 2.5.36. Участки обитания (I, II, III), занимаемые тремя семейными группами ондатры, *Ondatra zibethicus*, в пределах территории общей площадью 2.5 га. Точками вблизи русла реки отмечено расположение центров максимальной активности зверьков (по: Vincent, Quére, 1972, с изменениями).

В летне-осенний период и в начале зимы охрана семейно-групповых участков выражена слабо. Толерантность неродственных особей друг к другу в это время года, по-видимому, способствует образованию новых семейных пар из числа мигрантов (Мараков, Ширяев, 1976).

В конце весны – начале лета половая активность самцов значительно повышается, и взаимодействия между резидентами и расселяющимися годовалыми зверьками становятся особенно частыми и напряженными. Именно

в этот период среди самцов, принимающих наиболее активное участие в охране территории, отмечается значительное число особей (до 68%) со следами ран и покусов. Порой раны обнаруживаются и у самок (Слудский, 1948; Мараков, Ширяев, 1976; Proulx, 1989).

Массовое расселение происходит преимущественно весной и осенью (Мараков, Ширяев, 1976). Весеннее расселение совпадает с периодом спариваний, а среди мигрантов преобладают особи из распавшихся семей. Зимой при недостатке кормов или промерзании всей толщи воды в самых мелких водоемах также отмечаются массовые перемещения зверьков (Слудский, 1948; Абашкин, 1972). Осенью на обмелевших водоемах, где сокращается площадь семейно-групповых участков, нередко происходит выселение подросших зверьков из первых выводков (Абашкин, 1976). Весеннее расселение перезимовавших годовалых особей рассматривается как один из механизмов избегания инбридинга, и, в соответствии с моногамной системой спаривания, у ондатры должны расселяться в равной степени и самцы, и самки (Dobson, 1982). Однако среди расселяющихся особей преобладают годовалые самцы (Sater, 1958), что более характерно для видов с полигамной системой спаривания. Исследование, проведенное в 1984-1985 гг. в провинции Онтарио, Канада (Caley, 1987), показало, что в период расселения число самцов почти вдвое превышает число самок, и среднее расстояние, на которое перемещаются расселяющиеся особи, составляет около 250 м. Сдвиг в соотношении полов в пользу самцов при расселении объясняется изначальным преобладанием особей этого пола среди детенышей, и это не противоречит моногамной системе спаривания (Caley, 1987).

Данные о социальной организации семейных групп ондатры относительно скудны. Эксперименты по парному ссаживанию особей в неволе показали, что наименьшее число агрессивных взаимодействий отмечается между членами одной семейной группы. При ссаживании особей, относящихся к разным семейным группам, происходили ожесточенные столкновения, приводящие к гибели одного из партнеров, особенно среди перезимовавших самцов (Абашкин, 1976).

Детеныши ондатры способны отличать своих братьев и сестер от молодых особей того же возраста из других выводков (Caley, Boutin, 1987). Молодых зверьков, отловленных в хатках, ссаживали попарно на "нейтральной территории" (в клетке размером 60×90×120 см) и регистрировали число миролюбивых (назо-назальные, назо-анальные, следование, аллогрумминг, скупивание) и агрессивных взаимодействий (атаки, преследования). Частота миролюбивых взаимодействий между зверьками из одного выводка была достоверно выше, чем у детенышей из разных выводков, при этом доля агрессивных взаимодействий в обоих случаях была одинаковой и не зависела от пола зверьков. Результаты этих экспериментов лишней раз подтверждают, что у грызунов, живущих семейными группами, миролюбивые формы поведения играют важную связующую роль.

Наблюдения в природе свидетельствуют, что прямая забота о потомстве у самцов ондатры практически не выражена (Marinelli, Messier, 1995), и их

родительский вклад ограничивается, в основном, косвенной заботой, связанной с доставкой корма самкам и детенышам, сооружением и ремонтом хаток, а также охраной территории (Корсаков, 1972; Мараков, Ширяев, 1976; Caley, Boutin, 1985; Marinelli, Messier, 1993).

В исследовании, проведенном в 1990-1991 гг. в провинции Саскачеван (Канада) на одном из болотистых участков площадью 77 га с использованием искусственных островков площадью 360 м², облегчающих наблюдения за мечеными особями, получены более подробные сведения, позволяющие оценить родительский вклад самцов (Marinelli, Messier, 1995). Особенность поселения, за которым проводили наблюдения, заключалась в преобладании самок: общая численность взрослых особей в разные годы варьировала от 11 до 20, при этом число самок более чем вдвое превышало число самцов. Под наблюдением в общей сложности находились 15 меченых особей: 5 самцов и 10 самок. Оценивали, в основном, активность самцов, связанную с доставкой корма и ремонтом хаток.

Исследование показало, что самцы по окончании периода молочного вскармливания детенышей меньше времени проводили внутри хаток. В этот же период у них отмечалась повышенная активность, связанная с ремонтом хаток и доставкой корма для самок и детенышей. Доставку корма в гнездо с детенышами у самцов отмечали чаще, чем у самок. В семейных группах с двумя самками самцы чаще доставляли корм в гнездо той самке, где они проводили большую часть времени. Родительский вклад самцов в полигамных семейных группах (с двумя взрослыми самками) был существенно ниже (в расчете на одну самку с выводком), чем в моногамных семьях, и к тому же распределен неравномерно: одна из самок получала дополнительный корм в большем количестве, чем другая.

Обобщая характеристики пространственно-этологической структуры популяций рассмотренных видов, следует подчеркнуть, что для них характерен семейно-групповой образ жизни, при котором в составе семейной группы, кроме размножающейся пары или репродуктивного "ядра" (самец с двумя-тремя самками), присутствует два-три выводка разновозрастных молодых особей. Благодаря задержке расселения молодняка в составе семейных групп у некоторых видов может насчитываться два-три десятка особей, как, например, у *L. brandti* или *M. unguiculatus*. Наряду с этим, встречаются виды с очень небольшими семьями (например, *L. mandarinus*, *M. ochrogaster*, *M. pinetorum*), объединяющими пару взрослых особей с двумя-тремя детенышами. Каждая семейная группа занимает обособленный участок обитания благодаря охране и маркировке территории.

В отличие от видов со слабо консолидированными семейными группами (тип III), сезонные изменения в пространственно-этологической структуре поселений у рассматриваемой категории видов (тип IV) практически не выражены, за исключением некоторых видов (например, *L. brandti*, *M. ochrogaster*), у которых образуются зимовочные группировки за счет объединения семейных групп с неродственными особями.

Взаимоотношения между семейными группами можно охарактеризовать как территориальное доминирование. Подобные отношения складываются также между территориальными самками в сложных семейных группах (например, у *M. unguiculatus* и *L. brandti*). Отношения между особями внутри семейных групп характеризуются, прежде всего, высокой степенью толерантности и низкой частотой агрессивных взаимодействий. У многих видов хорошо выражена возрастная иерархия, проявляющаяся в доминировании взрослых особей над молодыми, а среди молодняка – доминирование особей старшей возрастной категории над младшими. Отношения доминирования проявляются в мягкой форме и чаще выражаются в демонстрации аффилиативного поведения у подчиненных (молодых) особей по отношению к старшим, так что для классификации подобной социальной структуры более точно подходит термин *иерархия соподчинения*. Социальная организация семейных групп многих видов отражает, скорее, не ранговое положение особей, а их функциональные роли. Основатели семьи, особенно самцы, наиболее активны в маркировке и охране территории. В случае их гибели эти функции переходят к взрослым самкам или перераспределяются между полувзрослыми особями.

Заметно выражены интеграционные формы поведения, способствующие увеличению сплоченности членов семейных групп – груминг, скучивание, некоторые другие взаимодействия, а также акустическая сигнализация и запаховая маркировка. Хорошо развита кооперация во многих видах деятельности: при рытье нор и подземных коммуникаций, сооружении наземных убежищ, а также при добывании и запасании кормов и в уходе за детенышами.

Система спаривания весьма лабильна. У многих видов образуются моногамные пары, однако половые партнеры (особенно самцы) в сезон размножения могут спариваться с особями из соседних семейных групп. Такую моногамию следует признать не генетической, а поведенческой. Наряду с моногамией, отмечается полигамия, факультативная полигиния и полиандрия. Характерной чертой репродуктивной биологии является дифференцированное размножение: потомство приносят только особи-основатели семейных групп. Размножение молодняка, пока таковой находится в составе семейных групп, подавлено даже в том случае, если молодые особи достигают возраста половой зрелости.

Что касается сравнительного межвидового анализа родительского поведения, то, ввиду использования разными авторами различных способов содержания зверьков в неволе и отсутствия унификации методик наблюдения и регистрации данных, такой анализ возможен только на качественном, но не количественном уровне.

У большинства видов, наряду с самками, взрослые самцы и полувзрослые особи также проявляют прямую и косвенную заботу о детенышах. Это также способствует укреплению социальных связей между членами семейной группы. В целом, прочность парных связей у рассматриваемой категории видов наиболее высока.

Максимально выраженной следует считать и родительскую опеку у этой категории видов. Самцы принимают деятельное участие в воспитании потомства наряду с самками. У некоторых видов, в частности, *M. unguiculatus*, самцы проводят в гнезде с детенышами не меньше времени, чем самки, и вылизывают их не менее активно. В результате детеныши на протяжении всего периода молочного вскармливания крайне редко и лишь на очень непродолжительное время остаются без внимания родителей. Хотя частота и длительность груминга остающейся у некоторых видов снижается к концу периода молочного вскармливания, эта форма поведения, наряду со скучиванием, остается характерной чертой в отношениях между взрослыми особями и подрастающим потомством и служит важным показателем прочности социальных связей между членами семейной группы. Груминг и скучивание следует отнести к крайне важным формам поведения, связанным с тактильной стимуляцией детенышей, которая, в свою очередь, является необходимым условием формирования прочных парных связей и родительского поведения в целом, особенно у самцов (см. Часть 3).

2.6. Забота о потомстве у представителей Sciuromorpha и Nystricomorpha

Грызуны, относящиеся к трибам Sciuromorpha и Nystricomorpha, рассматриваются отдельно из-за недостатка данных, которые можно использовать для характеристики родительского поведения и сравнения с мышевидными грызунами (Muomorpha). Подавляющее большинство исследований проведено именно на мышевидных грызунах (разделы 2.2-2.5), поскольку их гораздо легче содержать и разводить в лабораторных условиях. Изучать родительское поведение грызунов в природе чрезвычайно сложно, и если, к тому же, нет возможности проводить наблюдения в неволе, остается лишь анализировать крайне скудные и фрагментарные данные, добытые в полевых исследованиях.

2.6.1. Sciuromorpha

Пространственно-этологическая структура популяций большинства представителей Sciuromorpha относится к типам I и II. Это, в частности, означает, что у подавляющего большинства видов, в том числе наземных и древесных беличьих (семейство Sciuridae), заботу о потомстве проявляют только самки. Исключение составляют сурки (род *Marmota*), луговые собачки (род *Cynomys*) и бобры (семейство Castoridae), ведущие семейно-групповой образ жизни (с пространственно-этологической структурой, относящейся к типам III и IV).

Поведению наземных беличьих (роды *Spermophilus*, *Cynomys*, *Marmota*), а также бобров (род *Castor*) посвящена обширная литература, но данные о родительском поведении крайне скудны, поскольку создать благоприятные условия для разведения сусликов, сурков, луговых собачек и бобров в нево-

ле крайне сложно. В связи с этим остается ориентироваться на данные полевых исследований и крайне ограниченных экспериментальных наблюдений.

Одна из работ (Michener, 1971) посвящена результатам наблюдений в неле за материнским поведением суслика Ричардсона, *Spermophilus richardsonii*, распространенного во многих степных регионах Северной Америки (Quanstrom, 1971; Yeaton, 1972; Michener, 1973, 1979; Davis, Murie, 1985). В годовом репродуктивном цикле этого вида выделяют несколько периодов, связанных с изменениями в поведении и взаимоотношениях особей: (1) период спариваний – приблизительно две недели после выхода из спячки; (2) период беременности и лактации самок, продолжительность которого составляет около восьми недель (апрель-май); (3) период наибольшей активности молодняка на поверхности – около четырех недель; (4) подготовка к спячке (нажировка) – с начала июля до сентября; (5) спячка – с сентября по март (Michener, 1973, 1979).

Пространственная структура поселений и социальные взаимодействия у суслика Ричардсона относительно подробно изучены в 1967-1968 гг. в провинции Саскачеван (Канада) с использованием методики повторных отловов и визуальных наблюдений (Yeaton, 1972). Согласно данным этого исследования, самцы занимают охраняемые участки обитания площадью в среднем около 0.6 га, в пределах которых располагаются гнездовые норы 3-5 самок. Самки спариваются с самцами в течение недели после выхода из спячки, после чего занимают обособленные охраняемые участки, средняя площадь которых составляет 0.16 га, с несколькими норами. До середины апреля самки не допускали самцов на свою территорию.

В исследовании, посвященном материнскому поведению, под наблюдением находились 9 кормящих самок, отловленных в природе за 2-3 недели до родов (Michener, 1971). Самок поместили в деревянные ящики размером 76×41×30 см с полом и передней стенкой из металлической сетки. В глубине каждого ящика располагались две камеры размером 30×20×30 см: одна из них служила гнездом, а другая – кормовым отсеком. В каждую камеру вело отверстие диаметром 3 см.

Для оценки материнского поведения проводили ежедневное тестирование с 1-го по 21-й день после рождения детенышей (их среднее число в выводках составляло 7.2). Во время тестирования каждую самку запирали в кормовом отсеке, а детенышей, извлеченных из гнездовой камеры, раскладывали вдоль передней стенки клетки. После этого кормовой отсек открывали и наблюдали за действиями самки, отмечая время, в течение которого самка затаскивала всех детенышей в гнездовую камеру. Тестирование показало, что на затаскивание в гнездо шести детенышей уходило в среднем около 80 с. Самки проявляли заботу о детенышах на протяжении всего периода наблюдений, при этом заметного снижения оцениваемого показателя к концу наблюдений не отмечено (рис. 2.6.1). Самки прекращали затаскивать детенышей в гнездо, когда они становились зрячими в возрасте 20-25 дней и набирали массу тела в 40-50 г.

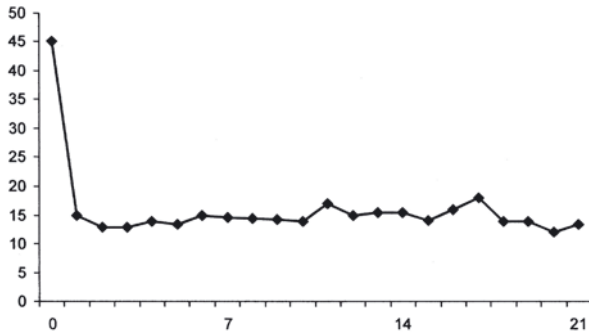


Рис. 2.6.1. Среднее время, затрачиваемое самками суслика Ричардсона, *Spermophilus richardsonii*, на затаскивание одного детеныша в гнездо. Вертикальная шкала – время, с; горизонтальная – возраст детенышей (по: Michener, 1971).

Родительское поведение самок суслика Ричардсона, связанное с затаскиванием детенышей в гнездо, существенно отличается от такового у самок других грызунов, в частности, лабораторных крыс (*R. norvegicus*), оленьего и сирийского хомячков (*P. maniculatus*, *M. auratus*) тем, что для последних характерно снижение показателей материнской заботы к концу периода молочного вскармливания детенышей, когда они достигают возраста 3 недель (Beach, Jaynes, 1956; Barnett, 1963; Richards, 1966; Diamond, Mast, 1978). У самок суслика Ричардсона подобного снижения нет.

Некоторые исследователи полагают, что самцы сусликов, не принимающие прямого участия в воспитании потомства, проявляют косвенную заботу о детенышах, охраняя участки обитания кормящих самок от проникновения других самцов. Последние при любой возможности убивают чужих детенышей, а также молодых зверьков, выходящих из материнских нор, как, например, у американского суслика, *Spermophilus parryi*, суслика Белдинга, *Spermophilus beldingi*, и ряда других видов (Sherman, 1981; McLean, 1983).

Американский суслик, *Spermophilus parryi*, распространен в Северо-Восточной Сибири, на Чукотке, Аляске, в северных провинциях Канады и на островах Берингова моря. Начало спячки у этого вида приходится на октябрь или ноябрь (Carl, 1971; Watton, Keenleyside, 1974). Самцы выходят на поверхность в середине или конце апреля, самки – одной-двумя неделями позже (Hock, 1960, цит. по Michener, 1984; Чернявский, 1984). Спаривания происходят в течение следующих двух недель. Систему спаривания у этого вида относят к полигинической или полигамной, поскольку во многих выводках обнаруживается множественное отцовство (Sherman, 1981; McLean, 1983). Беременность длится 25 дней. Среднее число детенышей в выводке составляет 7.6 ($n=9$). Молодняк, рождающийся в июне (Mayer, 1953; Чернявский, 1984), около месяца находится в норе с самкой, и после выхода на поверхность еще в течение месяца держится вместе с матерью на одном участке, а затем расселяется. Иными словами, расселение молодняка проис-

ходит через 4 недели после выхода на поверхность. В возрасте 3-4 месяцев молодые зверьки достигают размеров взрослых особей. В августе между ними отмечаются первые агонистические взаимодействия. В октябре взрослые и сеголетки занимают отдельные гнездовые норы и готовятся к спячке (Mayer, 1953; Mitchell, 1959; Carl, 1971; Watton, Keenleyside, 1974; Чернявский, 1984).

Весной самцы занимают отдельные охраняемые участки площадью в среднем 12.3 га, в пределах которых обосновываются вышедшие из спячки самки (Carl, 1971). Последние не вовлекаются в территориальные конфликты, но избегают приближаться к чужим норам. Кроме оседлых, в поселениях американского суслика могут присутствовать самцы, не имеющие охраняемой территории. Они могут обосноваться на участке какого-либо самца-резидента в случае его гибели. Преимущество в территориальных конфликтах чаще получают особи, первыми занявшие и пометившие свой участок, а также особи, отличающиеся большей массой тела. Однако основную роль в борьбе за территорию играет фактор первенства, тогда как масса тела (показатель возраста) имеет второстепенное значение (Watton, Keenleyside, 1974).

В одной из работ высказано мнение, что охрана территории самцами американского суслика связана, в частности, и с защитой детенышей от инфантицида (McLean, 1983). В указанной работе проверяли, приурочено ли проявление территориальности самцов к периоду выкармливания молодняка и выхода его на поверхность, а также оценивали вероятность гибели детенышей после выборочного изъятия всех взрослых самцов из двух небольших поселений сразу после спаривания с самками. Предполагали, что в этих поселениях гибель детенышей будет отмечаться чаще, чем в других (контрольных).

В результате за весь период исследования зарегистрированы уничтожение чужими самцами трех выводков в норах (всего 17 детенышей) и гибель 7 детенышей на поверхности. Все случаи инфантицида отмечены только на экспериментальных участках. В половине случаев детеныши погибли при нападении взрослых самцов, вероятность отцовства которых по отношению к ним была крайне малой. В остальных случаях вероятность отцовства нельзя было исключить полностью, поскольку нападения на детенышей происходили на удалении 100 м от границ индивидуальных участков самцов (такое расстояние они легко преодолевают для спаривания с самками из "чужих" гаремов). Нападения самок на чужих детенышей, вышедших на поверхность, не зарегистрированы. Наблюдения показали, что самцы активно пресекали проникновение чужаков на охраняемую территорию именно в период выкармливания детенышей и, тем самым, повышали шансы успешного выживания молодняка. С другой стороны, охраняемые участки самцов весной нередко смещались, и после периода спариваний в их пределах оказывались кормящие самки, спарившиеся ранее с другими самцами. Иными словами, охраняя территорию, самцы проявляли косвенную заботу о потомстве, которое лишь отчасти являлось их собственным (McLean, 1983). Этот факт согласуется с предположениями некоторых ученых-теоретиков, пола-

гающих, что отцовская забота и промискуитет не относятся к взаимоисключающим явлениям (Werren et al., 1980). Об этом свидетельствуют также и прямые наблюдения за видами, ведущими семейно-групповой образ жизни, с которым беспорядочные спаривания, казалось бы, несовместимы (Громов, 2008).

Семейно-групповой образ жизни с отсроченным расселением молодняка и ярко выраженной охраной территории характерен для многих видов сурков – *Marmota flaviventris*, *M. menzbieri*, *M. sibirica*, *M. marmota*, *M. caligata*, *M. olympus*, *M. bobac* (Barash, 1973a, b, 1974a, b, 1975, 1976; Johns, Armitage, 1979; Сунцов, 1981, 1986; Машкин, 1983, 1986; Holmes, 1984; Никольский, Савченко, 1999), а также для луговых собачек *Cynomys ludovicianus* (Hoogland, 1981, 1995; Hoogland, Foltz, 1982). Отличительная особенность репродуктивной биологии сурков и луговых собачек заключается в том, что самцы не проявляют прямой заботы о потомстве (кормящие самки не допускают их в норы с детенышами), а косвенная забота ограничивается только охраной семейно-групповых участков. Отцовское поведение в этом случае рассматривается как один из способов повышения индивидуальной приспособленности самцов (Barash, 1975).

Особняком среди других крупных представителей Sciuromorpha стоят бобры (*Castor fiber*, *C. canadensis*), у которых взрослые самцы принимают активное участие в воспитании потомства.

Канадский бобр, *C. canadensis*, населяющий североамериканский континент, в прошлом веке акклиматизирован в Европе. Наиболее высокая активность особей этого вида отмечается в сумеречные и ночные часы, но весной их можно увидеть и в дневное время (Шаповалов, 1982). Спаривания взрослых особей происходят в январе или феврале, причем самки остаются рецептивными в течение 12 часов. Длительность беременности – 105 дней (Brady, Svendsen, 1981). Число эмбрионов варьирует от 1 до 12, но среднее число детенышей в выводке невелико и составляет 3.3-3.7 (Савельев, Каньшиев, 1988). Детеныши рождаются в конце весны зрячими, покрыты шерсткой и могут самостоятельно передвигаться и плавать уже через несколько минут после рождения (Hodgdon, Lancia, 1983; Patenaude, 1983). Молодняк выселяется из семейных групп в возрасте около 2 лет. Расселяющиеся особи перемещаются как по воде, так и по суше (Bradt, 1938).

Исследования, проведенные в США и Канаде (Bradt, 1938; Townsend, 1953; Bergerud, Miller, 1977; Svendsen, 1980; Aleksiuik, 1986), показали, что элементарной внутрипопуляционной группировкой в поселениях канадского бобра является семья (нередко называемая *колонией*), которая занимает охраняемый участок обитания, полностью обособленный от соседних участков либо слабо перекрывающийся с ними. В состав типичной семейной группы входит пара взрослых особей и их потомство, в том числе сеголетки и годовалые, реже двухгодовалые, особи. Число членов семейной группы варьирует от 2 до 12 (в среднем 5.7, $n=50$). Наряду с семейными группами, в популяциях канадского бобра присутствуют особи-одиночки (приблизительно

тельно 15-20%), которые временно не имеют своей пары или заняты поисками подходящего участка обитания.

Семейные пары с потомством из одного или двух выводков (годовалые и сеголетки) составляли 71.4% от общего числа обследованных семейных групп. Остальные семейные группы были неполными из-за отсутствия взрослых самцов (Bradt, 1938). Есть данные, что в апреле, а также с июля по август, взрослые самцы держатся поодиночке и редко посещают хатки и норы, занимаемые самками с детенышами (Townsend, 1953).

Поскольку половая зрелость у молодых особей обычно наступает в возрасте 15 месяцев, а расселяются они в возрасте около 2 лет, можно утверждать, что присутствие родителей подавляет репродуктивные функции молодняка (Brady, Svendsen, 1981).

Исследование, проведенное в 1974-1978 гг. в штате Невада, США (Busher et al., 1983), показало, что при высокой плотности населения в составе семейных групп обнаруживается более двух взрослых особей, при этом среднее число членов группы составляет 8.2 ($n=8$). В трех группах из восьми присутствовали два взрослых самца, и в составе семи групп находились по паре взрослых самок.

Как показывают наблюдения, бобры обычно не используют для сооружения плотин и кормежки деревья, растущие на значительном удалении (более 120 м) от берега водоема, хотя в ряде случаев отмечена транспортировка стволов на расстояние, превышающее 200 м. В сооружении плотин принимают участие все члены семейной группы, но текущим ремонтом и поддержанием плотин в надлежащем состоянии занимаются, в основном, взрослые самцы.

Наиболее высокая активность бобров в строительстве плотин отмечается в конце лета – начале осени (Townsend, 1953). В этот период они начинают активно заниматься валкой деревьев и постепенно переходят с зеленого корма на веточный. Одновременно бобры подновляют старые хатки и сооружают новые. Заготовка веточного корма и строительство плотин продолжают до становления льда. Один гектар леса, в котором преобладают тополь или осина (*Populus spp.*), обеспечивает кормом семью бобров на период от 5 месяцев до года (Bradt, 1938; Hodgdon, Lancia, 1983).

Исследования, проведенные в Канаде (Aleksiuk, 1986), показали, что охраняемая территория, занимаемая семейной группой, может достигать 800 м в поперечнике. За пределами этой территории находится редко посещаемая периферийная зона шириной до 400 м. Мигрирующие особи избегают заходить на охраняемую территорию, поэтому агрессивные стычки между резидентами и мигрантами относительно редки. Лишь у одной из 150 обследованных летом мигрирующих особей были обнаружены следы покусыв (Aleksiuk, 1986). Прямые контакты между особями-соседями, по-видимому, еще более редки, поскольку между соседствующими семейными группами обычно располагается полоса отчуждения, в пределах которой бобры практически не появляются. Ширина этой полосы, оцениваемая по такому параметру, как расстояние между ближайшими соседями, варьирует от 0.51 до

1.55 км (Busher et al., 1983). Тем не менее, регулярное патрулирование и запаховая маркировка границ семейно-группового участка отмечается у взрослых самцов даже при полном отсутствии соседей.

Исследования, проведенные в 1974-1980 гг. (Brady, Svendsen, 1981; Шаповалов, 1982; Hodgdon, Lancia, 1983), дают представление о социальной организации семейных групп канадского бобра. Несмотря на то, что семейная группа использует для отдыха одно общее убежище и совместно эксплуатирует участок обитания, активность ее членов вне убежища слабо скоординирована, и каждая особь индивидуально занимается валкой деревьев, заготовкой веточного корма, или ремонтом плотины; во время кормежки бобры также стараются держаться поодиночке (Brady, Svendsen, 1981). Взаимодействия между членами семейной группы отличаются дружелюбием, и агонистические контакты очень редки. Наиболее частая форма взаимодействий – назо-назальные контакты, обнюхивание партнера и взаимные чистки. Отмечаются и ритуализованные взаимодействия с игровой борьбой, в которой принимают участие и взрослые, и молодые особи (Шаповалов, 1982). Одна из характерных форм поведения детенышей – налезание на взрослых особей. Подобное поведение отмечено во время игр и у взрослых членов группы (Brady, Svendsen, 1981). Взрослая пара занимает доминирующее положение; вторую ступень в социальной иерархии занимают годовалые особи, а сеголетки располагаются на низших ее ступенях. Следовательно, в семейных группах проявляется возрастная иерархия доминирования. Вместе с тем, обнаруживаются и половые различия в поведении (Hodgdon, Lancia, 1983): самцы наиболее активны в маркировке и патрулировании территории, а также в обследовании и ремонте плотин, тогда как самки чаще занимаются обустройством гнезда или строительством хатки. Половых различий, связанных с заготовкой веточного корма, не выявлено.

Забота о потомстве у взрослых самцов проявляется, по крайней мере, в том, что они приносят свежий веточный корм, который детеныши начинают употреблять в пищу в возрасте 1.5-2 недель (Hodgdon, Lancia, 1983). В первые дни после рождения детенышей активность всех членов семьи сосредоточена вблизи норы или хатки, где находится самка с новорожденными. Вместе с самкой активное участие в заботе о детенышах принимают и годовалые особи, в том числе самцы. Основная форма поведения детенышей, которые впервые выходят из норы в возрасте от 2 до 4 недель, – следование за матерью и другими членами семейной группы.

Одно из исследований (Patenaude, 1983) было специально посвящено изучению родительского поведения канадского бобра в природе. Под наблюдением находилась семейная группа в составе родительской пары, трех годовалых зверьков и четырех новорожденных детенышей. С помощью специального оборудования удалось провести прямые наблюдения за животными внутри хатки. Наблюдения показали, что во время родов рядом с самкой находился самец и один из годовалых зверьков. Первые 4-5 недель детеныши не выходили из хатки, и взрослые особи вместе с годовалыми поочередно опекали их, охраняя от возможного нападения хищников или

других особей своего вида. Взрослая самка периодически возвращалась к детенышам, чтобы покормить их. Самец проводил в гнездовой камере с детенышами столько же времени, сколько и самка, а годовалые зверьки несли дежурство наряду со взрослыми (точные количественные оценки, к сожалению, отсутствуют). Самка тщательно вылизывала новорожденных, съедая экскременты, и это периодически повторялось в течение следующих 2-3 дней. Вылизывание детенышей отмечено и у одного годовалого зверька. Позднее детеныши испражнялись в воду за пределами гнездовой камеры. Следует отметить, что самец никогда не вылизывал детенышей. И взрослые особи, и годовалые зверьки затаскивали в гнездовую камеру детенышей, случайно оказавшихся в воде под крышей хатки. Пока детеныши не покидали пределов хатки, гнездовая камера подвергалась уборке каждые 2-3 дня, и основную работу выполняли годовалые зверьки, которые сталкивали грязную подстилку в воду и через несколько часов промывки возвращали ее на место. К старой подстилке добавлялась свежая трава и ветки, доставляемые взрослыми особями. Если к хатке с детенышами приближались другие особи своего вида, хозяева их прогоняли.

Таким образом, у канадского бобра все члены семейной группы проявляли как прямую, так и косвенную заботу о детенышах. Взрослый самец, однако, не занимался чисткой детенышей.

Обобщая характеристики родительского поведения сусликов, сурков, луговых собачек и бобров, следует еще раз отметить, что прямая забота о потомстве характерна только для самок, а у самцов этих грызунов, за исключением бобров, никак не выражена, несмотря на то, что сурки и луговые собачки живут семейными группами.

Косвенная забота о потомстве у самцов сусликов, если таковая есть вообще, ограничивается лишь охраной территории, в пределах которой располагаются гнездовые норы кормящих самок. У сурков самцы проявляют косвенную заботу о потомстве, не только охраняя территорию, но и занимаясь подготовкой норы к зимней спячке, в которую укладываются все члены семейной группы. Что касается бобров, то, как уже отмечено выше, и прямую, и косвенную заботу о детенышах, в той или иной степени, проявляют все члены семейной группы, однако взрослый самец не принимает участия в чистке детенышей.

В целом, забота о потомстве у представителей *Sciuromorpha* выражена в меньшей степени, чем у мышевидных грызунов (*Muomorpha*), и в особенности это касается поведения самцов. В связи с этим позволю себе высказать предположение, основанное на закономерностях нейрофизиологической регуляции отцовского поведения (см. Часть 1). Прямая родительская забота самцов, выражающаяся в скучивании с детенышами и чистке, стимулирует проявление соответствующего поведения у потомства. Самцы сусликов, сурков и луговых собачек не принимают активного участия в воспитании детенышей (возможно, из-за активного противодействия самок), поэтому отцовская забота у этих грызунов не передается из поколения в поколение.

2.6.2. *Hustringomorpha*

Грызуны, населяющие южноамериканский континент и относящиеся к трибе *Hustringomorpha* (ряд систематиков выделяет их в отдельную трибу *Caviomorpha*), по своему образу жизни существенно отличаются от беличьих и мышевидных грызунов. В степных, лесостепных и лесных экосистемах Южной Америки многие из них занимают экологическую нишу парнокопытных и поэтому даже своим внешним обликом напоминают небольших антилоп или оленьков. Некоторые, как, например, капибара (*Hydrochoerus hydrochaeris*), ведут стадный образ жизни. Данные о родительском поведении многих видов отсутствуют, а у других ограничиваются фрагментарными наблюдениями в природе, зоопарках или вольерах. Ниже приведены краткие очерки пространственно-этологической структуры поселений четырех видов – водосвинка (*H. hydrochaeris*), горная свинка (*Microcavia australis*), патагонская мара (*Dolichotis patagonum*) и акуши (*Myoprocta pratti*), для которых в литературе приводятся фрагментарные данные, позволяющие судить о родительском поведении.

Водосвинка, или капибара, *H. hydrochaeris*, широко распространена на южноамериканском континенте (Соколов, 1977; Macdonald, 1981). Это самый крупный грызун на планете: взрослые особи весят от 40 до 60 кг, а у некоторых экземпляров масса тела достигает 70 кг (Ojasti, Sosa Burgos, 1985). По внешнему виду капибара напоминает гигантскую морскую свинку. Активна в светлое время суток. Беременность длится 104-111 дней. Самки приносят один помёт в год, в котором насчитывается от 2 до 8 детёнышей. Продолжительность жизни составляет 8-10 лет (Соколов, 1977). Места обитания водосвинки тесно связаны с водоёмами – реками, прудами, болотами, где они скрываются от хищников и дневного зноя, кормятся и спариваются (Macdonald, 1981).

Взрослые особи этого вида ведут одиночный образ жизни либо объединяются в группировки, насчитывающие порой более 60 особей, в том числе половозрелых и детёнышей. Одиночки или небольшие группы чаще встречаются в сезон дождей (июль-август), а наиболее крупные группировки – в сухой сезон, с ноября по март (Macdonald, 1981; Schaller, Crawshaw, 1981).

Обстоятельные наблюдения проведены в 1978-1979 гг. на юге Бразилии (Schaller, Crawshaw, 1981) за девятью группировками, в состав которых входили от 1 до 8 взрослых самцов, от 1 до 12 взрослых самок, до 4 годовалых особей и до 11 детёнышей. Численный состав группировок варьировал от 5 до 32. Самыми многочисленными были группировки VIII (32 особи) и IX (26 особей) (рис. 2.6.2.1).

Каждая группировка держалась на относительно обособленном участке обитания. Его минимальная площадь у небольших группировок (I, II, VII) составляла 12 га, максимальная – 35 га, тогда как крупные группировки (III, IV, V, VI) перемещались на 1-1.5 км от мест кормежки вблизи прудов к местам отдыха. Группировки VIII и IX держались в густых зарослях около во-

доемов, и общая площадь их участков обитания составляла 200 и 125 га, соответственно.

Участки обитания соседствующих группировок значительно перекрывались. Более того, некоторые мелкие группировки перемещались внутри участков обитания крупных группировок. Это указывает на отсутствие охраны групповой территории, хотя в некоторых случаях отмечены элементы территориального поведения при встрече самцов из разных группировок. Кормовые участки вблизи водоемов использовались одновременно несколькими группировками. Относительно обособленными были лишь места дневного отдыха. Состав группировок оставался неизменным на протяжении относительно длительного периода, но к некоторым группировкам временно присоединялись чужие особи.

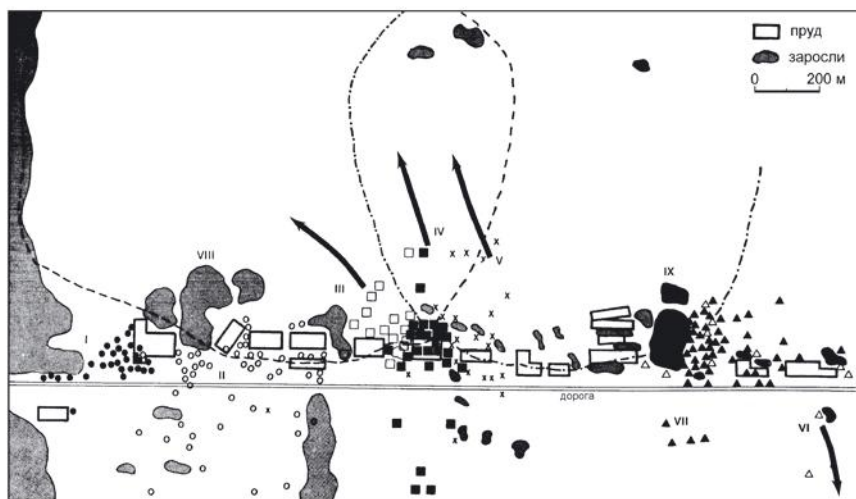


Рис. 2.6.2.1. Распределение девяти группировок (I-IX) водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris*, на участке местности вдоль дороги, протяженностью 2.5 км. Каждая группировка показана отдельными значками. Участки обитания группировок VIII и IX очерчены штриховой и штрихпунктирной линиями. Стрелками показаны перемещения некоторых группировок в сторону от дороги (по: Schaller, Crawshaw, 1981, с изменениями).

Наблюдения показывают, что основными механизмами, обеспечивающими относительную пространственную обособленность группировок, служат запаховая маркировка территории и агрессивное поведение (Schaller, Crawshaw, 1981). У взрослых особей хорошо выражены носовые и анальные железы, секретом которых они метят ветви мелких кустарников. Кроме того, источником специфических запаховых сигналов служит моча. Агрессивные взаимодействия чаще всего происходят между взрослыми самцами, если один из них оказывается на участке обитания особей-соседей. За пери-

од исследований зарегистрировано 90 агрессивных контактов, причем с участием самцов – 84 (93%).

Если в группировке присутствуют несколько самцов, между ними устанавливается иерархия доминирования, влияющая на репродуктивный успех. Агрессивные конфликты могут возникать и между самками, например, при встрече особей из разных группировок. В некоторых случаях самки могут нападать и на самцов, занимающих подчиненное положение в группе.

К двум основным формам активности у водосвинки можно отнести пастьбу и отдых. В утренние часы животные обычно отдыхали вблизи водоема, в середине дня начинали пастись рядом с водоемом и временами заходили в воду, а в вечерние и ночные часы кормились в открытой степи. Такой режим позволял избегать нежелательной встречи с хищниками, которые чаще охотятся в дневное время.

Особей, принадлежащих к какой-либо одной группировке, было легче всего вычленивать во время утреннего отдыха, когда они располагались на одной линии (не более 2-3 особей в глубину) вдоль берега водоема на небольшом расстоянии друг от друга. Дистанция увеличивалась только на концах линии, где отдыхали, как правило, самцы, занимавшие подчиненное положение. Между группировками вдоль берега водоема были рассредоточены особи-одиночки, среди которых преобладали взрослые самцы, узнаваемые по крупной носовой железе. Индивидуальная дистанция на отдыхе составляла в среднем 5.8 м ($n=150$), а во время пастьбы – 12.5 м ($n=137$).

В каждой крупной группировке выделялись подгруппы (ассоциации), объединявшие, в основном, молодых особей и детенышей, которые располагались компактно и во время отдыха, и во время пастьбы.

В целом, характер взаимодействий между членами одной группировки можно обозначить как миролюбивый или нейтральный. Однако периодически среди самцов (реже у самок или молодых особей) возникали конфликты различной степени напряженности. За период исследований зарегистрировано 140 агрессивных взаимодействий между самцами, самками и молодыми особями, и их распределение по половозрастным группам показано на рис. 2.6.2.2.

Большинство стычек, как уже отмечено, зарегистрировано между самцами (56.7%), хотя численность особей этого пола была вдвое меньшей по сравнению с самками. Именно конфликты между самцами приводили к тому, что они чаще располагались на периферии группировок. В некоторых случаях доминирующий самец полностью изгонял из группировки кого-либо из подчиненных самцов. Следует обратить внимание, что взрослые особи нередко преследовали молодых.

Наблюдения за группировками водосвинки в зоопарках (Donaldson et al., 1975) свидетельствуют, что в этих условиях среди самцов устанавливается жесткая иерархия доминирования, и у подчиненных особей иногда обнаруживали такое количество ран, что их приходилось удалять из группы. Агрессивные взаимодействия возникали не только у самцов, но и у самок, а также в разнополых диадах. В одной из групп ежедневные стычки между

двумя самками происходили в течение нескольких месяцев. Доминантом в этой паре была более крупная самка. Она объединилась с самцом-доминантом, и между ними никаких конфликтов не происходило. Самец спаривался с обеими самками, но потомство приносила только доминирующая самка.

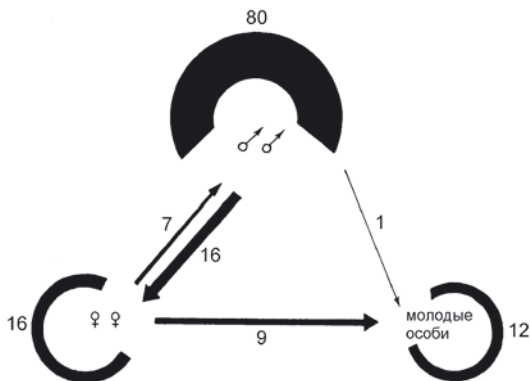


Рис. 2.6.2.2. Агрессивные взаимодействия между самцами, самками и молодыми особями в группировках водосвинки, *Hydrochoerus hydrochaeris*. Цифрами указано число контактов в каждой половозрастной группе, стрелками – инициаторы взаимодействий (по: Macdonald, 1981).

Наблюдения в естественных условиях (Yáber, Herrera, 1994) позволили установить, что подчиненные самцы, располагающиеся, как правило, на периферии группировки, выполняют важную функцию сторожей-наблюдателей и первыми реагируют на приближение хищников и в других опасных ситуациях. В крупных группировках самки ведут себя спокойнее, поскольку самцы всегда настороже.

Анализ миролюбивых взаимодействий в естественных группировках затруднен из-за небольшого числа эпизодов (Macdonald, 1981). Во время пастьбы некоторые особи касаются друг друга (тактильный контакт), останавливаясь для взаимного обнюхивания. В двух случаях зарегистрирована иницированная самцом чистка самки, причем это не было связано с ухаживанием. У молодых особей отмечены игровые контакты, когда они находились в воде.

Половое ухаживание зафиксировано в пяти случаях. В трех из них самец неотрывно следовал за самкой, и когда та заходила в воду, спаривался с ней. В двух других случаях несколько самцов одновременно преследовали самку в эструсе, но среди них особо выделялся доминант, который периодически спаривался с самкой (в общей сложности 12 раз). Подчиненные самцы также делали попытки сблизиться с самкой, но встречали отпор со стороны доминанта. Тем не менее, одному из подчиненных самцов удалось дважды спариться с самкой.

Данных, характеризующих родительское поведение у водосвинки, чрезвычайно мало (Kleiman, 1972; Macdonald, 1981). Известно, что самцы не принимают никакого участия в воспитании потомства. При рождении детенышей самки не проявляют агрессии по отношению к другим членам группы, и роды проходят в любом подходящем и достаточно укрытом месте. Детеныши рождаются зрелыми, и уже через несколько часов после появления на свет могут уверенно следовать за матерью, которая периодически издает специфический звуковой сигнал (тихий свист), подзывая детенышей. Чистка (груминг) детенышей матерью не зарегистрирована.

Ряд наблюдений свидетельствует, что самки кормят молоком не только своих, но и чужих детенышей. Когда группа находится на отдыхе, несколько детенышей разного возраста подходят к какой-нибудь кормящей самке и слегка толкают ее головой. В ответ самка поднимается, детеныши устремляются к соскам и начинают сосать молоко. Когда самка вновь ложится, кормление заканчивается. Детеныши отправляются к другой самке, и все повторяется сначала. Во время пастбы молодые особи подходят к разным самкам и у каждой пытаются сосать молоко. Если самка останавливается, несколько детенышей одновременно подбегают к ней, и она кормит их всех без разбора. Нередко одна взрослая особь или пара паслась в окружении большой компании детенышей. Зарегистрированы случаи, когда около взрослой самки собралось 18 детенышей, рядом с парой самок – 12 детенышей, а один из взрослых самцов ходил в окружении 9 молодых особей. Во всех случаях детеныши были разного возраста.

Горная свинка, *Microcavia australis*, распространенная в степях и полупустынях Аргентины, внешним обликом напоминает бесхвостого суслика. Этот вид может существовать при полном отсутствии травяного покрова, поскольку взрослые особи, свободно лазающие по ветвям деревьев и кустарников, используют в пищу их плоды и листья. Излюбленные места обитания горной свинки – заросли колючих кустарников, которые служат надежным убежищем от непогоды и хищников (Rood, 1970; Tognelli et al., 1995). Вокруг кустов, облюбованных зверьками, со временем образуются лишенные растительности площадки шириной 1-2 метра, на которых сосредоточена их основная активность. Под кронами кустов они делают углубления, где отдыхают в ночные часы и непогоду, а также выкапывают просто устроенные норы без гнездовых камер.

Репродуктивный период у горной свинки очень продолжительный – с августа по апрель, однако пик размножения приходится на октябрь-декабрь. Беременность длится 54 дня. За сезон размножения каждая взрослая самка приносит до пяти выводков, в которых бывает от 1 до 5 детенышей (в среднем – 2,8). Зверьки в возрасте от 1 до 3 месяцев считаются полувзрослыми, а старше 3 месяцев – взрослыми. Самки-сеголетки могут приносить потомство по достижении 3-4 месяцев. Смертность в популяциях горной свинки очень высока (до 90%), главным образом, из-за хищников (Rood, 1970).

Исследование, проведенное в 1966-1967 гг. в Аргентине (Rood, 1970, 1972) с использованием наблюдений за мечеными особями на площадке размером 1.8 га, а также в вольерах площадью 25 м², позволило составить достаточно полное представление о пространственно-этологической структуре популяций этого вида. Установлено, что самцы занимают участки обитания площадью в среднем 3942 ± 516 м² (n=22). Они по своим размерам практически вдвое превышают участки обитания самок, площадь которых составляет в среднем 2187 ± 235 м² (n=16).

Участки обитания разнополых особей в значительной степени перекрываются, равно как и участки особей одного пола. Пространственное распределение взрослых особей таково, что можно выделить относительно постоянные агрегации, объединяющие нескольких ближайших соседей. В таких агрегациях каждая взрослая самка занимает постоянное убежище под двумя-тремя кустами либо под одним крупным кустом, а взрослые самцы постоянно перемещаются, задерживаясь на несколько дней на участке какой-либо готовой к спариванию самки.

Взаимодействия между взрослыми самцами преимущественно агрессивны (рис. 2.6.2.3) и организованы в систему иерархического доминирования. Каждый самец знаком с несколькими ближайшими соседями своего пола, чьи участки обитания перекрываются с его собственным участком. Поведение самца при встрече с партнерами зависит от предварительного знакомства с ними. Подчиненные самцы обычно избегают прямых контактов с самцом-доминантом, но если последний замечает подчиненного на дистанции прямой видимости, их встреча становится неизбежной и чаще всего заканчивается преследованием.

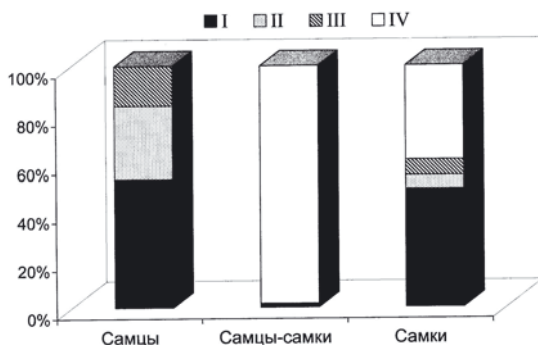


Рис. 2.6.2.3. Соотношение различных форм взаимодействий между взрослыми особями горной свинки, *Microcavia australis*, в однополых и разнополых диадах. Взаимодействия: I – агрессивные, II – избегание контактов, III – ритуализованные агонистические, IV – миролюбивые (по: Rood, 1972).

Наибольшее число контактов между самцами отмечено в тех случаях, когда они собираются на участке рецептивной самки. Доминант активно

отгоняет конкурентов от куста, под которым располагается убежище самки, но подчиненные самцы стараются использовать любую возможность приблизиться к самке и спариться с ней. Тем не менее, преимущество в обладании самкой всегда остается за доминантом. Порядок доминирования среди самцов не меняется, если состав группировки (агрегации) остается постоянным.

Взаимодействия, зарегистрированные между разнополыми особями, были, как правило, миролюбивыми (в 98.4% случаев, $n=232$), и их инициаторами чаще всего выступали самцы (рис. 2.6.2.3). Отношение взрослых самцов к полувзрослым и яловым самкам было нейтральным, и в этом случае взаимодействия были кратковременными. Гораздо чаще самцы контактировали с беременными или кормящими самками и могли неотлучно находиться на их участках обитания в течение многих часов.

Самцы не принимали никакого участия в воспитании потомства, но взаимодействия между ними и детенышами были преимущественно миролюбивыми: из 119 зарегистрированных контактов лишь один был агонистическим (кратковременное преследование).

Характер взаимоотношений между взрослыми самками зависит от многих факторов. Обычно каждая самка занимает обособленный участок обитания и редко общается с другими особями своего пола. Редкие контакты, в том числе с полувзрослыми и молодыми самками, чаще всего бывают агрессивными (рис. 2.6.2.3). Такое поведение можно интерпретировать как территориальное. Наряду с этим, известны ситуации, когда две или три кормящие самки жили под одним кустом и занимали общий участок обитания. При встрече они обнюхивали друг друга, нередко сидели бок о бок и чистили друг друга. При совместном обитании самки кормили молоком не только своих, но и чужих детенышей. Подобные взаимоотношения устанавливаются, по-видимому, среди родственных особей (например, между матерью и ее взрослой дочерью либо между сестрами). В одной из групп, объединявшей трех самок, наиболее тесные и миролюбивые отношения сложились между двумя самками, и они нередко преследовали третью, которая, в свою очередь, избегала прямых контактов с первыми двумя. Таким образом, некоторое подобие иерархии может устанавливаться и среди самок.

Самки дружелюбно относятся к своим детенышам, но лишь до появления следующего выводка. После этого отношение к подрастающему молодняку кардинально меняется, и самка агрессивно преследует детенышей из первого выводка, если те оказываются поблизости.

Первую неделю после появления на свет детеныши, как правило, не удаляются от основного убежища (куста), обычно располагающегося в центре материнского участка (хотя отмечен факт, когда один из детенышей в возрасте трех дней предпринял попытку отойти от куста на 50 м). При появлении матери детеныши подбегают к ней и начинают сосать молоко. Если на одном участке уживаются две-три самки с потомством, то во время кормления каждая мать легко распознает своих детенышей, а на чужих может реагировать агрессивно.

В возрасте 1-2 недель молодые зверьки могут передвигаться вслед за самкой, удаляясь от основного убежища на значительное расстояние. Молодые самки в этом возрасте становятся сексуально привлекательными для взрослых самцов, и последние нередко делают попытки спариваться с ними. В двухнедельном возрасте детеныши начинают ощущать нехватку молока, получаемого от матери, и это может стать причиной, провоцирующей подрастающих детенышей сосать молоко у какой-либо другой самки с более поздним выводком. Показательно, что в этом случае никаких конфликтов между самками и детенышами не возникало.

У детенышей старше трех недель отмечены первые конфликты с взрослыми особями. Они не оставляют попыток сосать молоко у своей матери, и это неизменно вызывает агрессивную реакцию с ее стороны.

В возрасте около месяца молодые особи занимают обособленные участки обитания с подходящим убежищем-кустом. Их дальнейшая судьба в значительной мере зависит от плотности популяции. В поселениях с высокой плотностью молодняк вынужден мигрировать, и это резко повышает вероятность его гибели. При низкой численности молодые самки могут образовывать тесные ассоциации со своими матерями, и позднее, в случае гибели взрослой особи, “унаследовать” материнский участок. Полувзрослые самцы чаще всего мигрируют, и основной причиной их расселения является агрессивное отношение со стороны взрослых особей. В результате молодые мигрирующие самцы становятся жертвой хищников гораздо чаще, чем самки.

Подводя итог, остается подчеркнуть, что пространственно-этологическая структура поселений горной свинки хорошо адаптирована к условиям, в которых, из-за значительного пресса хищников, происходит быстрое обновление состава популяции (Rood, 1970). Агрессивное поведение рассматривается как механизм регуляции пространственного распределения взрослых особей и стимуляции расселения молодняка. Взаимоотношения между взрослыми самками основаны, как правило, на территориальном доминировании. Иерархия доминирования среди самцов оптимизирует систему спаривания, при которой максимальный репродуктивный успех получают особи старшего возраста. Из-за высокого уровня смертности среди самцов в агрегациях происходит регулярная смена доминантов, и низкоранговые особи со временем получают возможность занять высокое иерархическое положение. Мирлолюбивые взаимодействия между половыми партнерами обеспечивают максимальный успех размножения. Самки спариваются с любыми самцами в составе агрегаций. Адаптивными являются и определенные формы кооперации: скучивание особей в убежищах в непогоду, акустическая сигнализация при появлении хищника, взаимные социальные чистки. Кроме того, некоторые (возможно, родственные) самки могут занимать общий участок обитания и совместно выкармливать потомство, хотя адаптивный смысл такого поведения не вполне понятен. С одной стороны, дополнительные порции молока, получаемые детенышами от приемной матери, ускоряют темпы их роста. Кроме того, у детенышей, оставшихся без матери (в случае ее гибели), повышаются шансы на выживание. С другой стороны,

приемная мать, выкармливающая чужих детенышей, в какой-то мере лишает молока свой собственный выводок. В этой ситуации агрессивность самки по отношению к чужим детенышам может рассматриваться как поведенческий механизм, способствующий выживанию ее потомства (Rood, 1970).

Патагонская мара, *Dolichotis patagonum* – крупный грызун весом около 8 кг, населяющий полупустыни Аргентины со скудной растительностью и по внешнему виду напоминающий мелкое копытное. Самки этого вида приносят 1-2 выводка в год, и в каждом обычно бывает 2 детеныша (в 70% случаев), реже – один (в 25% случаев) или трое детенышей (5% выводков); крайне редко в выводке может быть 4 детеныша. Период эструса у самок очень короткий – около получаса, и повторяется раз в 3-4 месяца (Dubost, Genest, 1974; Genest, Dubost, 1974; Taber, Macdonald, 1992b).

Одно из исследований, посвященных изучению пространственно-этологической структуры поселений мара, проведено в 1971-1972 гг. при наблюдениях за крупной колонией этого вида на территории огороженного парка Branféré площадью около 10 га (Dubost, Genest, 1974; Genest, Dubost, 1974).

Исследование показало, что у мара существуют относительно прочные парные связи. Самец и самка, образующие пару, постоянно держатся вместе и не отходят друг от друга более чем на несколько метров – средняя дистанция между партнерами составляет 7.2 м (Taber, Macdonald, 1992a). Один партнер следует за другим в любом направлении. Самка чаще играет роль лидера и обычно первой начинает движение, пастьбу, подходит к норе с детенышами или укладывается на отдых. Однако лидерство проявляется в пассивной форме, и самка никак не реагирует на отсутствие самца, если тот на какое-то время удаляется.

Партнеры узнают друг друга лишь на относительно небольшом расстоянии (в пределах нескольких метров), и самец, чтобы не потерять “свою” самку среди прочих, вынужден постоянно находиться рядом с ней. Индивидуальному опознаванию способствует светлое пятно на крестце (так называемое “зеркало”), которое имеется у всех половозрелых особей. Во время пастьбы самец и самка постоянно обмениваются тихими голосовыми сигналами, слышимыми лишь на короткой дистанции, и это также принуждает их держаться рядом друг с другом.

При столь отчетливо выраженной аудиовизуальной связи непосредственные контакты между партнерами очень редки и ограничиваются обнюхиванием ано-генитальной области, копуляцией или скучиванием в холодные дни и непогоду. Взаимные чистки не отмечены.

Самец не терпит присутствия других особей своего пола в радиусе 10 м от самки. При приближении соперника он принимает угрожающую позу и метит территорию секретом анальных желез, а “свою” самку – мочой (von Kirchshofer, 1960). Если эти действия не отпугивают соперника, самец приближается к нему с опущенной головой и нападает. После схватки “чужак”

обычно ретируется, и самец некоторое время преследует его, а затем возвращается к самке и вновь метит ее и ближайшую территорию.

Запаховая маркировка у самцов мары связана не только с территориальным поведением (охраной некоторого пространства вокруг самки), но и служит своеобразной формой монополизации полового партнера.

Поскольку каждая семейная пара передвигается в пределах ограниченного пространства, и охраняемая зона также перемещается вместе с ней, некоторые исследователи для ее обозначения употребляют термин “мобильная территория” (Genest, Dubost, 1974; Taber, Macdonald, 1992a).

В связи с тем, что все семейные пары, входящие в состав одной колонии, кормятся на одних и тех же участках, отдыхают в одних и тех же местах (рис. 2.6.2.4) и пользуются общими норами, пространственная структура поселения мары представляет собой постоянно меняющуюся мозаику “мобильных территорий”, закрепленных за каждой парой.

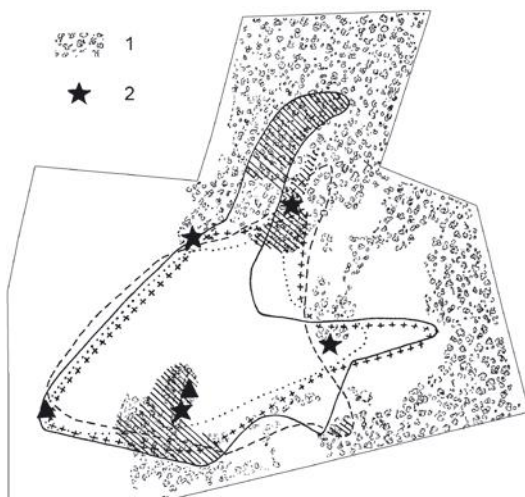


Рис. 2.6.2.4. Участки обитания, используемые четырьмя семейными парами патагонской мары, *Dolichotis patagonum*, на территории парка Branféré площадью около 10 га в августе-сентябре 1971 г. 1 – лесистая территория парка, 2 – кормушки с подкормкой; штриховкой выделены места ночного отдыха (по: Dubost, Genest, 1974, с изменениями).

Сезонные участки обитания семейных пар, площадью от 98 до 193 га, значительно перекрываются, но суточные участки (площадью около 1 га) полностью обособлены, особенно в естественных поселениях (Taber, Macdonald, 1992a).

Парные связи у мары поддерживаются, по крайней мере, на протяжении года, и семейные пары распадаются только после гибели одного из партнеров. У некоторых самцов, образовавших постоянную пару, возникают кратковременные альянсы с другими самками, но они через некоторое время

обязательно возвращаются к своим постоянным партнерам. Возникновение таких временных альянсов происходит в период спариваний, когда рецептивные самки становятся привлекательными для самцов из других пар, и в этот период между самцами, соперничающими за самок, возникают ожесточенные схватки. Самец, образовавший постоянную пару с самкой, становится неизменным победителем в схватках с одиночными самцами благодаря более высокой мотивации в присутствии своей партнерши.

Моногамные отношения (но не спаривания!) у мары поддерживаются даже в условиях, благоприятствующих образованию полигамных группировок, например, при существенном сдвиге полов в пользу самок. В этих условиях самцы посещают на короткое время одиночных самок и спариваются с ними, но затем непременно возвращаются к своим постоянным партнерам.

Несмотря на прочность парных связей, самцы мары не принимают участия в воспитании потомства. Роды, как показывают наблюдения (Dubost, Genest, 1974; Taber, Macdonald, 1992b), происходят вне норы. Незадолго до рождения детенышей самка выкапывает для них неглубокую нору или находит другое подходящее убежище. Новорожденные, оставленные матерью у входа в нору, обсыхают и затем заползают внутрь. В возрасте до 3-6 недель они покидают нору 3-4 раза в сутки, когда самка приходит покормить их молоком. В возрасте от 4 до 13 недель детеныши залезают в нору только для ночевки, а остальное время следуют за особями-родителями. Период молочного вскармливания заканчивается, когда детенышам исполняется 14 недель, и в этом возрасте они все время проводят вне норы. В периоды кормления самка вылизывает детенышей, но точные количественные данные, характеризующие эту форму материнского поведения, отсутствуют (Ganslosser, Wehnelt, 1997).

Наблюдения за группой, состоящей из двух самцов (взрослого и молодого) и трех взрослых самок в вольере площадью около 500 м² с четырьмя искусственными убежищами, показали, что в июле-августе между особями часто происходили стычки: в 62% случаев самки преследовали друг друга ($n=32$), а в остальных случаях взрослый самец преследовал самок. Почти во всех ситуациях преследование отмечали во время пастыбы, и агрессивные взаимодействия нередко сопровождались укусами (MacNamara, 1980).

В сентябре в вольере обнаружили свежевырытую нору с выходом шириной 25 см и высотой 7,5 см, из которой в конце месяца вышел первый выводок из двух детенышей в возрасте менее суток. Через 23 дня из норы вышел второй выводок, в котором также было два детеныша. После рождения второго выводка детеныши, родившиеся первыми, все светлое время суток проводили вне норы и возвращались в нее только на время ночного отдыха.

Детеныши мары рождаются зрелыми, и вскоре после появления на свет могут употреблять растительную пищу. Наблюдения показали, что в двухдневном возрасте они выходили из норы и грелись на солнце в течение нескольких часов на расстоянии около 10 м от выхода, а в возрасте около недели проводили вне норы большую часть времени. Взрослые самки отгоня-

ли чужих детенышей, толкая головой, если те приближались к ним во время пастьбы. С первого дня рождения детеныши находятся в норе без матери, которая несколько раз в сутки приходит покормить их. Подойдя к норе, самка останавливается у входа и подает особый голосовой сигнал, услышав который детеныши выбегают из норы и принимают сосать молоко. В вольтере выводки двух самок находились в одной норе, однако каждая самка кормила только своих детенышей (MacNamara, 1980).

Во время родов и по их окончании самец не проявлял никаких признаков агрессии по отношению к самкам. В периоды кормления детенышей молоком он нередко находился рядом с самкой. Однажды самец атаковал яловую самку, которая укусила детеныша. Он терпимо относился к детенышам, когда они подходили к нему, обнюхивали и лизали бока.

Исследования, проведенные в 1981-1988 гг. на полуострове Вальдес (Taber, Macdonald, 1992a, b), показали, что при определенных условиях выводковые норы разных семейных пар располагаются компактно, группируясь в кластеры ("городки"), при этом расстояние между ними не превышало 20 м. Дистанция между соседними "городками" варьировала от 50 до 500 м. В наиболее крупных "городках" находились детеныши нескольких семейных пар (до 20), при этом в некоторых норах насчитывалось до 14 детенышей. В этих условиях наблюдали коммунальное выкармливание потомства, когда любая самка, подходившая к выводковой норе приблизительно раз в сутки (всегда в дневное время), вынуждена была кормить не только своих, но и чужих детенышей (максимум – четырех). Следует, однако, отметить, что многие самки отличали своих детенышей от чужих, ориентируясь на их размеры, и отдавали им предпочтение при кормежке. Более того, некоторые самки агрессивно реагировали на чужих детенышей.

Коммунальное выкармливание детенышей у мары следует рассматривать как побочный эффект, обусловленный особенностями размножения этого вида. В норах, как уже отмечено выше, находятся только детеныши в возрасте до 14 недель. Самка может самостоятельно вырыть нору перед наступлением родов, но нередко находит уже готовое убежище для своего будущего потомства, которое может быть либо пустующим, либо уже занятым. Однако последнее обстоятельство, по-видимому, не влияет на поведение самки, поскольку взрослые особи норами не пользуются. Ситуация с поиском готовых убежищ облегчается, если имеется участок территории с мягкими почвами, наиболее благоприятными для рытья нор (как на п-ве Вальдес). Поскольку роды в поселениях мары происходят асинхронно, и взрослые особи не контролируют занятость норы, в ней случайным образом могут оказаться детеныши от разных пар, родившиеся в разные сроки. Самка, запомнившая расположение норы со своими детенышами, приходит кормить их в определенное время и подает специфический звуковой сигнал. В ответ на него из убежища выходят не только ее собственные детеныши, но и чужие (если они там находятся), и самка вынуждена делиться с ними молоком (кстати, в ущерб своему потомству). В тех случаях, когда самка

уверенно отличает чужих детенышей, при кормлении молоком она отдает предпочтение своим.

Подводя итог, остается отметить, что забота о потомстве у кормящих самок выражена в минимальной степени, и, фактически, сводится к подготовке простейшего убежища для новорожденных, периодическому кормлению и, изредка, вылизыванию. Молодняк с первых дней жизни приспособлен к вполне самостоятельному существованию. Взрослые самцы практически не принимают никакого участия в воспитании детенышей.

Акуши, *Myoprocta pratti*, населяет леса Южной Америки и по своему облику напоминает небольшого оленька (Dubost, 1968). Для самок акуши характерен продолжительный эстральный цикл (40 дней) и длительный период беременности (100 дней). В выводках обычно бывает два, реже три детеныша, которые рождаются зрячими, покрыты шерсткой и способны следовать за матерью уже через несколько часов после появления на свет. Темпы роста детенышей относительно низки, и самки кормят их молоком длительное время, в том числе и тогда, когда они уже полностью переходят на растительный корм. Половозрелыми акуши становятся в возрасте около года (Kleiman, 1970, 1972).

Родительское поведение акуши изучали в неволе при содержании разнополых пар и одиночных самок с потомством в искусственных выгородках (Kleiman, 1972). Наблюдения проводили трижды в сутки по 15 минут (с перерывами по несколько часов) в течение 2-3 месяцев. Всего под наблюдением находились по 8 пар и самок с выводками.

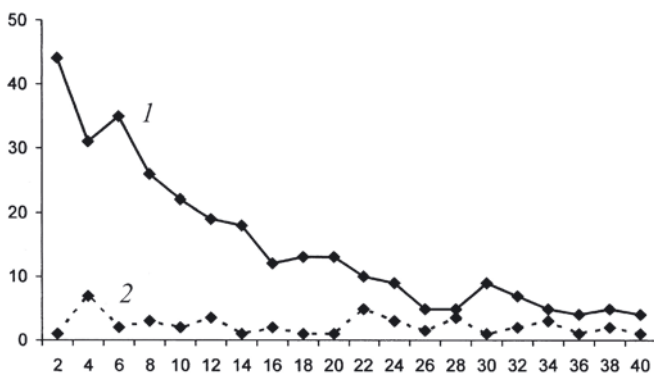


Рис. 2.6.2.5. Динамика изменения частоты вылизывания детенышей (1) и активности, связанной с обустройством гнезда (2), у самок акуши, *Myoprocta pratti*, в зависимости от возраста детенышей. Вертикальная шкала – частота регистраций, по горизонтали – возраст детенышей, дни (по: Kleiman, 1972, с изменениями).

Перед наступлением родов самка устраивала гнездо из древесной ветоши. Во время родов и после них она агрессивно реагировала на приближе-

ние самца. Каждого новорожденного самка заботливо вылизывала, съедая околоплодные оболочки. В двух случаях новорожденные оказывались за пределами гнезда, и мать переносила их в гнездо. В целом можно утверждать, что материнское поведение акуши проявляется в регулярном кормлении детенышей молоком, чистке (вылизывании), подготовке гнезда и поддержании его в надлежащем состоянии, а также затаскивании детенышей в гнездо, если они оказывались снаружи. Однако последняя форма материнского поведения отмечалась только первые 2-3 дня после рождения детенышей. Впоследствии материнская забота сводилась к регулярному кормлению детенышей молоком и вылизыванию, а также ухаживанию за гнездом. Подзывая детенышей для кормления, самка издает специфический звуковой сигнал, напоминающий кошачье мурлыканье (Kleiman, 1972).

Частота вылизывания детенышей постепенно снижалась по мере их роста, но активность, связанная с обустройством гнезда, была нерегулярной и оставалась примерно на одном и том же уровне на протяжении первого месяца после родов (рис. 2.6.2.5).

Следует отметить, что самки продолжали чистить детенышей, достигших возраста 2 месяцев, хотя и относительно редко.

В течение полутора недель после рождения детенышей самки были агрессивны по отношению к самцам и не подпускали их к детенышам. Впоследствии самцы регулярно отдыхали в гнезде, скучивались с детенышами и вылизывали их, а также приносили в гнездо подстилочный материал, однако количественные оценки поведения самцов отсутствуют.

Следует отметить, что в условиях неволи подросшие молодые особи мирно уживались со своими матерями, у которых появлялись детеныши следующего помета, и принимали участие в ухаживании за ними. В частности, наблюдали, как один из молодых самцов в возрасте 3.5 мес находился в гнезде с однодневным детенышем и заботливо вылизывал его, а другие молодые особи заботились о поддержании гнезда.

Подводя итог, можно констатировать, что самки, а наряду с ними – и самцы, проявляют и прямую, и косвенную заботу о детенышах. Более того, в ухаживании за детенышами могут принимать участие и подрастающие молодые особи.

Обобщая изложенное в этом разделе, следует отметить, что у многих представителей трибы *Hystricomorpha*, отличающихся крупными размерами тела, детеныши рождаются физиологически зрелыми, т.е. покрытыми шерсткой, зрячими, с нормальной терморегуляцией, и не нуждающимися в постоянной опеке родителей. Возможно, поэтому самцы *H. hydrochaeris*, *M. australis*, *D. patagonum* и многих других южноамериканских видов грызунов совершенно не заботятся о своем потомстве, а у самок эта забота сводится, в основном, к кормлению детенышей молоком. Исключение составляют такие виды, как акуши (*M. pratti*) или дегу (*Octodon degus*), у которых о детенышах заботятся не только взрослые самки и самцы, но и полувзрослые особи (Kleiman, 1972; Wilson, 1982). К сожалению, количественные

оценки родительского поведения во многих работах отсутствуют, и это обстоятельство лишает возможности сравнить изученные виды между собой и с представителями *Myomorpha* и *Sciuromorpha*.

Отличительная особенность репродуктивной биологии таких видов, как *H. hydrochaeris*, *M. australis* и *D. patagonum*, связанная с коммунальным выкармливанием детенышей, обусловлена, по-видимому, особенностями их образа жизни: использованием простейших нор или других укрытий только для защиты детенышей, повышенной мобильностью и уникальными чертами социальной организации, свойственной, скорее, не грызунам, а парнокопытным.

2.7. Заключительный анализ

Материалы, изложенные в разделах 2.2-2.6, позволяют сделать заключение, что родительское поведение грызунов в значительной степени предопределяется особенностями пространственно-этологической структуры (хотя, можно сказать и по-другому: тип пространственно-этологической структуры предопределяется особенностями родительского поведения, о чем подробнее будет сказано в Части 3). Во всяком случае, между типом пространственно-этологической структуры и характеристиками родительского поведения обнаруживается тесная взаимосвязь. У видов с примитивной социальной организацией (тип I) парные связи чрезвычайно слабые, о потомстве заботятся исключительно самки, а у самцов преимущественную реакцию на детенышей можно определить одним словом – инфантицид. У видов с агрегациями разнополых особей (типы II) парные связи остаются слабыми, но самцы в неволе способны проявлять родительскую заботу. У видов с семейно-групповым образом жизни (типы III и IV) самцы с самками образуют относительно прочные союзы и совместно заботятся о потомстве. Ранее было высказано предположение, что у моногамных видов самцы должны заботиться о детенышах в большей степени, чем у немоногамных (Kleiman, 1977). Поскольку моногамия, пусть не генетическая, а хотя бы поведенческая, встречается только у видов, живущих семейными группами, это предположение не лишено оснований и вполне согласуется со сделанным выше заключением.

Взаимосвязь между родительским поведением и типами пространственно-этологической структуры популяций грызунов можно выразить количественно. Однако поскольку поведение, связанное с заботой о потомстве, оценивалось у разных видов по-разному и с различной полнотой, провести корректный межвидовой сравнительный анализ крайне затруднительно либо из-за отсутствия соответствующих данных, либо из-за невозможности их использования в математических расчетах (например, если у одного вида какой-либо показатель оценивали по частоте регистраций, а у другого – по длительности). Для такого анализа пригодны только данные, полученные в наблюдениях за восемью видами мышевидных грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры: тип I – *C. migratorius*; тип II –

C. rutilus; тип III – *M. arvalis*, *M. socialis*, *L. lagurus*; тип IV – *L. brandti*, *L. mandarinus*, *M. unguiculatus* (Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Gromov et al., 2006; Громов, 2007, 2009а, б, 2010). В этих работах, помимо родительского поведения, оценивалась и прочность парных связей, показателями которой служили: (1) время совместного пребывания партнеров в гнезде с детенышами и (2) совокупная продолжительность чистки партнера. Для статистических расчетов использовали дисперсионный анализ (Kruskal-Wallis ANOVA) и корреляционный анализ (в том числе оценка Spearman R корреляции) с объединением выборок разных видов, у которых пространственно-этологическая структура относится к одному типу.

Статистический анализ показал, что не у всех оцениваемых показателей обнаруживается достоверно значимая взаимосвязь с типами пространственно-этологической структуры. В частности, нет такой взаимосвязи у показателей, характеризующих косвенную заботу о потомстве, выражающуюся в обустройстве гнезда, причем ни у самок, ни у самцов. Это означает, что различия в поведении, обусловленные типом пространственно-этологической структуры (или связанные с ним), распространяются только на прямую заботу о потомстве.

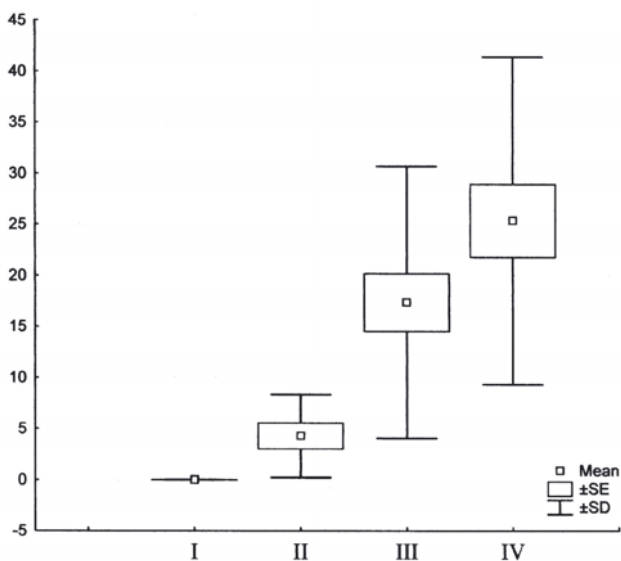


Рис. 2.7.1. Суммарная продолжительность чистки самок самцами (за 1 час наблюдений) у видов с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV). Вертикальная шкала – время, с.

Что касается прочности парных связей, то на рис. 2.7.1 показаны результаты сравнения выборок по такому показателю, как продолжительность чистки (груминга) самок самцами. Зависимость этого показателя от типа

пространственно-этологической структуры оказалась достоверно высокой ($R = 0.716, p < 0.001$).

У вида с наиболее примитивной социальной организацией (*C. migratorius*, тип I) самцы практически не контактируют с беременными и кормящими самками и, соответственно, такая форма поведения самцов, как чистка самок, полностью отсутствует. У вида с системой агрегаций участков обитания взрослых особей (*C. rutilus*, тип II) парные связи также очень слабые, но самцы в лабораторных условиях иногда могут занимать одно гнездо с самкой, хотя бы ненадолго, и в этом случае отмечаются кратковременные чистки. У видов с семейно-групповым образом жизни (типы III и IV) парные связи гораздо более прочные, и чистки самок самцами бывают регулярными и продолжительными, при этом самцы видов со структурированными семейными группами (*M. unguiculatus*, *L. mandarinus*, *L. brandti*, тип IV) существенно превосходят по этому показателю самцов видов со слабоконсолидированными семейными группами (*M. arvalis*, *M. socialis*, *L. lagurus*, тип III).

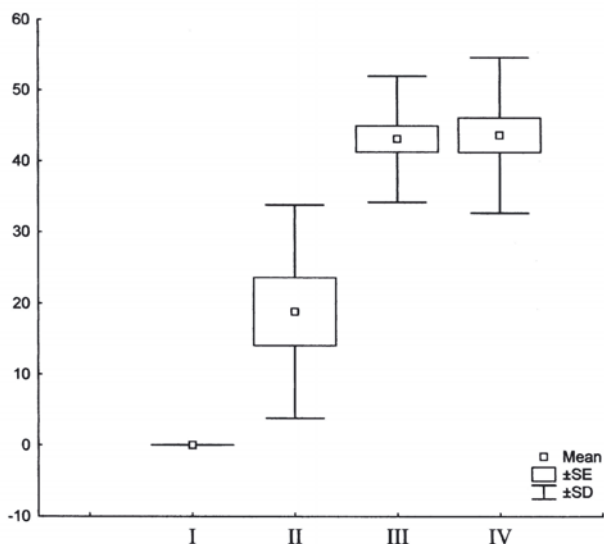


Рис. 2.7.2. Время совместного пребывания самца и самки в гнезде с детенышами (за 1 час наблюдений) у видов с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV). Вертикальная шкала – время, мин.

Величина такого показателя прочности парных связей, как время совместного пребывания партнеров в гнезде, также существенно зависит от типа пространственно-этологической структуры ($R = 0.699, p < 0.001$). У серого хомячка (*C. migratorius*, тип I) самцы и кормящие самки, как уже отмечено выше, пользуются разными норами, и соответствующий показатель у этого вида, естественно, равен 0 (рис. 2.7.2).

У красной полевки (*C. rutilus*, тип II) величина оцениваемого показателя заметно выше, но значительно уступает тому же показателю у видов с семейно-групповым образом жизни (типы III и IV). В целом можно констатировать, что прочность парных связей прогрессивно растет при переходе от видов с пространственно-этологической структурой типа I к видам с пространственно-этологической структурой типа IV.

Среди показателей, характеризующих прямую заботу о потомстве, выделяются лишь три (общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) с детенышами у самок и у самцов, а также продолжительность чистки детенышей самцами), у которых взаимосвязь с типами пространственно-этологической структуры выражена наиболее отчетливо. Соответствующие характеристики отображены графически на рис. 2.7.3, 2.7.4 и 2.7.5.

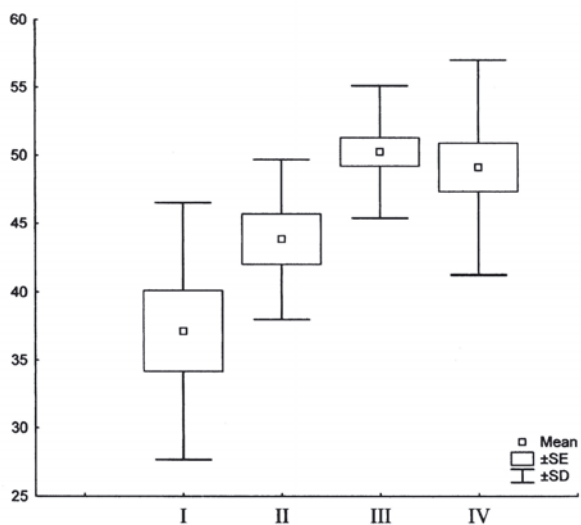


Рис. 2.7.3. Общее время нахождения самки в гнезде с детенышами (за 1 час наблюдений) у видов с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV). Вертикальная шкала – время, мин.

Несмотря на достоверно высокую корреляцию показателя ОВНГ с типами пространственно-этологической структуры как у самок ($R = 0.454$, $p < 0.001$), так и у самцов ($R = 0.707$, $p < 0.001$), в последнем случае (рис. 2.7.4) эта взаимосвязь выражена отчетливее, что подтверждается также различиями в величине коэффициентов корреляции Спирмена R .

Столь же отчетливо выражена взаимосвязь между показателем, характеризующим продолжительность вылизывания детенышей самцами, и разными типами пространственно-этологической структуры (рис. 2.7.5). В целом можно констатировать, что уровень прямой заботы о детенышах прогрессивно растет при переходе от видов с пространственно-этологической

структурой типа I к видам с пространственно-этологической структурой типа IV.

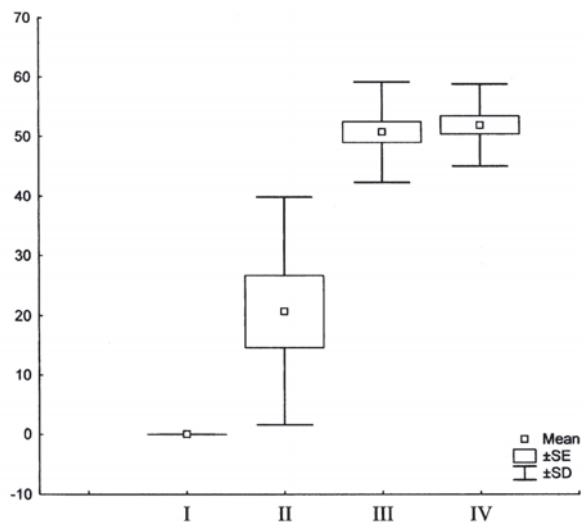


Рис. 2.7.4. Общее время нахождения самца в гнезде с детенышами (за 1 час наблюдений) у видов с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV). Вертикальная шкала – время, мин.

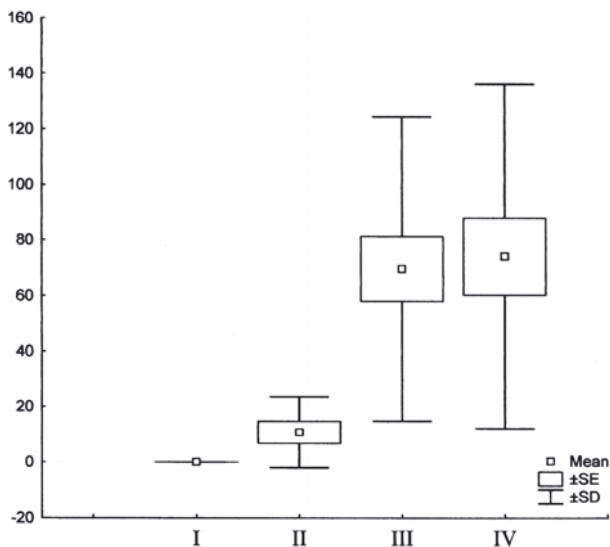


Рис. 2.7.5. Продолжительность вылизывания детенышей самцами (за 1 час наблюдений) у видов с разными типами пространственно-этологической структуры (I-IV). Вертикальная шкала – время, с.

Важно также отметить, что в наибольшей степени выражены различия в поведении самцов, тогда как у самок межвидовые различия, обусловленные особенностями пространственно-этологической структуры, могут быть незначительными.

Корреляционный анализ (Gromov, 2011a) показал, что между некоторыми формами взаимодействия партнеров и родительского поведения грызунов, вне зависимости от их видовой принадлежности, также существует тесная взаимосвязь (рис. 2.7.6).

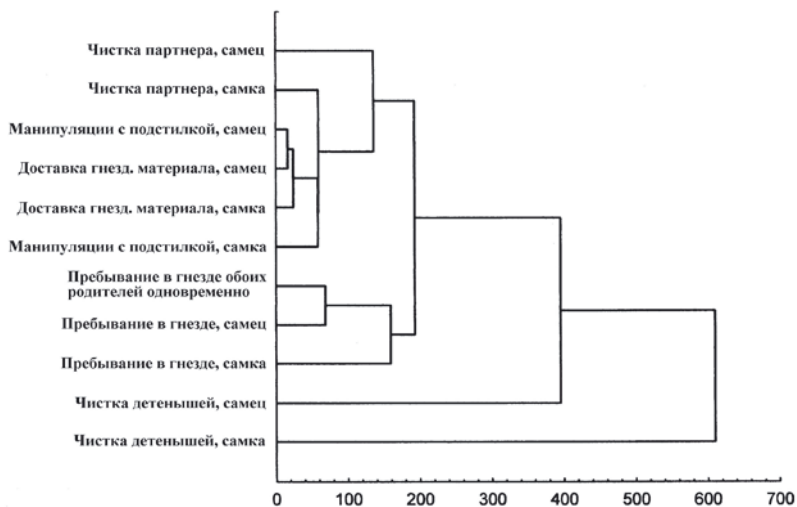


Рис. 2.7.6. Результаты кластерного анализа данных, характеризующих некоторые формы взаимодействий партнеров и родительского поведения грызунов. Горизонтальная шкала – расстояние Эвклида.

В частности, достоверно высокая положительная корреляция обнаруживается между тремя параметрами, характеризующими общее время нахождения в гнезде самок, самцов и обоих партнеров одновременно. Эта взаимосвязь указывает на то, что длительность нахождения в гнезде беременной, и, в особенности, кормящей, самки может быть фактором, существенно влияющим на поведение самца. Само присутствие самки в гнезде привлекает самца, и последний может пользоваться тем же гнездом, при условии, что самка настроена миролюбиво. Во всяком случае, можно прогнозировать, что если самка и самец значительное время проводят в гнезде с детенышами, вероятность того, что они будут находиться там одновременно, возрастает, и это является отражением процесса укрепления парных связей.

Еще одна положительная и высоко достоверная корреляция обнаруживается между такими параметрами, как время нахождения самца в гнезде с детенышами и продолжительность чистки детенышей самцом и самкой. Кроме того, длительность вылизывания детенышей самцом положительно

коррелирует с продолжительностью чистки (груминга) самки самцом. Иными словами, чем больше времени самец проводит в гнезде со своим потомством, тем чаще и продолжительнее он чистит самку и вылизывает детенышей. Эта зависимость также характеризует процесс укрепления парных связей, который происходит параллельно повышению уровня родительской заботы у самцов.

Выявленные положительные корреляции неоспоримо свидетельствуют, что различные формы родительского поведения самок и самцов функционально взаимосвязаны, а процессы укрепления парных связей и повышения уровня заботы родителей о потомстве дополняют друг друга и тесно сопряжены. Кроме того, переход от условно одиночного к семейно-групповому образу жизни сопряжен с повышением уровня заботы о потомстве у самок и вовлечением в этот процесс самцов, что наиболее ярко демонстрируют многие представители трибы *Muomorpha*.

Взаимосвязь между высоким родительским вкладом, в особенности у самцов, и семейно-групповой социальной организацией, характерной для видов с пространственно-этологической структурой III и IV типов, позволяет говорить о том, что определенные формы родительского поведения, выражающиеся в тактильной стимуляции детенышей (скупивание с ними и груминг), могут быть важным фактором эволюции социальности у грызунов.



Самка полуденной песчанки, *Meriones meridianus*, с детенышами.



Взрослая пара степной пеструшки, *Lagurus lagurus*, с детенышем.



Самка красной полевки, *Clethrionomys rutilus*, с детенышами.



Самка монгольской песчанки, *Meriones unguiculatus*, с детенышами.

Часть 3

Забота о потомстве и эволюция социальности у грызунов

Термином 'социальность' обычно обозначается групповой образ жизни (Crook et al., 1976; Armitage, 1981, 1999, 2007; Jarvis et al., 1994; Lee, 1994; Blumstein, Armitage, 1997, 1998; Lacey, Sherman, 2007), при этом подразумевается, что существуют разные уровни сложности социальной организации группировок. У грызунов на одном полюсе континуума социальности располагаются виды, условно называемые одиночными – с системой обособленных индивидуальных участков и примитивной социальной структурой, на другом – виды с семейными группировками, характеризующиеся прочными парными связями, отсроченным расселением молодняка и сложной социальной организацией с кооперацией в различных видах деятельности, дифференцированным распределением поведенческих ролей, иерархией соподчинения и подавлением размножения молодняка. Следовательно, под эволюцией социальности у грызунов можно понимать переход от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому или, иными словами, трансформацию пространственно-этологической структуры, относящейся к I типу, в тип IV. Важно отметить, что указанная трансформация сопровождается повышением уровня родительской заботы, и у наиболее социальных видов активную заботу о детенышах проявляют не только самки, но и самцы (biparental care).

В основе теоретических построений, объясняющих эволюцию сложных форм социальной организации, лежит анализ факторов и механизмов естественного отбора, способствующих формированию группировок (Crook, 1970; Alexander, 1974; Crook et al., 1976; Lott, 1991; Krebs, Davies, 1993; Ebensperger, 1998). У грызунов, как отмечено выше, к наиболее сложным группировкам, возникшим в процессе эволюции, относятся семейные группы. В состав семейных групп могут входить несколько взрослых разнополых особей, как, например, у некоторых представителей Cricetidae, Sciuridae, Octodontidae и Bathyergidae (Jarvis, 1981; Jarvis et al., 1994; Getz, McGuire, 1997; Armitage, 2007; Lacey, Sherman, 2007; Громов, 2008). Однако начало любым подобным группировкам, как правило, дают семейные пары. Лишь позднее, когда у семейной пары появляется потомство, возникает сложная семейная группа. У ряда видов часть молодых особей, достигнув половой зрелости, расселяется, но некоторые остаются с родителями. К таким сложным группировкам могут присоединяться и неродственные особи. В этом случае образуются ассоциации родственных и неродственных особей (так называемые коммунальные группировки, Getz, McGuire, 1997).

3.1. Эволюция социальности и социоэкологический подход

Социоэкологический подход, лежащий в основе подавляющего большинства исследований, посвященных феномену социальности, заключается в поиске внешних факторов, благоприятствующих группированию живот-

ных и способствующих селекции социальной структуры в направлении ее усложнения (Crook, 1970; Crook et al., 1976). К таким факторам обычно относят распределение кормовых ресурсов и пресс хищников (Lovegrove, Wissel, 1988; Burda, 1990; Hoogland, 1981, 1995; Ebensperger, 1998; Burger et al., 2012). В последние годы ряд исследователей особое внимание уделяет еще одному фактору в эволюции социальности грызунов – кооперации, связанной с рытьем нор и обустройством других убежищ, фуражированием, охраной территории и заботой о потомстве (Lacey, Sherman, 2007). Этот фактор, однако, не относится к разряду внешних (экологических).

Многие гипотезы, объясняющие эволюцию социальности, базируются на признании баланса или компромисса (trade-off) между положительными и отрицательными сторонами (benefit and costs) группового образа жизни (Alexander, 1974; Bertram, 1978; Madison, 1984; Pulliam, Caraco, 1984; Ebensperger et al., 2011). К положительным относят снижение риска нападения хищников, например, благодаря специфическим сигналам опасности, как у наземных белчихих (Barash, 1973a; Armitage, 1981; Hoogland, 1981), сокращение энергетических затрат на поиск корма и фуражирование (Hodgdon, Lancia, 1983; Jarvis et al., 1994; Smorkatcheva, 1999), кооперацию при рытье и поддержании сложно устроенных нор (Jarvis et al., 1994; Ebensperger, Vozinovic, 2000), успешное выживание потомства благодаря коллективной терморегуляции, набору большей массы тела перед расселением, преемственности опыта взрослых особей и переживание неблагоприятного сезона в составе группы (Barash, 1974b; Armitage, 1981, 1999; 2007; Arnold, 1990a, 1993; Hayes, 2000). К перечисленному можно добавить также взаимопомощь между родственными особями, например, при выкармливании детенышей (alloparenting), наследование участка обитания, занимаемого членами одной семьи, выгоды, получаемые за счет охраны групповой территории и кормовых ресурсов (Sherman, 1980; Arnold, 1990b; Emlen, 1994; Lacey, Sherman, 2007). К негативным сторонам группового образа жизни относят обострение внутривидовой конкуренции за ресурсы (включая партнеров для размножения), увеличение риска распространения инфекций и паразитарных заболеваний, ограничение возможностей для размножения и снижение репродуктивного потенциала (Hoogland, 1979; van Vuren, 1996; Blumstein, Armitage, 1998; Ebensperger, 1998; Armitage, 2007).

В рамках социоэкологической концепции подразумевается, что переход к групповому образу жизни осуществляется в том случае, если комбинация факторов, благоприятствующих группированию, обеспечивает повышение индивидуальной приспособленности (fitness) и успешное выживание особей при одновременной компенсации влияния негативных факторов. Однако даже сами основатели социоэкологического подхода признают, что при формировании группы действие негативных факторов проявляется сразу, тогда как те или иные преимущества, например, коллективная защита от хищников, вырабатываются значительно позднее, в процессе длительной эволюции (Crook, 1970; Crook et al., 1976). В этом, на мой взгляд, заключается основное внутреннее противоречие традиционного социоэкологическо-

го подхода, не разрешенное до сих пор, хотя поиск аргументов для его преодоления не прекращается.

Один из аргументов, который нередко приводят в защиту традиционного социологического подхода, заключается в том, что многие преимущества группового образа жизни проявляются сразу, *как только формируется группа*. Например, риск нападения хищника снижается благодаря "эффекту многих глаз" (*many eyes effect*), "эффекту разбавления" (*dilution effect*) и "эффекту путаницы" (*confusion effect*). Действительно, при увеличении численности группы вероятность обнаружения хищника возрастает, вероятность быть атакованным падает, а эффективность атаки хищника снижается в связи с необходимостью выбора конкретной жертвы среди множества других (Clutton-Brock, 1974; Hoogland, 1981; Yáber, Herrera, 1994). Однако такую аргументацию нельзя признать бесспорной, когда речь идет о грызунах, поскольку ни у одного вида грызунов *группа не образуется сразу* или хотя бы за относительно короткий промежуток времени. Формирование сложной социальной группы (у грызунов – семьи), способной действовать коллективно и согласованно, начинается с образования семейной пары, и уже один этот процесс занимает порой значительное время. Беременность, выкармливание молодняка и его взросление – еще более продолжительные процессы. Поэтому, пока действительно не сформируется группа, в которой молодняк будет успешно выкормлен самкой, наберет достаточную массу тела, переживет неблагоприятный сезон или внесет свой вклад в кооперативные формы деятельности, говорить о каком-либо положительном эффекте группового образа жизни, особенно в плане защиты от хищников, бессмысленно. Действие же отрицательных факторов, в частности, обострение внутривидовой конкуренции, повышение риска передачи инфекции или паразитарного заболевания, проявляется уже на стадии образования семейной пары, т.е. задолго до формирования группы.

Особо следует подчеркнуть, что многие виды грызунов ведут исключительно скрытный образ жизни и активны лишь в ночное время, спасаясь от наземных и пернатых хищников в норах и других убежищах. Специфические сигналы опасности при появлении хищника выработались в процессе эволюции лишь у немногих дневных видов, населяющих в основном открытые пространства степей и пустынь. К ним относятся некоторые представители семейств *Cricetidae*, *Sciuridae* и трибы *Hustricomorpha*. Среди наземных беличьих большинство видов относятся к условно одиночным, т.е. слабо социальным (род *Spermophilus*), и лишь некоторые из них (роды *Marmota*, *Synomys* и *Castor*) ведут семейно-групповой образ жизни (Жарков, Соколов, 1967; Armitage, 1981, 1999; Brady, Svendsen, 1981; Hodgdon, Lancia, 1983; Дежкин и др., 1986; Blumstein, Armitage, 1997, 1998). Ни поселения (колонии) сусликов, ни семейные группы сурков, луговых собачек и бобров, объединяющие хотя бы несколько особей, способных коллективно защищаться от хищников, не возникают одномоментно, сразу. Следовательно, эффективное избегание хищников при увеличении численности группы, в силу уже отмеченных выше обстоятельств, вряд ли можно признать фактором,

благоприятствующим эволюции социальности, даже у таких грызунов, как наземные беличьи. Более того, показано, что пресс хищников может быть одним из факторов естественного отбора, способствующих не увеличению, а, напротив, уменьшению численности группировок (Madison et al., 1984; McGuire et al., 2002). И если у наземных беличьих сигналы опасности при появлении пернатых или крупных наземных хищников помогают спастись от них в норах, то у многих других видов грызунов, населяющих как открытые (степные, пустынные, луговые), так и закрытые (лесные, кустарниковые) биотопы, в процессе эволюции не выработалось никакого эффективного механизма защиты от мелких хищных (куны, виверровые) и змей, свободно проникающих внутрь подземных убежищ и способных уничтожить все население норы поголовно. Кроме того, экскременты и многочисленные запаховые метки в крупных поселениях грызунов привлекают наземных хищников в гораздо большей степени, чем вблизи одиночных нор, поэтому и группировки, особенно семейные, страдают от этих хищников чаще, чем особи-одиночки (Getz, Carter, 1996; McGuire et al., 2002).

Социоэкологический подход как методология сравнительного анализа основан на поиске корреляций между социальной организацией и экологией вида. Такие корреляции действительно обнаруживаются у многих видов птиц, копытных и приматов (Crook et al., 1976). Для многих видов этих животных характерны дневная активность, высокая мобильность и экстенсивный тип использования пространства и других ресурсов, сочетающиеся с возможностью относительно быстрого формирования крупных агрегаций (стай, стад, группировок). Грызуны же ведут оседлый образ жизни с интенсивным типом использования ресурсов (пространства и кормов) и активны преимущественно в ночное время. Вряд ли можно ожидать, что закономерности, характеризующие связь социальной организации с экологическими факторами, у грызунов будут такими же, как у птиц, копытных или приматов. И хотя многие социальные виды грызунов активны в светлое время суток, целый ряд других видов этой категории ведет ночной (например, бобры) или подземный образ жизни (как китайская полевка, голый землекоп и др.). Поэтому безусловной связи между дневной активностью и социальностью нет.

Ниже я попытаюсь проанализировать, насколько универсален социоэкологический подход при анализе факторов эволюции социальности грызунов, под которой, подчеркну еще раз, подразумевается переход к семейно-групповому образу жизни.

3.2. О внешних факторах, способствующих группированию

В рамках социоэкологического подхода сформулирована идея, согласно которой разные варианты социальной структуры отражают адаптацию вида к определенному распределению кормовых ресурсов и их сезонной динамике (Crook, 1970; Crook et al., 1976), а также к ряду других внешних факторов. Что касается пресса хищников, то, учитывая обстоятельства, изложен-

ные выше, этот фактор вряд ли следует рассматривать как существенный в эволюции социальности грызунов.

Современная социоэкологическая литература оперирует таким понятием как индивидуальная приспособленность (*fitness*) особи, которая обычно оценивается такой мерой, как совокупный репродуктивный успех на протяжении жизни. Иными словами, чем больше потомства оставляет та или иная особь, тем выше ее индивидуальная приспособленность (Carroll, Potts, 2007). Повышение индивидуальной приспособленности (т.е. репродуктивного успеха) – это, если можно так выразиться, цель естественного отбора. Вместе с тем, как отмечают многие исследователи, механизмы естественного отбора, способствующего эволюции социальности, до сих пор не вполне понятны и ясны. Несмотря на то, что обозначен целый ряд преимуществ, связанных с групповым образом жизни (см. выше), фактически они подтверждаются лишь единичными полевыми исследованиями (Lacey, Sherman, 2007).

Следует отметить, что хотя во многих исследованиях те или иные виды грызунов отнесены к определенным категориям социальности (см., например, Armitage, 1981, 2007), до сих пор нет единого мнения, является ли социальность как определенное качество характеристикой вида в целом. В ряде исследований, например, показано, что тенденция к формированию группировок варьирует в разных популяциях одного вида в зависимости от экологических условий (Jarvis et al., 1994; Roberts et al., 1998a; Spinks et al., 2000; Nevo, 2007). Известно также множество примеров, когда отдельные особи могут переходить от одиночного образа жизни к групповому в различных ситуациях, в том числе при изменении условий существования (Schaller, Crawshaw, 1981; Wolff, 1994; Solomon, Getz, 1997; Громов 2008). Здесь вполне уместно процитировать авторов одного из социоэкологических исследований (Lacey, Sherman, 2007, с. 243-244): “Фактически, невозможно охарактеризовать ни виды, ни особей как одиночные либо социальные без учета конкретных внешних условий и изменений в их поведении, связанных с характером расселения, системой спаривания и заботой о потомстве. ... На практике социальные группировки обычно выделяют на основе пространственного распределения особей и характера их взаимодействий с сородичами в период размножения. ... ‘Одиночный’ и ‘социальный’ – это не абсолютная альтернатива, а два полюса одного континуума пространственных и социальных взаимодействий особей”. Такой подход, близкий моим собственным взглядам на типологию пространственно-этологической структуры популяций грызунов и феномен социальности (Громов, 2008), представляется мне наиболее продуктивным при анализе факторов, способствующих эволюции сложных социальных систем.

В рамках традиционного социоэкологического подхода сформулирована, в частности, гипотеза, согласно которой образованию группировок грызунов (суть – семейных групп) способствует относительно однородная и стабильная среда с бедными кормовыми ресурсами: в этих условиях низкая плотность населения затрудняет поиск половых партнеров, и поэтому вы-

годным становится образование постоянных пар, дающих начало моногамным семьям (Carter, Getz, 1993; Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997). Авторы этой гипотезы опираются на различия в биотопической привязанности и социальной организации у двух видов полевков, пенсильванской *M. pennsylvanicus* (вид со слабыми парными связями) и прерийной *M. ochrogaster* (как утверждается, моногамный вид), и полагают, что эволюция социальной организации прерийной полевки, живущей в условиях стабильных, но ограниченных ресурсов, направлена на предотвращение высокой плотности населения и чрезмерной эксплуатации ресурсов (Getz, 1978). Пенсильванская полевка живет в нестабильных условиях и занимает ограниченные по площади биотопы. Этим указанные авторы объясняют высокий уровень внутривидовой агрессии *M. pennsylvanicus*, обуславливающий раннее расселение молодняка, повышение плотности населения в оптимальных биотопах и относительно высокие темпы размножения (MacArthur, Wilson, 1967, цит. по Wang, Insel, 1996; Christian, 1970).

Эта гипотеза, на мой взгляд, в значительной мере умозрительна и не находит убедительного подтверждения, поскольку сложно доказать наличие причинно-следственной связи (а не просто корреляции) между распределением и качеством кормовых ресурсов, с одной стороны, и социальной организацией и стратегией размножения вида, с другой стороны. К тому же предпосылки образования сложных (полигинических) семейных групп теоретически возникают и при мозаичном распределении обильных кормов (Slobodchifoff, 1984), так что не понятно, какой же из внешних факторов действительно способствует формированию моногамных пар. Более того, основываясь на имеющихся данных (Getz et al., 1993; Getz, Carter, 1996; Getz, McGuire, 1997), говорить об исключительной моногамии у *M. ochrogaster* попросту нельзя, поскольку в популяциях этого вида выделяют несколько вариантов элементарных группировок, различающихся по составу и меняющихся по сезонам года. В частности, наряду с моногамными парами, описаны и так называемые коммунальные группировки, в состав которых входит несколько половозрелых особей, чье родство остается под вопросом (Getz, McGuire, 1997). Следует также отметить, что тенденция размножения в моногамных парах выявлена, прежде всего, в лабораторных условиях, но наряду с этим зафиксировано и полигамное размножение. Более того, существуют популяции прерийной полевки с преимущественно полигамным размножением (Roberts et al., 1998a). Известно также, что у 56% обследованных в природе выводков обнаруживается множественное отцовство, свидетельствующее о том, что самки прерийной полевки нередко спариваются с несколькими самцами (Solomon et al., 2004). Эти неоспоримые факты вызывают большие сомнения в том, что прерийная полевка – исключительно моногамный вид. Если же нет моногамии, то исходные постулаты указанной выше гипотезы вообще теряют смысл.

Трудно также объяснить, если опираться на предлагаемую гипотезу, существование явных предпосылок к семейно-групповому образу жизни и коммунальному размножению у двух других видов рода *Microtus* – *M. ar-*

valis и *M. rossiameridionalis* (Boyce, Boyce III, 1988; Громов, 2008), а также у ряда представителей семейства Cricetidae, живущих семейными группами (например, *M. unguiculatus*, *M. libysus*, *L. brandti*), среду обитания которых нельзя назвать стабильной и обедненной кормовыми ресурсами, а плотность популяций – низкой. С другой стороны, мозаичность в распределении кормовых ресурсов или оптимальных местообитаний (food resource or habitat patches), которая, как утверждают некоторые исследователи, также предопределяет склонность к формированию сложных группировок (Honeycutt et al., 2007; Waterman, 2007), характерна, например, для поселений тамарисковой и полуденной песчанок (*Meriones tamariscinus*, *M. meridianus*) в Калмыкии (Gromov, 2001), однако эти виды никак нельзя отнести к социальным.

Кроме того, накапливается все больше данных, свидетельствующих, что истинная моногамия (*genetic monogamy*) – явление, редко встречающееся в популяциях грызунов. Оно часто замаскировано отношениями, при которых партнеры, образующие семейную пару, обитающие в одной норе и совместно ухаживающие за потомством (*behavioral monogamy*), могут свободно спариваться с особями из других семей (Громов, 2008). Эти факты плохо согласуются с гипотезой о связи моногамии со скудными кормовыми ресурсами и низкой плотностью населения.

Хочу попутно заметить, что для многих социозкологов (см., например, Sherman, Wolff, 2007) до сих пор остается нерешенным вопрос: является ли склонность к групповому образу жизни (социальность) дисадаптацией к мозаичному распределению жизненно важных ресурсов, или же это адаптивная реакция особей, пытающихся извлечь выгоду путем кооперативного фуражирования при нестабильных и рассеянных в пространстве кормовых ресурсах?

Еще один пример, иллюстрирующий возможную связь социальной организации с характером распределения кормовых ресурсов – это так называемые эусоциальные виды грызунов, в частности, *Heterocephalus glaber*, *Cryptomys hottentotus*, *Cryptomys (Fukomys) damarensis* (Bennett, Jarvis, 1988; Burda, 1989, 1990; Jarvis et al., 1994; Kawalika, Burda, 2007). На основании представлений о социальной организации этих видов разработана гипотеза, согласно которой формированию семейных групп может способствовать переход к исключительно подземному образу жизни, сопряженному с существенными энергетическими затратами на устройство сложных убежищ (нор) и добывание корма. В соответствии с этой гипотезой сложные семейные группы, в которых рытье подземных коммуникаций и доставка корма облегчаются благодаря кооперации и распределению поведенческих ролей, получают селективное преимущество перед особями-одиночками (Burda, 1990; Ebensperger, 1998; Smorkatcheva, 2003; Сморкачева, 2007). Аргументация в пользу этой гипотезы выглядит достаточно убедительной и позволяет сделать более широкое обобщение: семейно-групповому образу жизни способствуют условия, при которых повышение приспособленности и успешное выживание группировок (суть семейных групп) достигается за счет кооперации усилий при добывании корма, а также в других видах деятель-

ности, связанных с устройством убежищ, рытьем подземных коммуникаций, фуражированием, охраной территории, воспитанием потомства. Внешние условия при этом могут быть различными, но такими, что особи-одиночки не способны успешно конкурировать с консолидированными группировками, в которых для выполнения трудоемких процессов объединяются усилия нескольких индивидов. Подобные группировки могут быть только семейными, поскольку для кооперации необходима социальная организация с системой толерантных или иерархических отношений, подавляющих внутривидовую агрессию или, по крайней мере, сводящих к минимуму ее негативные проявления. Кооперацию, таким образом, можно рассматривать как непреложное условие перехода к семейно-групповому образу жизни. Однако еще раз хочу подчеркнуть – кооперация не относится к разряду внешних факторов, и в данном конкретном случае экологические факторы (неравномерность в распределении кормовых ресурсов и качества почвы, затрудняющей рытье нор) способствуют формированию сложных семейных группировок не напрямую, а опосредованно через кооперацию. Авторы этой гипотезы, к сожалению, не рассматривают в должной мере факторы, способствующие самой кооперации, однако эти факторы, на мой взгляд, играют не менее важную роль в эволюции социальности. Отсутствие же предпосылок к кооперации приводит к тому, что многие другие представители семейств *Bathyergidae* и *Stenomyidae*, обитающие в тех же самых экологических условиях, ведут исключительно одиночный образ жизни (Lacey, Sherman, 2007).

Что касается обусловленности сложной социальной организации подземным образом жизни, то таковая, по-видимому, отсутствует. Во всяком случае, как показывают исследования последних лет (Nevo, 2007; Сморгачева, 2007), переход к исключительно подземному образу жизни способствует усложнению социальной организации только тех видов, у которых уже существуют предпосылки к образованию семейных групп, унаследованные от предковых форм. Вопрос о том, каковы были условия возникновения этих предпосылок, остается открытым.

Выше уже было отмечено, что, по мнению ряда исследователей, одним из факторов, способствующих образованию размножающихся пар, может быть низкая плотность населения. В этих условиях даже у видов со слабыми парными связями (например, *Arvicola terrestris*, *Microtus oeconomus*) самцы тяготеют к индивидуальным участкам самок, что способствует образованию квазимоногамных пар (Плюснин, Евсиков, 1983; Viitala, 1994). Такие пары, конечно, нельзя назвать истинно семейными, поскольку самец не занимает одно гнездо с самкой и не участвует в воспитании потомства. Существование квазимоногамных связей объясняется высокой степенью территориальной изоляции гнездовых участков самок при низкой плотности популяции (Viitala, 1994). В этих условиях каждый самец предпочитает держаться вблизи участка одной самки (и, возможно, охраняет ее) не только до, но и после спаривания, поскольку в его отсутствие визиты других самцов могут спровоцировать блок беременности у оплодотворенной самки и резорбцию

эмбрионов, как это описано, например, у *Microtus agrestis* (Clulow, Clarke, 1968). При повышении плотности популяции восстанавливается пространственная и социальная структура, типичная для условно одиночных видов со слабыми парными связями. Таким образом, влияния одних лишь внешних факторов, вроде бы способствующих образованию семейных пар, явно недостаточно для перехода к семенно-групповому образу жизни. Необходимы дополнительные факторы, обеспечивающие снижение взаимной агрессивности половых партнеров и повышение толерантности отношений, без которых невозможно образование прочных парных связей.

У видов со сложившейся семейно-групповой организацией изменение плотности популяции практически не отражается на социальной структуре элементарных группировок, если только нет резкого, катастрофического снижения численности, приводящего к распаду семейных групп (Орленев, Переладов, 1981; Громов, 1992).

Более 40 лет назад Д. Бараш (Barash, 1974b) предложил гипотезу, согласно которой климатические условия, ограничивающие длительность сезона наземной активности, оказывают существенное влияние на сроки расселения молодняка и социальную организацию трех видов североамериканских сурков. У лесного сурка *Marmota monax*, относящегося к условно одиночным видам, наживровка наиболее продолжительная (до 150 дней), и молодняк этого вида расселяется в возрасте нескольких месяцев. У желтобрюхого сурка *M. flaviventris* наживровка короче (70-100 дней), и молодые особи расселяются на втором году жизни, а у олимпийского сурка *M. olympus*, у которого образуются более консолидированные семейные группы, период наземной активности самый короткий (40-70 дней), и молодняк расселяется на третьем году жизни. Эта гипотеза впоследствии была проверена на двух популяциях желтобрюхого сурка, *M. flaviventris*, поселения которого располагались в разных климатических условиях – на высотах 2900 и 3400 м над уровнем моря (Armitage, 1977). Исследование показало, что в поселениях *M. flaviventris* на высоте 3400 м длительность периода наживровки была столь же короткой, как в популяциях *M. olympus*, однако темпы роста детенышей в этих поселениях оказались более высокими, чем на высоте 2900 м, а не наоборот, как можно было ожидать теоретически. Таким образом, идеи Д. Бараша не выдержали проверки. Этот пример наглядно показывает, что, казалось бы, логически вполне обоснованная гипотеза, объясняющая прямое влияние внешних факторов на социальную организацию близкородственных видов, оказывается несостоятельной и не выдерживает проверки при сравнении разных популяций одного вида, находящихся под влиянием тех же самых факторов.

Тем не менее, нет оснований сомневаться в том, что среди наземных беличьих к наиболее социальным относятся виды, отличающиеся крупными размерами тела, низкой скоростью роста и коротким сезоном наземной активности. Однако переход к семейно-групповому образу жизни у этих видов происходил, скорее всего, под влиянием не только экологических, но и иных факторов. К. Армитейдж в своих более поздних работах, посвящен-

ных эволюции социальности наземных беличьих (Blumstein, Armitage, 1997, 1998; Armitage, 1999, 2007), показал, что у большинства видов сурков молодняк, набирающий к концу первого года жизни лишь 25-40% массы тела взрослых особей, не готов к раннему расселению и остается зимовать вместе с родителями. Детальные исследования экологии зимующих сурков выявили одну важную закономерность: наиболее высокая смертность во время зимней спячки (из-за значительного снижения массы тела) обнаруживается как у одиночных особей, так и в семейных группах, представленных парой родителей с сеголетками. В последнем случае нередко погибают все члены семьи. Если же в одной зимовочной норе находятся пара родителей вместе с сеголетками и годовалыми или более взрослыми особями, то вероятность благополучного выживания всей семейной группы во время зимней спячки резко повышается благодаря тому, что полувзрослые сибсы обеспечивают температурный комфорт своим младшим собратям (Arnold, 1988, 1990a,b, 1993). Таким образом, естественный отбор способствует формированию сложных семейных групп у сурков, в состав которых входит не менее двух разновозрастных выводков (Armitage, 2007). Этот пример показывает, что экологические факторы, способствующие формированию семейных групп, действуют не изолированно, а в одной связке с социальными факторами (не случайно авторами указанных работ введен в оборот термин 'социальная спячка' как альтернатива 'групповой спячке'). Следует, однако, отметить, что семейно-групповой образ жизни у сурков, связанный с усложнением социальной организации (complexity), одновременно приводит к снижению индивидуальной приспособленности, а именно падению репродуктивного потенциала (Blumstein, Armitage, 1997, 1998).

Семейно-групповой образ жизни характерен для многих других крупных грызунов (например, *O. zibethicus*, *C. fiber*, *C. canadensis*, *Hystrix indica*, *D. patagonum*, *Lagidium peruanum*, *Lagostomus maximus*), обитающих как в открытых, так и закрытых биотопах (Pearson, 1948; Aleksiuik, 1968; Svendsen, 1980; Proulx, Gilbert, 1983; Дежкин и др., 1986; Sever, Mendelsohn, 1988; Taber, Macdonald, 1992a,b; Branch, 1993). Предложена гипотеза, согласно которой у крупных грызунов семейно-групповой образ жизни предопределен медленным ростом детенышей, не способных к самостоятельному существованию в раннем возрасте и потому вынужденных длительное время находиться в составе семьи (Barash, 1974; Arnold, 1990a, b). Низкие темпы развития, в том числе внутриутробного, характерны и для ряда относительно мелких грызунов трибы *Hystricomorpha*, и с этими, не внешними, но внутренними, физиологическими факторами также связывают эволюцию социальности в отряде *Rodentia* (Burda, 1990).

Что касается большинства других видов грызунов, отличающихся мелкими размерами тела, то многие гипотезы, объясняющие формирование у них семейно-группового образа жизни исключительно под влиянием экологических факторов, без учета других, в первую очередь, социальных и физиологических, малоубедительны. Справедливости ради следует отметить, что о необходимости изучения социальных факторов как компонентов

внешней среды, играющих, вероятно, существенную роль в эволюции социальности, писали и сами основатели социоэкологического подхода (Crook et al., 1976), однако этот тезис до сих пор остается в основном декларативным, и серьезным анализом социальных факторов никто не занимался. Даже К. Армитейдж в одной из своих последних работ, сравнивая социальную организацию наиболее хорошо изученных видов среди наземных беличьих по сумме теоретически возможных поведенческих ролей, не включил в число оцениваемых параметров доминирование, подчинение и другие важные характеристики социальных отношений, объясняя это отсутствием необходимых для сравнения данных (Blumstein, Armitage, 1997).

Логика социоэкологического подхода, основанная на теории естественного отбора, в общих чертах безупречна, поскольку все виды, так или иначе, приспосабливаются к внешним условиям. Однако ошибка многих социоэкологических гипотез, на мой взгляд, заключается в том, что они не учитывают влияния социальных и физиологических факторов, которые важны для понимания эволюции сложных социальных систем не менее чем экологические.

Один из основоположников сравнительной этологии, Конрад Лоренц, внес, на мой взгляд, заметный вклад в наши представления о типологии социальных структур животных, хотя специально этим не занимался. В одном из своих фундаментальных трудов, посвященных анализу агрессивного поведения животных и человека, он выделил четыре типа взаимоотношений между особями в группировках: (1) анонимная стая (случайное скопление особей), (2) агрегации индивидов, охраняющих обособленные участки обитания (территории), (3) индивиды, объединенные в группировки (стаи) в связи с необходимостью борьбы с другими стаями (например, у серой крысы) и (4) личная связь, или союз (bond) особей, объединенных в наиболее сплоченные группы (Lorenz, 1966). В основу этой типологии, в которой союз рассматривается как наивысшая степень организации отношений между животными, положены критерии, характеризующие степень персонализации социальных отношений и прочность парных связей. Важнейшей предпосылкой образования союза К. Лоренц считал личное узнавание партнеров в любых возможных ситуациях, при этом подчеркивал, что знание партнеров усваивается исключительно индивидуально, причем за длительный период. Т.е. ни одна группировка, образованная на основе личных связей (союз), не возникает сразу, за короткий период времени. В своих трудах он детально проанализировал парные взаимодействия особей в группах, в особенности у рыб и птиц, и показал, что формирование личной связи (союза) сопряжено с ритуализацией агрессивного поведения и является результатом постепенного, длительного привыкания партнеров друг к другу. В отличие от Дж. Крука и его последователей, К. Лоренц не видел прямой зависимости социальной организации от условий среды обитания. Более того, доктрину, согласно которой поведение животного определяется исключительно внешними влияниями, а не возникшими в процессе эволюции структурами центральной нервной системы, он считал ошибочной.

Методологический подход, предложенный К. Лоренцом и основанный на поиске факторов, ответственных за формирование и укрепление парных связей, представляется мне очень плодотворным для сравнительного анализа социальных структур различной сложности, поскольку у грызунов начало группировкам со сложной социальной организацией дают семейные пары, а прочные парные связи возникают только при условии подавления агрессивности в отношениях между половыми партнерами, столь типичной для одиночных видов с их примитивной социальной организацией.

Справедливости ради следует отметить, что в классификации социальных систем млекопитающих, разработанной Дж. Круком и его коллегами (Crook et al., 1976), также указаны критерии, учитывающие прочность парных связей (продолжительность существования ассоциаций самцов и самок, совместная забота о потомстве), однако они в этой классификации используются лишь как внешние атрибуты определенных социальных структур, и роль парных связей в эволюции сложных группировок никак не анализируется и до сих пор недооценена социологами.

Поскольку К. Лоренц уделял парным связям первостепенное значение в формировании сложной социальной организации, возникает закономерный вопрос: каковы же факторы и механизмы, подавляющие взаимную агрессивность партнеров и способствующие укреплению парных связей? Ниже я попытаюсь показать, что эти факторы связаны с определенными поведенческими и физиологическими механизмами, которые в эволюционном контексте принято называть проксимальными, в отличие от ультимативных (экологических) механизмов.

3.3. Проксимальные механизмы социализации

При сравнительном анализе проксимальных механизмов я буду опираться на различия между четырьмя основными типами пространственно-этологической структуры популяций грызунов (I-IV, Громов, 2005а, 2008), которые можно рассматривать как соответствующие грады социальности – от простых (примитивных) форм социальной организации (тип I) до наиболее сложных (тип IV).

В таблице 3.3.1 приведены данные, отражающие различия во взаимодействиях разнополых партнеров у четырех видов песчанок рода *Meriones* с разными типами пространственно-этологической структуры.

У тамарисковой песчанки, *M. tamariscinus*, относящейся к условно одиночным видам (тип I), а также у полуденной песчанки *M. meridianus*, в популяциях которой образуются агрегации взрослых особей с перекрывающимися участками обитания (тип II), доля агрессивных и ритуализованных агонистических взаимодействий наиболее высока. Напротив, у видов с семейными группами, а именно *M. libycus* (тип III) и *M. unguiculatus* (тип IV), агрессивные взаимодействия редки, а миролюбивые контакты преобладают над всеми другими (Громов, 1997). Снижение частоты агрессивных взаимодействий в этом ряду видов отражает смену репродуктивных стратегий (от

промискуитета к полигамии и моногамии), а также тенденцию укрепления парных связей при переходе от типа I к типу IV, что хорошо согласуется с представлениями К. Лоренца о механизмах формирования так называемого союза у позвоночных животных (Lorenz, 1966).

Таблица 3.3.1

Количество элементарных социальных актов (*N*) и их доля (%) в парных взаимодействиях самцов и самок четырех видов песчанок рода *Meriones* (по наблюдениям в природе и вольерах, Громов, 1997)

Виды и типы пространственно-этологической структуры	Взаимодействия					
	агрессивные		ритуализованные		миролюбивые	
	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%	<i>N</i>	%
<i>M. tamariscinus</i> , тип I	326	58.8	100	18.1	128	23.1
<i>M. meridianus</i> , тип II	565	33.2	254	14.9	884	51.9
<i>M. libycus</i> , тип III	25	4.8	68	13.0	430	82.2
<i>M. unguiculatus</i> , тип IV	1	0.2	104	21.1	389	78.7

Эти данные служат наглядной иллюстрацией тому, что переход от одиночного к семейно-групповому образу жизни у грызунов сопровождается снижением частоты агрессивных актов во взаимодействиях между членами группы и, особенно, между половыми партнерами. Результаты исследований, приведенные в Части 2 (раздел 2.7), свидетельствуют, что параллельно происходит укрепление парных связей и возрастание уровня заботы о потомстве, в особенности у самцов. Обусловлено это перестройкой нейрофизиологических связей в головном мозге при активации определенных гормональных и медиаторных систем, о чем подробно изложено в Части 1. Важно также отметить, что укрепление парных связей и повышение уровня прямой родительской заботы связаны с различными формами тактильной стимуляции детенышей (скучивание с ними, насиживание и груминг), и уровень этой стимуляции существенно возрастает при переходе от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому.

Повышение уровня родительской заботы у видов с семейно-групповым образом жизни обеспечивается, прежде всего, дополнительным участием самцов. Они, естественно, не кормят детенышей молоком и значительно уступают самкам по такому показателю, как продолжительность чистки (груминга) детенышей. Однако прямая отцовская забота, проявляющаяся в обогревании и тактильной стимуляции детенышей, имеет исключительное значение для укрепления социальных связей и, по-видимому, способствует филопатрии молодняка, в особенности молодых самок, которые у несемейных видов, таких как *C. glareolus*, *C. rutilus*, *M. pennsylvanicus*, *M. montanus*, покидают выводковые норы по окончании молочного вскармливания и рас-

селяются в возрасте 3-4 недель (Кошкина и др., 1972; Bujalska, 1973; Bondrup-Nielsen, Karlsson, 1985; Madison, 1980a,b; Jannett, 1980). У видов с семейно-групповым образом жизни благодаря филопатрии нередко формируются сложные семьи, в состав которых входит несколько самок (Solomon, Keane, 2007).

Механизмам натальной филопатрии и задержки расселения молодняка придается большое значение во многих социоэкологических исследованиях, и установление соответствующих причинно-следственных связей представляется крайне важным для понимания процессов эволюции социальности у грызунов (Emlen, 1994; Hoogland, 1995; Dalton, 2000; Lacey, Sherman, 2007). В гипотезах, объясняющих феномен натальной филопатрии, рассматриваются как ее преимущества, так и негативные стороны (benefits and costs), при этом, однако, следует понимать, что филопатрия сама по себе не обязательно приводит к образованию семейных групп (Solomon, 2003; Nunes, 2007; Solomon, Keane, 2007). Альтернативой натальной филопатрии является раннее расселение молодняка, и, как констатируют сами социоэкологи, на настоящий момент до конца не понятны ни функции расселения, ни то, почему раннее расселение происходит у одних видов и отсутствует у других (Sherman, Wolff, 2007).

Важно понимать, что, независимо от того, какие внешние причины и факторы способствуют натальной филопатрии, молодые особи, остающиеся в составе семейных групп, должны отличаться своим поведением от особей, склонных к расселению, и это поведение, скорее всего, адаптивно именно для совместного существования особей в составе семейной группы. Особенности этого поведения заключаются, прежде всего, в пониженной агрессивности и повышенной толерантности по отношению к ближайшим сородичам, в проявлении активной заботы о детенышах, в том числе и у самцов, а также в ряде других черт, характерных для семейно-группового образа жизни. Возникает закономерный вопрос: как формируется такое поведение, под влиянием каких факторов? Анализ экспериментальных исследований заставляет признать, что на формирование стереотипа толерантного поведения оказывают влияние, в первую очередь, не внешние (экологические) факторы, а внутренние – гормональные и нейрофизиологические, связанные с условиями раннего онтогенеза. В свою очередь, эти условия во многом определяются тем, заботятся ли о детенышах только самки, как у большинства видов грызунов, относящихся к слабо социальным, или же заботу о потомстве проявляют оба родителя, как у значительно меньшего числа высоко социальных видов.

Об изменениях в поведении, связанных с гормональными и нейрофизиологическими перестройками и повышением уровня тактильной стимуляции детенышей подробно сказано в первых двух частях этой книги (см. разделы 1.2.6, 1.3.4 и 2.7). Эти изменения служат предпосылками формирования прочных парных связей, без которых образование сложных семейных групп невозможно. Что касается формирования родительского поведения самцов, то, как показывают эксперименты с перекрестным выкармливанием дете-

нышей полевками *M. pennsylvanicus* и *M. ochrogaster* (McGuire, 1988), а также особями из разных популяций *M. ochrogaster* (Roberts et al., 1998a), молодые самцы в определенной степени "наследуют" стереотип родительского поведения взрослого самца, и, если последний проявляет повышенную родительскую заботу, у молодых особей того же пола закрепляется соответствующий стереотип поведения.

В моих экспериментах с монгольскими песчанками *M. unguiculatus*, выращенными в неполных семейных группах (без взрослого самца), получен противоположный эффект: молодые самцы, не имевшие контактов с взрослым самцом, по достижении половой зрелости становились менее дружелюбными в контактах с самками и заботились о собственных детенышах в меньшей степени, чем самцы, выросшие в семьях с двумя родителями (Громов, 2009б). Подобные трансформации поведения, происходящие не только у самцов, но и у самок, могут закрепляться в чреде поколений, и этот феномен, несомненно, имеющий эпигенетическую природу, позволяет говорить о том, что семейно-групповой образ жизни способствует эпигенетическому "программированию" соответствующего поведения молодых особей, а те, в свою очередь, "прививают" приобретенные навыки своему потомству (Morretto et al., 1986; Fleming et al., 1999; Champagne, Meaney, 2001; Bester-Meredith, Marler, 2003a, b; Champagne et al., 2007; Weaver et al., 2004).

Следует отметить, что роль тактильной стимуляции в формировании сложных форм социальной организации грызунов практически не изучена. Однако, как показано в Части 1, тактильная стимуляция детенышей на ранних стадиях постнатального онтогенеза (в период молочного вскармливания) является важным фактором, определяющим развитие центральной нервной системы и формирование социального, в том числе родительского, поведения. Дефицит тактильной стимуляции детенышей на ранних стадиях постнатального онтогенеза приводит к тому, что в зрелом возрасте они становятся более агрессивными и эмоционально неустойчивыми во взаимодействиях с особями своего вида, в том числе и с половыми партнерами.

Исследования, проведенные на видах с семейно-групповым образом жизни (Elwood, 1975, 1983; McGuire, Novak, 1984; Solomon, 1993; Clark et al., 1997; Smorkatcheva, 2003; Gromov, 2005; Громов, 2007, 2009б, 2010), свидетельствуют, что детеныши, воспитываемые двумя родителями, получают дополнительную тактильную стимуляцию со стороны самцов, тогда как потомство, за которым ухаживает только самка (у слабо социальных видов), лишено подобной стимуляции (Jannett, 1982; McGuire, Novak, 1984, 1986; Gromov et al., 2006). Опираясь на результаты экспериментов с выращиванием детенышей в разных условиях (McGuire, 1988; Roberts et al., 1998b; Gonzalez et al., 2001; Громов, 2009б), можно сделать вывод: именно участие самцов в воспитании потомства является решающим фактором формирования в будущем у особей этого пола стереотипа поведения "заботливого партнера и отца", столь характерного для многих видов грызунов с семейно-групповым образом жизни. Более того, дополнительная тактильная стимуляция со стороны самцов в отношении и половых партнеров, и

детенышей способствует укреплению парных и семейных связей. Следовательно, тактильную стимуляцию можно рассматривать в качестве одного из проксимальных механизмов социализации у грызунов, играющих, несомненно, важную роль в эволюции их социальности, т.е. перехода к семейно-групповому образу жизни.

Следует, однако, отметить, что у некоторых видов грызунов, в том числе сурков (*Marmota bobac*, *M. olympus*, *M. sibirica*, *M. menzbieri* и др.), для которых характерен семейно-групповой образ жизни, самки не допускают самцов к воспитанию детенышей. Взрослый самец в семье получает возможность контактировать с детенышами только после их выхода на поверхность. Взрослых самцов в семейных группах сурков нельзя назвать заботливыми партнерами, и их контакты с самками, а также с подрастающим молодняком, нередко бывают агонистическими. Эти особенности поведения самцов вполне логично объясняются тем, что они в период молочного вскармливания лишены отцовской заботы (и соответственно – дополнительной тактильной стимуляции) и поэтому в зрелом возрасте становятся “индивидуалистами”, не проявляющими прямую заботу о потомстве, и даже в семейных группах живут обособленно (нередко в отдельных норах). У сурков, как и многих других крупных грызунов, например, ондатры, европейского и канадского бобра, эволюционный переход к семейно-групповому образу жизни в большей степени обусловлен не внешними факторами, а физиологией развития детенышей, которые растут относительно медленно и становятся вполне самостоятельными, не нуждающимися в опеке родителей, только на втором или даже третьем году жизни. Дополнительную роль в эволюции социальности сурков играет и социальная спячка, о которой говорилось выше.

Еще раз хочу подчеркнуть, что описанные выше механизмы, обуславливающие существенные изменения в поведении, никак не связаны с экологическими факторами, но их действие, тем не менее, может приводить к коренным изменениям в системе социальных отношений, которые, в свою очередь, отражаются на социальной организации вида в целом.

3.4. Формирование сложной социальной структуры: многоплановость причинно-следственных связей

Семейно-групповой образ жизни у грызунов характеризуется прочными парными связями и активным участием самцов в воспитании потомства (за некоторыми указанными выше исключениями), и это свойственно многим изученным видам, в том числе и так называемым эусоциальным. У наиболее яркого представителя последних, голого землекопа *Heterocephalus glaber*, функции двух-трех взрослых самцов, входящих в состав сложной семейной группы, ограничиваются исключительно спариванием с единственной размножающейся самкой и ухаживанием за многочисленными выводками детенышей (Jarvis, 1981; Jarvis et al., 1994). И у голого землекопа, и у многих других социальных видов грызунов о детенышах заботятся и младшие чле-

ны группы (French, 1994; Roberts et al., 1998b; Clark, Galef, 2000). Такое поведение, обозначаемое термином "помощничество" (*alloparenting*), формируется у молодых особей, вероятно, также под влиянием дополнительной тактильной стимуляции со стороны родителей и старших братьев и сестер (*стимуляция подобного подобным*). Во всяком случае, как показало одно из исследований (Wang, Insel, 1996), детеныши прерийной полевки, за которыми, наряду с родителями, ухаживали и молодые зверьки из старших выводков, впоследствии более активно заботились о своем потомстве, чем особи из выводков, воспитываемых только парой родителей. Установлено, что проявление родительского поведения у молодых особей стимулируется пролактином, синтезируемым гипофизом (Kinsley, Bridges, 1988), т.е. точно таким же образом, как и у взрослых самцов (см. Часть 1).

Уровень родительской заботы существенно повышается у видов с семейно-групповым образом жизни, если сравнивать их с видами, условно называемыми одиночными. У самок разных видов различия в экспрессии родительского поведения, хотя и достаточно заметные, выражены в меньшей степени, чем у самцов. Логично предположить, что отцовский вклад в формирование стереотипа поведения молодняка, особенно у особей того же пола, является важным фактором, определяющим прочность парных связей, общий уровень родительской заботы и, в конечном итоге, сложность социальной организации вида. Немалую роль в укреплении социальных связей и усложнении социальной организации играет и ритуализация агрессивного поведения, проявляющаяся во все возрастающей степени с переходом от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому (Громов, 2005б).

Мои собственные многолетние исследования, посвященные сравнительному изучению родительского поведения грызунов (Громов, 2006, 2007, 2008, 2009а, б; Gromov, 2005, 2010, 2012а, б; Gromov et al., 2006), свидетельствуют, что прочность парных связей и родительская забота у самцов характеризуются широкой внутривидовой изменчивостью. В качестве иллюстрации в табл. 3.4.1 приведены величины коэффициентов вариации двух показателей родительского поведения, связанного с тактильной стимуляцией детенышей и, соответственно, важного для формирования поведенческого стереотипа "заботливого партнера и отца" у видов со сложной социальной организацией.

Средние величины коэффициентов вариации свидетельствуют о том, что изменчивость родительского поведения у самок выражена в меньшей степени, чем у самцов. Наиболее изменчивые показатели обнаруживаются у видов с минимальным уровнем родительской заботы: среди самок – это серый хомячок, *S. migratorius* (тип I), среди самцов – красная полевка, *S. rutilus* (тип II). У самцов красной полевки нередко отмечается инфантицид, и только часть из них в лабораторных условиях демонстрирует заботу о потомстве (Громов, 2009а). То же самое отмечено и у другого близкородственного вида с тем же типом пространственно-этологической структуры – полевки Гаппера, *S. gapperi* (McGuire, 1997).

Таблица 3.4.1

Коэффициенты вариации показателей, характеризующих заботу о потомстве у самцов и самок некоторых видов мышевидных грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры (ПЭС)

Виды и типы ПЭС (I-IV)	Общее время нахождения в гнезде (мин)		Длительность вылизывания детенышей (с)	
	Самки	Самцы	Самки	Самцы
<i>C. migratorius</i> , I	0.25		0.53	
<i>C. rutilus</i> , II	0.13	0.94	0.31	1.20
<i>M. arvalis</i> , III	0.12	0.21	0.43	0.51
<i>M. socialis</i> , III	0.06	0.05	0.44	0.42
<i>L. lagurus</i> , III	0.07	0.06	0.44	0.39
<i>L. brandti</i> , IV	0.06	0.03	0.38	0.63
<i>L. mandarinus</i> , IV	0.09	0.18	0.48	0.88
<i>M. unguiculatus</i> , IV	0.20	0.16	0.51	0.63
M ± m	0.12 ± 0.02	0.23 ± 0.12	0.44 ± 0.03	0.67 ± 0.11

Важно отметить, что изменчивость показателей, характеризующих не только заботу о потомстве, но и прочность парных связей, довольно широка, и у любой пары видов с пограничными типами пространственно-этологической структуры, например, у красной полевки *C. rutilus* (тип II) и обыкновенной полевки *Microtus arvalis* (тип III), или, например, у обыкновенной полевки *M. arvalis* (тип III) и полевки Брандта *L. brandti* (тип IV), поведенческие характеристики перекрываются так, что у видов с менее сложной социальной структурой обнаруживаются особи, превосходящие по своему родительскому вкладу некоторых особей других видов, отличающихся более сложной социальной организацией.

Наиболее изменчивой следует признать социальную организацию видов с пространственно-этологической структурой I, II и III типов (Громов, 2008), на что указывают также результаты пока немногочисленных лабораторных и полевых исследований (McGuire, Novak, 1984; Wynne-Edwards, Lisk, 1989; Wynne-Edwards, 1995, 1998; McGuire, 1997; Roberts et al., 1998b; Gromov et al., 2006; Громов, 2009a; Lacey, Sherman, 2007), свидетельствующие о том, что качественный состав элементарных группировок в популяциях этих видов варьирует по сезонам года, в разных частях ареала и на разных стадиях многолетних популяционных циклов. Неслучайно также существуют разные точки зрения на социальную организацию этих видов, в особенности таких, как *Apodemus flavicollis*, *Clethrionomys rufocanus*, *Microtus agrestis*, *M. oeconomus*, *M. arvalis* (Viitala, 1977, 1994; Montgomery, 1979, 1980; Kawata, 1985, 1988; Воузе, Воузе, 1988). Это обстоятельство косвенно подтверждает тезис о существовании достаточно широкой внутривидовой вариабельности социальной организации.

Опираясь на эти данные, можно сделать следующие выводы. Во-первых, вариабельность родительского поведения, проявляющаяся даже в стабильных лабораторных условиях, контролируется факторами, не связанными

напрямую с влиянием среды обитания. Во-вторых, основными факторами, оказывающими существенное влияние на формирование парных связей и родительского поведения, следует признать не экологические, а социальные и (опосредовано) физиологические; они связаны с участием взрослых самцов и полувзрослых особей из старших выводков в воспитании потомства. И, наконец, в-третьих, поскольку сложность социальной организации и, соответственно, уровень социальности во многом определяется характером взаимоотношений между половыми партнерами и степенью их участия в воспитании потомства, широкая вариабельность родительского поведения означает, что у любого вида можно обнаружить разные варианты социальной организации элементарных внутривидовых группировок, формирование которых зависит от условий раннего постнатального онтогенеза и индивидуального опыта особей, входящих в их состав. Можно полагать, что у любого вида имеется в той или иной степени выраженная потенция к эволюционной трансформации социальной структуры, причем в обоих направлениях – не только от простого (примитивного) варианта к более сложному, но и наоборот. Если, например, условия выживания слабо социального вида изменяются таким образом, что наиболее конкурентоспособными оказываются не особи-одиночки, а семейные пары, в которых самка и самец выращивают детенышей совместно, то изначально малая доля таких пар в популяциях этого вида постепенно будет увеличиваться под действием естественного отбора. Параллельно возрастет вклад самцов в воспитание потомства, и социальная структура элементарных группировок постепенно приобретет черты семейно-групповой организации. Возможен и обратный процесс, с постепенным уменьшением доли семейных групп в популяции и увеличением числа особей, живущих обособленно, если этому будет способствовать естественный отбор. Таким образом, экологические факторы приводят к изменению социального поведения и социальной организации не напрямую, а опосредованно через проксимальные (экологические и физиологические) механизмы. Но для включения этих механизмов необходимы соответствующие предпосылки (преадаптации), причины возникновения которых, однако, не вполне ясны до сих пор.

Разные варианты социальной структуры элементарных группировок могут возникать и как результат действия случайных факторов. О влиянии хищников уже сказано выше. Болезни и природные катаклизмы также приводят к гибели взрослых особей и, соответственно, изменению их состава. Самцы, как наиболее подвижная часть популяции, гибнут чаще. У видов с семейно-групповым образом жизни вследствие этого меняется поведение молодых особей, достигших половой зрелости в отсутствие одного или обоих родителей. О последствиях такого индивидуального опыта можно делать соответствующие выводы. Определенные изменения социальной структуры могут происходить и у видов, относящихся к категории условно одиночных. Например, при низкой плотности населения возникают так называемые квазимоногамные парные связи у полевки-экономки (Viitala, 1994), горной полевки (Jannett, 1982; Shapiro, Dewsbury, 1986) и водяной полевки (Плюснин,

Евсиков, 1983). Можно признать, что внешние факторы действительно оказывают влияние на социальную организацию, но, опять подчеркну, не напрямую, а опосредованно, в том числе и через изменение численности популяции, локальной плотности населения или половозрастного состава элементарных группировок.

Высокая степень изменчивости социальной организации у видов с временными (тип I) или постоянными агрегациями взрослых особей (тип II), а также у видов со слабо консолидированными семейными группами (тип III) может объясняться также компромиссом (trade-off), отражающимся на выборе между двумя основными репродуктивными стратегиями самцов: либо моногамия и, соответственно, забота о немногочисленном потомстве, либо промискуитет и полигиния, позволяющие свободно спариваться со многими самками и оставлять большее число потомков. Приверженность самцов той или иной репродуктивной стратегии в какой-то степени может определяться и условиями их раннего постнатального развития (в период молочного вскармливания).

Резюмируя, хочу констатировать, что во многих случаях трудно (если вообще возможно) обнаружить прямую связь между определенным типом социальной структуры и условиями обитания вида. Можно лишь говорить о многоплановости внешних (экологических, социальных) и внутренних (физиологических) факторов, определяющих формирование некоего набора вариантов социальной организации, наиболее типичных для того или иного вида. Если говорить об эволюции социальности в целом, то здесь я полностью солидарен с авторами одной из работ (Lacey, Sherman, 2007), утверждающими, что формирование сложных социальных группировок под влиянием какого-либо одного фактора маловероятно. Эта эволюция, вероятнее всего, происходит под влиянием не одного, а нескольких факторов, и экологические условия далеко не всегда выступают на первый план. Можно также утверждать, что важную роль в эволюции сложных социальных систем у грызунов играет кооперация, которая обнаруживается уже при формировании семейных пар и проявляется в совместной эксплуатации и охраны ресурсов (участков обитания), но главное – при воспитании потомства. Кооперация при уходе за детенышами (biparental care), пожалуй, важнее любой другой, поскольку без нее у грызунов не образуется самых сложных социальных группировок. Можно также полагать, что переход к семейно-групповому образу жизни осуществляется только в том случае, если, благодаря кооперации, повышается индивидуальная приспособленность особей, совместно выращивающих не готовое к раннему расселению потомство, сооружающих сложные убежища и охраняющих территорию с ограниченными ресурсами. Иными словами, кооперацию у грызунов следует рассматривать в качестве необходимого и достаточного условия усложнения социальной организации, в том числе и перехода к семейно-групповому образу жизни. Действия одних лишь внешних (экологических) факторов для эволюционной трансформации социальной структуры в сторону ее усложнения явно недостаточно.

Заключение

Забота о потомстве у грызунов – сложный и многоплановый феномен, требующий детального и углубленного изучения. Благодаря усилиям многих зоологов, этологов и физиологов, проводивших широкие и скрупулезные исследования в течение последних 40-50 лет, мы можем теперь составить более или менее ясное представление о гормональных, нейрофизиологических и этологических механизмах формирования и регуляции родительского поведения, хотя многие вопросы все еще остаются без ответа. Родительский вклад в воспитание потомства определяет многое в его поведении, в первую очередь, социальном. В этом контексте особенно ценен вклад самцов: от того, принимают они участие в выращивании детенышей или уклоняются от выполнения родительских обязанностей, зависят взаимоотношения взрослеющих потомков со своими сородичами, прочность брачных уз и многие другие аспекты социальной организации вида. Наиболее важна прямая забота о потомстве, выражающаяся в тактильных контактах с детенышами, благодаря которым у них “запускаются” нейрофизиологические механизмы социализации, обеспечивающие поддержание устойчивых социальных связей и высокую степень консолидации взаимодействий особей в сообществах грызунов, равно как и других представителей млекопитающих. Но грызуны в этом отношении представляют собой наиболее удобную модель для лабораторных экспериментов благодаря широте поведенческих реакций и простоте содержания в неволе.

Завершая эту книгу, особо хочу отметить, что “братья наши меньшие” служили, служат и будут служить надежными помощниками человеку в познании самых глубоких тайн живой природы, в том числе самого себя. Человек, отличающийся от животных своим высоким интеллектом, способностями к созидательному творчеству, разнообразным искусствам и углубленному самопознанию, унаследовал от своих предков-млекопитающих общую организацию центральной нервной системы и базовые физиологические механизмы регуляции поведения, в том числе и родительского. Биологические закономерности, связанные с формированием различных форм поведения, проявляются у человека и генетически наиболее близких его сородичей-приматов, в целом так же, как и у других плацентарных млекопитающих.

Примером могут служить известные многим зоологам и психологам эксперименты с искусственно выкармливаемыми детенышами макаков-резусов (Harlow, Zimmermann, 1959; Harlow et al., 1963), которым в качестве суррогатной матери предлагали на выбор два чучела – одно, изготовленное из проволочного каркаса с прикрепленной на уровне груди бутылкой с молоком, другое – из деревянного бревна, обшитого ворсистой тканью, но без сосуда с молоком. Детеныши во всех ситуациях предпочитали находиться рядом с деревянным чучелом, тесно прижавшись к мягкой ткани его “туловища”, но не вблизи проволочного муляжа, несмотря на легкую доступность молока. Эти эксперименты убедительно доказали, что тактильные контакты,

обеспечивающие детенышам млекопитающих физический и психологический комфорт, при определенных условиях гораздо важнее возможности быстрого удовлетворения чувства голода. Более того, искусственно выкормленные самки макаков-резусов, испытавшие в раннем возрасте дефицит тактильных контактов, становились плохими родителями и плохо заботились о своем потомстве (Suomi, 1978, 1991, 1999).

Недостаток родительского внимания, в особенности отсутствие возможности находиться рядом с матерью, ощущать ее близость, ласку и заботу, точно так же, как и у приматов, крайне отрицательно сказывается на эмоциональном развитии наших детей. К сожалению, во многих детских учреждениях, особенно в детских домах и интернатах, где дети воспитываются без родителей с младенческого возраста, практически полностью отсутствует надлежащий уход, обеспечивающий каждому ребенку ничем не заменимое чувство защищенности, которое он испытывает, прижимаясь к матери, а она в ответ обнимает его и ласково поглаживает по голове. Ребенку, кроме тактильных ощущений, важен еще и зрительный контакт с матерью, он должен видеть ее улыбку, слышать ее голос, быть уверенным, что она готова идти навстречу его просьбам. В отсутствие всего этого у ребенка развивается синдром психофизического увядания (*failure to thrive*) либо он становится психологически и социально недоразвитым (*psychosocial dwarfism*) (Blizzard, 1990). Исследования показывают, что недостаток тактильной стимуляции отрицательно сказывается и на физическом развитии ребенка (Schanberg, Field, 1987). Отклонения в физическом, психологическом, эмоциональном и даже умственном развитии обнаружены у сотен тысяч детей, воспитываемых в детских учреждениях Румынии (Johnson et al., 1992). Вряд ли стоит ли сомневаться, что такое же удручающее положение дел можно обнаружить в любой другой стране.

Важно отметить, что взаимная тактильная, зрительная и акустическая стимуляция, особенно в первые часы и сутки после родов, крайне необходима не только ребенку, но и его матери, у которой только при этом условии формируется адекватное материнское поведение, а ребенок не страдает в своем развитии (Klaus et al., 1970; Liederman, 1981; Klaus, Kennell, 1982). Тесное общение с новорожденным пробуждает не только материнскую, но и отцовскую заботу. Это подтверждается не только личным опытом многих людей, но и экспериментальными исследованиями (Stern, 1997).

Особую проблему создают неполные семьи, в которых мальчики, растущие без отца и не ощущавшие на себе отцовской заботы и ласки, повзрослев, нередко становятся невнимательными супругами и плохими отцами. Как показывают психологические исследования, мальчики из неполных семей эмоционально менее развиты, нередко испытывают чувство одиночества и затруднения в общении со сверстниками. Согласно статистике Министерства внутренних дел РФ за 1999 г., 41,5% несовершеннолетних нарушителей – это дети из неполных семей (Дементьева, 2001).

Здесь я позволю себе высказать, возможно, в какой-то степени неожиданную мысль, которую разделяют далеко не все, но я убежден, что многие

проблемы нашего современного, в том числе российского, общества обусловлены недооценкой либо даже явным пренебрежением накопленными к настоящему времени знаниями в области биологии и этологии. В числе этих проблем – намечающаяся деградация семейных отношений как исторической и, особо подчеркну, биологической основы нашей цивилизации, рост индивидуалистических настроений и, как следствие, все возрастающее небрежение общественными (с точки зрения биологии – популяционными) интересами. Следствием этого является, на мой взгляд, основная, после пьянства и наркомании, беда нашего отечества – сотни тысяч детей-беспризорников. К ним я причисляю не только детей и подростков, действительно живущих на улице, но и детей, воспитываемых (если это, конечно, можно назвать воспитанием) в детских домах, интернатах и неблагополучных семьях, где они полностью предоставлены самим себе, а также детей, содержащихся в исправительных (неужели?) колониях или каким-либо иным способом оторванных от семьи. Многие из них, потерявшие веру в добро и человечность, рассчитывающие только на себя и живущие по “законам тайги”, вряд ли станут полноценными членами общества и воспитают достойных потомков. Это – криминогенный потенциал, представляющий собой серьезную угрозу нашему будущему.

Кому-то, возможно, покажется, что автор чрезмерно сгущает краски, но я хочу заметить, что недооценка потенциальной опасности – еще более легкомысленная и недопустимая вещь. Если мы хотим сохранить нашу многовековую культуру, необходимо осознать, что это практически невозможно сделать без возвращения к ее истокам, когда все дети, может быть за редким исключением, воспитывались в больших семьях, и даже если по какой-либо причине лишались одного или обоих родителей, не становились беспризорными, и заботу о них принимала на себя вся родня. Сейчас, конечно, практически не осталось семей, в которых насчитывается несколько поколений, как в старые времена, живущих в одном доме. Но дети и сейчас не должны выбрасываться на улицу или воспитываться в “казенных” учреждениях. Такое “воспитание” способствует лишь тому, что девочки, повзрослев и став матерями, легко отказываются от своего ребенка или, хуже того, выкидывают его, как мусор, на помойку, а мальчики, возмужав, не считают зазорным оставлять женщин растить детей в одиночестве. И материальные условия здесь не причем. Если ребенок воспитан в полноценной, нормальной семье, где с самого рождения ощущает заботу и доброе отношение родителей, чувствует себя защищенным от любых невзгод, он, став взрослым и создав собственную семью, не бросит детей на произвол судьбы, с какими бы материальными трудностями ни сталкивался.

Если мы осознаем это, многие проблемы нашего, откровенно скажем, не вполне здорового общества рано или поздно будут решены. Пути решения этих проблем следует искать в богатом многовековом опыте наших предков, а также в современных биологических исследованиях, которые дают ответ на многие вопросы, касающиеся фундаментальных основ поведения не только животных, но и человека.

Список литературы

- Абашкин С.А., 1972. Особенности поведения ондатры // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Матер. I Всесоюз. совещ. С. 230-232.
- Абашкин С.А., 1976. Агрессивность и возрастная структура семей ондатры // Групповое поведение животных. Мат. II Всесоюз. конф. по повед. животных. С. 5-6.
- Асенов Г.А., 1988. К экологии серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) в Каракалпакии // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 6-7.
- Барановский П.М., Охотский Ю.В., 1988. Использование территории, суточная активность и подвижность видов-двойников *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Microtinae) в местах совместных поселений // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 7. С. 1090-1094.
- Башенина Н.В., 1951. Экология серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) Европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. Вып. 4. С. 157-183.
- Башенина Н.В., 1962. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ, 307 с.
- Башенина Н.В., 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 355 с.
- Башенина Н.В., Мейер Н.М., Алекперов О.Х., Ерофеева С.Н., 1994. Величина выводка. В кн. Обыкновенная полевка: виды двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, С. 226-236.
- Бибииков Д.И., 1989. Сурки. М.: Агропромиздат, 255 с.
- Васильева Н.Ю., Суров А.В., 1983. Поведение и структура поселений серого хомячка // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 135-136.
- Васильева Н.Ю., Суров А.В., 1984. Пространственная структура поселений и поведение серого хомячка в Заалтайской Гоби (МНР) // Сигнализация и экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, С. 113-120.
- Васильева Н.Ю., Суров А.В., Телицына А.Ю., 1988. Структура поселений и использование территории хомячком Кемпбелла (*Phodopus campbelli*) на юге Тувинской АССР // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 3. Свердловск. С. 61-62.
- Веревкин М.В., 1981. Использование территории полуденной песчанкой в Заунгузских Каракумах // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 130-131.
- Веревкин М.В., 1982. Территориальные отношения полуденной песчанки в период размножения // Млекопитающие СССР. III съезд Всесоюз. териол. об-ва. Тез. докл. Т. 2. М. С. 120.
- Веревкин М.В., 1985. Биология размножения полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 2. С. 276-281.
- Веревкин М.В., Миронов А.Д., 1988. Коммуникативное поведение полуденной песчанки в период размножения // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Материалы совещания). М.: ВАСХНИЛ, С. 17-19.
- Веревкин М.В., Миронов А.Д., 1989. Использование нор полуденной песчанкой // Песчанки - важн. грызуны аридной зоны СССР. Матер. III Всесоюз. совещ. Ташкент: Изд-во Фан, С. 137-138.
- Веревкин М.В., Миронов А.Д., 1990. Динамика структуры популяции полуденной песчанки в Заунгузских Каракумах // V Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 138-139.

- Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1994. Формирование социальных отношений половозрелых самцов рыжих полевков *Clethrionomys glareolus* (Microtinae, Rodentia). Этологический анализ // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 10. С. 108-119.
- Гамбарян П.П., Папанян С.Б., Мартиросян Б.А., 1960. Материалы по экологии полуденной песчанки в Армянской СССР // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 65. Вып. 6. С. 17-22.
- Герлиевич Н.М., 1970. Влияние размера искусственной популяции на поведение и физиологическое состояние рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Вестник Ленинградского университета. № 21. С. 34-40.
- Гольцман М.Е., Попов С.В., Чабовский А.В., Борисова Н.Г., 1994. Синдром социальности. Сравнительное исследование поведения песчанок // Журн. общ. биол. Т. 55. № 1. С. 49-69.
- Громов В.С., 1981. Социальная организация семейных групп монгольской песчанки в естественных поселениях // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 11. С. 1683-1693.
- Громов В.С., 1990. Социальное доминирование и территориальное поведение монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) // Докл. АН. Т. 314. № 5. С. 1268-1271.
- Громов В.С., 1992. Семейно-групповой образ жизни и территориализм у монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, С. 76-114.
- Громов В.С., 1997. Пространственные отношения и социальная структура у песчанок рода *Meriones* (Gerbillinae, Rodentia) // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. N. 2. С. 35-54.
- Громов В.С., 2000а. Этологические механизмы популяционного гомеостаза у песчанок (Mammalia, Rodentia). М.: ИПЭЭ РАН, 392 с.
- Громов В.С., 2000б. Сравнительный анализ поведения монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) в неволе и природе // Зоол. журн. Т. 79. Вып. 11. С.1344-1354.
- Громов В.С., 2001а. Сравнительный анализ социального поведения двух видов полевок (*Lasiopodomys brandti* и *Microtus socialis*) с семейно-групповым образом жизни // Роль биостанций в сохранении биоразнообразия России. Матер. конференции, Москва, 13-15 дек. 2001. С. 62-64.
- Громов В.С., 2001б. Поведение полевок Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) в экспериментальных группах. 1. Социальная структура семейных групп в условиях лабораторного содержания // Зоол. журн. Т. 80. Вып. 12. С. 1-8.
- Громов В.С., 2002. Поведение полевок Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) в экспериментальных группах. 2. Использование пространства и социальная организация в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 1. С. 1-6.
- Громов В.С., 2003а. Социальная структура семейных групп общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) в условиях лабораторного и вольерного содержания // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 1. С. 1-10.
- Громов В.С., 2003б. Территориальная структура и социальная организация у полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) в условиях полувольного содержания // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 7. С. 852-861.
- Громов В.С., 2004а. Изменчивость пространственно-этологической структуры популяций грызунов и ее типологическая классификация // Сиб. экол. журн. Т. 11. № 4. С. 571-578.
- Громов В.С., 2004б. Социальная структура семейных групп обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в условиях лабораторного содержания // Зоол. журн. Т. 83. Вып. 4. С. 493-503.

- Громов В.С., 2005а. Типы пространственно-этологической структуры популяций грызунов // Зоол. журн. Т. 84. Вып. 8. С. 1003-1014.
- Громов В.С., 2005б. Ритуализованное агонистическое поведение грызунов // Усп. совр. биол. Т. 125. № 5. С. 522-533.
- Громов В.С., 2007. Родительское поведение общественной полевки (*Microtus socialis*) в лабораторных условиях // Зоол. журн. Т. 86. № 11. С. 1389-1397.
- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Тов-во научн. изданий КМК. 582 с.
- Громов В.С., 2009а. Забота о потомстве у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в лабораторных условиях // Сиб. экол. журн. Т. 16. № 3. С. 467-473.
- Громов В.С., 2009б. Взаимодействия партнеров в семейных парах, забота о потомстве и роль тактильной стимуляции в формировании родительского поведения монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) в лабораторных условиях // Известия РАН. Сер. биол. № 5. С. 569-579.
- Громов В.С., 2010. Взаимодействия партнеров в семейных парах и забота о потомстве у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в лабораторных условиях // Сиб. экол. журн. Т. 17. № 1. С. 181-189.
- Громов В. С., Вознесенская В.В., 2009. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*) // Докл. РАН. Т. 427. № 1. С. 129-131.
- Громов В. С., Вознесенская В.В., 2010. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) // Докл. РАН. Т. 431. № 1. С. 139-141.
- Громов В.С., Воробьева Т.В., 1995. Поведение полуденных песчанок (*Meriones meridianus*) в условиях полувольного содержания. 1. Социальная организация и использование пространства // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 11. С. 101-116.
- Громов В.С., Попов С.В., 1979. Некоторые особенности пространственно-этологической структуры поселений монгольской песчанки и попытки воздействия на нее фармакологическими средствами // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 10. С. 1528-1535.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г., 1986. Бобр. М.: Агропромиздат, 256 с.
- Дементьева И.Ф., 2001. Негативные факторы воспитания детей в неполной семье // Социологические исследования. № 11. С. 108-113.
- Дмитриев П.П., 1980. Экология китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus*, и ее роль в биоценозах Северной Монголии // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 12. С. 1852-1861.
- Емельянов И.Г., 1988. Особенности размножения общественной полевки в степной зоне Украины // Изучение териографии Украины, ее рациональное использование и охрана. Киев: Наукова думка, С. 68-77.
- Емельянов И.Г., Золотухина С.И., 1990. Изменения пространственной структуры популяции общественной полевки на разных фазах динамики численности // V Съезд Всес. териол. об-ва АН СССР. М. Т. 2. С. 151.
- Жарков И.В., Соколов В.Е., 1967. Речной бобр (*Castor fiber* Linnaeus, 1758) в СССР // Acta Theriol. Vol. 12. N. 3. P. 27-46.
- Задубровская И.В., 2011. Межвидовая изменчивость систем семейных отношений у мышевидных грызунов сем. Cricetidae открытых ландшафтов юга Сибири // Дисс. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 111 с.
- Золотарев С.Ю., 1983. Влияние плотности популяции на характер отношений взрослых самцов к неполовозрелым животным у полевой мыши // Поведение

- животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 119-120.
- Золотухина С.И., 1988. Характер пространственного размещения общественных полевков в биосферном заповеднике Аскания-Нова // Вест. зоол. (Киев). № 3. С. 32-35.
- Зоренко Т.А., 1979. Структура поселений обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. // Динамика популяций и поведение позвоночных животных в Латвийской ССР. Рига. С. 79-101.
- Зоренко Т.А., 1994а. Половозрастная структура и ее изменения. В кн. Обыкновенная полевка: виды двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, С. 289-297.
- Зоренко Т.А., 1994б. Этология. В кн. Обыкновенная полевка: виды двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, С. 289-297.
- Зоренко Т.А., Капрал Л., 2003. Избегание инбридинга и репродуктивная стратегия у некоторых видов полевков Arvicolinae // Териологические исследования. СПб. Вып. 3. С. 124-137.
- Зоренко Т.А., Скиндерская И.А., 1996. Половые циклы и поведенческая рецептивность у самок общественных полевков подрода *Sumeriomys* (Rodentia, Arvolinae) // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 11. С. 1705-1714.
- Зоренко Т.А., Сморгачева А.В., Аксенова Т.Г., 1994. Размножение и постнатальный онтогенез китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 6. С. 120-129.
- Зоренко Т.А., Якобсоне Г.Х., 1986. Особенности развития полевки Брандта (*Lasiopodomys brandtii* Radde) в постнатальном онтогенезе // Охрана, экология и этология животных. Сб. научн. трудов. Рига: ЛГУ им. П. Стучки. С. 25-44.
- Зубко Я.П., 1962. О размножении общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) на юге Украины // Ученые записки Харьковского ун-та. Т. 32. С. 111-116.
- Иванкина Е.В., 1986. Пространственные отношения самцов и самок рыжих полевков // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 222-223.
- Ильенко А.И., Зубчанинова Е.В., 1963. Круглогодичные наблюдения за мечеными рыжими полевками и лесными мышами в Подмоскowie // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 4. С. 609-617.
- Камбулин Е.А., 1941. Материалы по экологии большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) в Казахстане и меры борьбы с ней // Грызуны и борьба с ними. Вып. 1. Саратов. С. 95-149.
- Карасева Е.В., 1955. Мечение наземных млекопитающих в СССР // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 60. Вып. 5. С. 31-42.
- Карасева Е.В., Кучерук В.В., 1954. Изучение подвижности обыкновенных полевков с помощью мечения зверьков // Матер. экол. конф. Тез. докл. Москва, 1954. Т. 3. С. 80-83.
- Карасева Е.В., Рыльников В.А., Дубинина Н.В., 1980. Влияние рисосеяния на популяции грызунов // Грызуны. Мат. V Всесоюз. совещ. М.: Наука, С. 409.
- Касаткин М.В., 1990. К экологии общественной полевки предгорий Дагестана // Матер. V Съезда Всесоюз. териол. об-ва. Т. 2. М. С. 158-159.
- Касаткин М.В., 1995. Сравнение пространственно-этологических структур двух видов серых полевков и их реакций на естественные и антропогенные воздействия // Экология популяций: структура и динамика. Ч. 1. М.: ВАСХНИЛ, С. 397-405.

- Касаткин М.В., 1997. Временные поселения общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) Дагестана // Зоол. журн. Т. 76. Вып. 7. С. 878-880.
- Касаткин М.В., 2002. Особенности биологии и популяционная структура общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) // Сборник научных трудов Гос. Биол. музея им. К.А.Тимирязева. С. 103-142.
- Касаткин М.В., Неронов В.В., 2005. Влияние степных пожаров на экологию общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773) в Калмыкии // Сб. научн. тр. Гос. Биол. музея им. К.А. Тимирязева. С. 230-251.
- Касаткин М. В., Исаев С.И., Савинецкая Л.Е., 1998. Некоторые особенности экологии общественной полевки (*Microtus socialis*) в районе Черных земель Калмыкии в период нарастания численности // Зоол. журн. Т. 77. Вып. 5. С. 582-592.
- Квашин С.А., Карасева Е.В., 1985. К изучению пространственно-этологической структуры поселений серых крыс и особенностей их поведения в открытых биотопах // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, С. 129-146.
- Козлов Н.П., 1965. Экологические предпосылки прогнозов колебаний численности и мероприятий по борьбе со степной пеструшкой и общественной полевкой Целинного и Ставропольского краев. Автореф. ... канд. биол. наук. Саратов. 16 с.
- Кокенцова Г.Т., 2007. Влияние брачного подбора и длительного инбредного разведения на репродуктивные характеристики степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pallas, 1773). Дисс. ... канд. биол. наук, Новосибирск. 120 с.
- Кокенцова Г.Т., Задубровский П.А., Потанова О.Ф., Потанов М.А., 2004. Поведение в диадных тестах степной пеструшки (*Lagurus lagurus*), содержащейся в контролируемых условиях // Сибирская зоол. конф. Тез. докл. Новосибирск. С. 269-270.
- Корсаков Г.К., 1972. Индивидуальное и групповое поведение ондатры // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Матер. I Всесоюзн.совещ. М. С. 178-180.
- Кошкина Т.В., 1967. Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салаирского кряжа // Acta Theriol. Vol. 12. № 11. P. 135-163.
- Кошкина Т.В., Окулова Н.М., Аристова В.А., 1972. Территориальные отношения у грызунов и их роль в регуляции плотности населения // Тр. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 48. С. 215-237.
- Кривошеев В.Г., Добринский Н.Л., 1984. О территориальности красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в Чаунской тундре Западной Чукотки // Экология. № 1. С. 46-51.
- Крученкова Е.П. 2009. Материнское поведение млекопитающих. М.: Изд-во "КРАСАНД". 207 с.
- Крыльцов А.И., 1955. О подснежном размножении мышевидных грызунов в Северном Казахстане // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 60. Вып. 2. С. 1-8.
- Кудряшов В.С., Кудряшова Л.М., 1982. Особенности размножения ондатры в Окской пойме // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюзн. териол. общ-ва. Т. 1. С. 230-231.
- Кутенков А.П., 1979. Использование территории рыжей полевкой (*Clethrionomys glareolus*) в условиях низкой плотности населения // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 2. С. 234-240.
- Леонтьев А.Н., 1954. К экологии когтистой песчанки в БМАССР // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока. Т. 16. С. 78-84.

- Леонтьев А.Н., 1957. К суточной активности монгольской песчанки и полевки Брандта // Изв. Иркут. н. -и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока. Т. 24. С. 296-302.
- Леонтьев А.Н., 1962. К изучению популяций монгольских песчанок методом мечения // Изв. Иркут. н. -и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока Т. 24. С. 296-302.
- Литвинов Ю.Н., 1983. Элементы территориального поведения степных пеструшек, осваивающих новые станции в эксперименте // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных. Т. 2. М. С. 101-103.
- Лозан М.Н., 1986. Социальная организация популяции и механизм расселения серых крыс // Серая крыса (экология и распространение). Ред. Соколов В.Е., Карасева Е.В. М. С. 150-158.
- Лоренц К., 1994. Агрессия (так называемое "зло"). М.: Прогресс, С. 1-270.
- Мальгин В.М., Деулин В.Б., 1979. Некоторые особенности экологии и поведения видов полевок из группы *Microtus arvalis* // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 5. С. 731-741.
- Малькова М.Г., Пальчех Н.А., 2003. Пространственная структура популяций узкочерепной полевки *Microtus gregalis* и степной пеструшки *Lagurus lagurus* в степной зоне Западной Сибири // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 208-209.
- Мараков С.В., Ширяев В.В., 1976. Некоторые черты поведения ондатры в период размножения // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 237-239.
- Марин С.Н., Ротшильд Е.В., 1961. Экологическое и эпизоотологическое значение ночной активности больших песчанок // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 2. С. 264-268.
- Машкин В.И., 1983. Внутривидовые отношения у сурков Мензбира (*Marmota menzbieri* Kaschk.) // Фауна и экология грызунов. Вып. 15. С. 204-224.
- Машкин В.И., 1986. Размножение сурков // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 3. С. 203-204.
- Меркова М.А., 1955. Некоторые данные по экологии рыжей полевки и желтогорлой мыши юга Московской области и Теллермановской рощи // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 60. Вып. 1. С. 21-31.
- Минаев Н.А., Латинов В.А., 1986. Особенности поведения больших песчанок в период спада численности в Центральных Кызылкумах // Экология, охрана и акклиматизация позвоночных в Узбекистане. Ташкент. С. 84-91.
- Миронов А.Д., 1976а. Охрана территории индивидуального участка рыжей полевкой // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 253-255.
- Миронов А.Д., 1976б. Становление территориальных отношений и кормового поведения у молодых особей рыжей полевки // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 255-257.
- Миронов А.Д., 1979. Территориальное поведение рыжей полевки *Clethrionomys glareolus* Schreb. Автореферат дисс. ... канд. биол. наук. Л. 14 с.
- Миронов А.Д., 1982. Социальная структура населения рыжей полевки в период размножения // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Т. 2. С. 148-149.
- Миронов А.Д., 2003. Пространственно-временная организация участков обитания грызунов. Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. СПб., 42 с.

- Мокроусов Н.Я., 1977. Особенности размножения полуденной песчанки в различных частях ее ареала // Экология и медицинское значение песчанок фауны СССР. Мат. Всесоюз. совещ. Ашхабад. С. 150-151.
- Москвитина Н.С., Сучкова Н.Г., 1974. О некоторых популяционных особенностях размножения красной полевки в условиях Западно-Сибирской равнины // Тр. НИИ Биологии и биофизики при Томском гос. ун-те. Т. 4. С. 51-55.
- Наумов Н.П., 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. Вып. 4. С. 3-21.
- Наумов Н.П., 1956. Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей // Зоол. журн. Т. 35. Вып. 1. С. 3-15.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., 1965. Структура поселений и подвижность больших песчанок // Матер. IV научн. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата. С. 178-181.
- Наумов Н.П., Лобачев В.С., Дмитриев П.П., Смирин В.М., 1972. Природный очаг чумы в Приаральских Каракумах. М.: Изд-во МГУ, 406 с.
- Никитина Н.А., 1958. Особенности использования территории полевыми мышами (*Apodemus agrarius* Pall.) // Зоол. журн. Т. 37. Вып. 9. С. 1397-1408.
- Никитина Н.А., 1972. О размерах индивидуальных участков грызунов фауны СССР // Зоол. журн. Т. 51. Вып. 1. С. 119-126.
- Никольский А.А., Савченко Г.А., 1999. Структура семейных групп и использование пространства у байбака (*Marmota bobac*): предварительные результаты // Вест. зоол. Т. 33. № 3. С. 67-72.
- Орленев Д.П., 1983. "Замещение вакансий" доминирующих особей в семейных группах монгольской песчанки // Поведение животных в сообществах. Материалы III Всесоюз. конф. по поведению животных, Т. 2. М. С. 146-147.
- Орленев Д.П., 1987. Пространственно-этологическая структура популяции монгольской песчанки в норме и при искусственном изменении численности: Дисс. ... канд. биол. наук. М. 166 с.
- Орленев Д.П., Переладов С.В., 1981. Восстановление структуры популяции монгольской песчанки после искусственной депрессии численности // Экология. № 2. С. 58-66.
- Орлов В.А., 1976. Сравнительный очерк поведения копытного и сибирского леммингов в типичных тундрах Северо-Западного Таймыра // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 289-291.
- Осипова О.В., Сербенюк М.А., 1992. Социальные отношения красных полевок (*Clethrionomys rutilus*) в экспериментальных условиях // Поведение и коммуникация млекопитающих. М.: Наука, С. 114-137.
- Павлов И.Я., 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 287 с.
- Панченко В.А., 1983. О некоторых особенностях использования территории полевыми мышами // Поведение животных в сообществах. Матер. III Всесоюз. конф. по поведению жив-х. М.: Наука, С. 109-110.
- Панченко А.Н., Волков В.М., Куницкий В.Н., Павлов А.Н., Яковлев М.Г., 1971. Подвижность больших песчанок в северо-восточной части Прикаспийской низменности // Матер. VII науч. конф. противочум. учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата. С. 323-325.
- Папанян С.Б., 1966. К экологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus dahl* Schidl.) в Армянской ССР // Биол. журн. Армении Т. 19. № 5. С. 68-80.

- Петров В.С., Шейкина М.В.*, 1950. К вопросу о динамике возрастного состава и размножения в популяции полуденных песчанок // Грызуны и борьба с ними. Вып. 3. С. 179-188.
- Плюснин Ю.М., Евсиков В.И.*, 1983. Сезонные изменения формы социальной организации репродуктивных групп водяной полевки // Популяционная изменчивость вида и проблемы охраны генофонда млекопитающих. Всесоюз. совещ. Тез. докл. М. С. 155-157.
- Попов С.В.*, 1981. Использование территории полуденной песчанкой // Экология и мед. значение песчанок фауны СССР. М. С. 142-143.
- Попов С.В., Чабовский А.В.*, 2005. Понятие социальности в исследованиях млекопитающих // Зоол. журн. Т. 84. Вып. 1. С. 4-15.
- Попов С.В., Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А.*, 1989. Механизмы формирования пространственно-этологической структуры поселений полуденной песчанки в норме и при искусственном понижении численности // Фауна и экология грызунов. Вып. 17. М.: Наука, С. 5-57.
- Пятницкая Н.Ф., Пятницкий К.К.*, 1989. Число самок в семье и их плодовитость у большой песчанки южных Каракумов // Песчанки - важн. грызуны арид. зоны СССР. Матер. III Всесоюз. совещ. Ташкент: Изд-во Фан, С. 113-115.
- Раль Ю.М.*, 1940. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. II. Размножение // Вестник микробиол., эпидемиол. и паразитол. Т. 18. № 1-2. С. 139-167.
- Рамзанов Х.М.*, 1986. К экологии полевой мыши в Дагестане // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 328.
- Расин Б.В.*, 1986. К изучению влияния гидротермических условий на численность полевки Брандта в Юго-Восточном Забайкалье // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 327-328.
- Расин Б.В., Бурделов В.А., Кожжахметов К.К.*, 1990. Анализ динамики посещения большими песчанками необитаемых нор в течение популяционного цикла // V съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Т. 2. М. С. 195-196.
- Ревин Ю.В., Вольперт Я.Л.*, 1982. Об изменчивости величины выводка у красной полевки Якутии // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Т. 1. С. 277.
- Руденчик Ю.В.*, 1963. Применение радиоактивных индикаторов для изучения внутрипопуляционных связей как эпизоотологического фактора в поселениях больших песчанок // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 12. С. 1849-1856.
- Руденчик Ю.В., Солдаткин И.С.*, 1969. Сезонные изменения подвижности больших песчанок и распространение эпизоотии чумы в Северных Кызылкумах // Проблемы особо опасных инфекций. Вып. 1 (5). Саратов. С. 34-39.
- Савельев А.П., Каньшиев В.Я.*, 1988. Особенности размножения канадского бобра // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 47.
- Свириденко П.А.*, 1969. Рост и развитие серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) // Вест. зоол. № 1. С. 47-49.
- Свиридов Г.Г., Губайдуллин В.А.*, 1969. К методике моделирования элементарного очага чумы // Зоол. журн. Т. 48. Вып. 1. С. 135-136.
- Сидорова Г.А.*, 1959. Некоторые черты биологии большой песчанки в очагах зоонозного кожного лейшманиоза в Бухарской области Узбекской ССР // X совещание по паразитол. проблемам и природноочаговым болезням. Вып. 2. М.-Л. С. 20-22.
- Слудский А.А.*, 1948. Ондатра и акклиматизация ее в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во КазАН, С. 134-139.

- Слудский А.А., Бекенов А., Борисенко В.А., Грачев Ю.А., Исмагилов М.И., Капитонов В.И., Страутман Е.И., Федосенко А.К., Шубин И.Г., 1977. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука Каз. ССР. Т. 1. Ч. 2. 536 с.
- Смирин Ю.М., 1970. К биологии мелких лесных грызунов в зимний период // Фауна и экология грызунов. Вып. 9. С. 134-150.
- Смирин Ю.М., 1976. О стабильности этологической структуры популяций лесных мышей // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, С. 349-351.
- Смирин Ю.М., 1977. Об устойчивости внутривидовых группировок у лесных мышей // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 82. Вып. 3. С. 5-11.
- Смирин Ю.М., 1979. Взаимоотношения в размножающейся группировке лесных мышей // Бюлл. Моск. общ-ва испыт. природы. Отд. биол. Т. 84. Вып. 6. С. 35-45.
- Смирин Ю.М., 1982. Поведение и взаимоотношения лесных мышей в искусственных группировках // Млекопитающие СССР. III Съезд Всесоюз. териол. общ-ва. Т. 2. С. 175-176.
- Смирин Ю.М., Шилова С.А., 1989. Некоторые черты социального поведения домашних (*Mus musculus*) и лесных (*Apodemus sylvaticus*) мышей при совместном обитании // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 6. С. 99-110.
- Смирнов П.К., 1979. К биологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pall.) // Вестник ЛГУ. Биология. Т. 9. Вып. 2. С. 13-18.
- Сморкачева А.В., Аксенова Т.Г., Зоренко Т.А., 1990. Экология китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Cricetidae) в Забайкалье // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 12. С. 115-124.
- Сморкачева А.В., 1998. Биология китайской полевки Виноградова, *Lasiopodomys mandarinus vinogradovi* // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб. 18 с.
- Сморкачева А.В., 2007. Эволюция социальности у подземных грызунов: сравнительный анализ // IV Всерос. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 25-26.
- Соколов В.Е., 1977. Систематика млекопитающих. Отряды: зайцеобразных, грызунов. М.: Высшая школа, 495 с.
- Соколов В.Е., Карасева Е.В., 1985. Серая крыса – жизненная форма грызуна-синантропа // Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: Наука, С. 6-17.
- Соколов В.Е., Ляпунова К.Л., 1982. Особенности иерархической структуры сообществ серых крыс (*Rattus norvegicus* Berk.) в условиях вольерного содержания // Феромоны и поведение. М.: Наука. С. 162-179.
- Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1988. Взаимоотношения половозрелых рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в экспериментальных условиях // Изв. АН ССР. Сер. биол. № 5. С. 645-654.
- Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А., 1989. Социальные отношения размножающихся рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в зимний период // Изв. АН ССР. Сер. биол. № 5. С. 645-650.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1990. Биология домашней и курганчиковой мышей. М.: Наука, 208 с.
- Соколов В.Е., Осипова О.В., Сербенюк М.А., 1996. Первые межвидовые взаимодействия и взаимоотношения самцов рыжих *Clethrionomys glareolus* и красных *Clethrionomys rutilus* полевок (Microtinae, Rodentia) в экспериментальных группах // Зоол. журн. Т. 75. Вып. 1. С. 141-153.
- Страутман Е.И., 1963. Ондатра в Казахстане. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 232 с.

- Сунцов В.В., 1981. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 9. С. 1394-1405.
- Сурков В.С., 1983. Материалы по экологии красной полевки - *Clethrionomys rutilus* острова Сахалин // Экол.-фаун. исслед. некот. позвоночных Сахалина и Курил. островов. Владивосток. С. 54-67.
- Суров А.В., Телицына А.Ю., 1986. К экологии джунгарского хомячка в зимний период // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 354-355.
- Суров А.В., Телицына А.Ю., Винн-Эдвардс К., 1995. Этологические аспекты использования видом ресурсов среды на примере хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) // Эксперимент "Убсу-Нур". Часть первая. М.: Интеллект, С. 265-277.
- Телицына А.Ю., Усанов Ю.А., Васильева Н.Ю., Суров А.В., 1988. Наблюдение за поведением хомячка Кемпбелла в природе // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 54-55.
- Тесленко С.В., Шевченко Н.Т., 1988. О плодовитости обыкновенной и восточноевропейской полевки // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Т. 2. Свердловск. С. 55-56.
- Фенюк Б.К., Демяшев М.П., 1936. Изучение миграций песчанок *M. meridianus* Pall. методом кольцевания // Вестник микробиол. эпидемиол. и паразитол. Т. 15. Вып. 1. С. 89-109.
- Феоктистова Н.Ю., 2008. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Т-во науч. изданий КМК. 413 с.
- Флинт В.Е., 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука. 182 с.
- Хамганов С.А., 1954. К биологии когтистой песчанки в районе Торейских озер // Изв. Иркут. н.-и. противочум. ин-та Сибири и Д. Востока. Т. 12. С. 150-155.
- Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Альбов С.А., Фильчагов А.В., 1986. Суточные участки обитания полевых мышей // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. С. 366-367.
- Хохлова И.С., 1987. Механизмы поддержания популяционного гомеостаза в группировках домовых мыши и меры ограничения ее численности. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М. 23 с.
- Хохлова И.С., Краснов Б.Р., 1986. Некоторые механизмы авторегуляции плотности в группировках домовых мыши с различными типами пространственного распределения // Зоол. журн. Т. 65. № 3. С. 407-415.
- Хруцова А.М., Васильева Н.Ю., 2007. Сравнительный анализ отцовского поведения джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла // IV Всеросс. конф. по поведению животных. М.: КМК. С. 436-437.
- Чабовский А.В., 1993. Сравнительный анализ социальной организации трех видов песчанок рода *Meriones*: Дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ РАН, С. 1-182.
- Чепракова А.А., 2003. Природная и потенциальная плодовитость обыкновенной полевки *Microtus arvalis* 2n = 46, NF = 72 на Центральном Кавказе // Териофауна России и сопредельных территорий (VII съезд Териол. общ-ва). Матер. междунар. совещ. М. С. 379.
- Чернявский Ф.Б., 1984. Млекопитающие крайнего северо-востока Сибири. М.: Наука, 388 с.
- Чистова Т.Ю., 1998. Пространственная организация рыжей полевки лесостепной дубравы. Дисс. ... канд. биол. наук. М. 190 с.

- Чистова Т.Ю., Осипова О.В., 2005. Половое поведение самок рыжих полевок в природе и экспериментальных группах // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Мат. научн. конф., 4-8 окт. 2005 г., Черноголовка. С. 296-299.
- Шаповалов С.И., 1982. О поведении канадского бобра (*Castor canadensis* Kuhl.) на Карельском перешейке Ленинградской области // Экология животных и фаунистика. Тюмень. С. 93-100.
- Шевченко В.Л., 1962. Основные черты экологии степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Западном Казахстане // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 4. С. 616-625.
- Шевченко В.Л., 1963. Размножение и изменение численности степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall.) в Уральской области // Зоол. журн. Т. 42. Вып. 1. С. 114-125.
- Шилов И.А., 1977. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, С. 1-262.
- Шилов И.А., 1991. Механизмы формирования и поддержания пространственно-этологической структуры популяций // Структура популяций у млекопитающих. М.: Наука. С. 65-85.
- Шилов И.А., 2002. Популяционный гомеостаз // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 9. С. 1029-1047.
- Шилова С.А., Касаткин М.В., 2000. Сравнительный анализ популяционной структуры общественной полевки (*Microtus socialis* Pall., 1773, Cricetidae, Rodentia) в различных частях ареала // Экология. № 4. С. 287-294.
- Шилова С.А., Дервиз Н.В., Шилов А.И., Щипанов Н.А., Марова И.П., Пожарский Д.В., 1983. Некоторые черты территориального распределения и поведения полуденных песчанок (*Meriones meridianus*, Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 62. Вып. 6. С. 916-920.
- Abramsky Z., Tracy C.R., 1980. Relation between home range size and regulation of population size in *Microtus ochrogaster* // Oikos. Vol. 34. P. 347-355.
- Adamczewska K.A., 1961. Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melchior 1834) during the period 1954-1959 // Acta Theriol. Vol. 1. P. 1-21.
- Ågren G., Zhou Q., Zhong W., 1989. Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot, Inner Mongolia, China // Anim. Behav. Vol. 37. P. 11-27.
- Ahroon J.K., Fidura F.G., 1976. The influence of the male on maternal behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Anim. Behav. Vol. 24. P. 372-375.
- Albertand D. J., Walsh M. L., 1995. Aggression in the lactating female rat: The normal decline is not dependent on the physical development of the pups // Physiol. Behav. Vol. 58. P. 477-481.
- Aleksiuk M., 1968. Scent-mound communication, territoriality, and population regulation in beaver (*Castor canadensis* Kuhl.) // J. Mammal. Vol. 49. P. 759-762.
- Alexander R.D., 1974. The evolution of social behaviour // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 5. P. 325-383.
- Alexander G., Williams D., 1964. Maternal facilitation of sucking drive in newborn lambs // Science. Vol. 146. P. 665-666.
- Altmann J., 1974. Observational study of behaviour: Sampling methods // Behaviour. Vol. 49. P. 227-267.
- Ambrose H.W. III, 1969. A comparison of *Microtus pennsylvanicus* home ranges as determined by isotope and live trap methods // Amer. Midland Nat. Vol. 81. P. 535-555.
- Ambrose H.W. III, 1973. An experimental study of some factors affecting the spatial and temporal activity of *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 54. P. 79-100.

- Amenomori Y., Chen C.L., Meites J., 1970. Serum prolactin levels in rats during different reproductive states // Endocrinology Vol. 86. P. 506-510.
- Amico J.A., Crowley R.S., Insel T.R., Thomas A., O'Keefe J.A., 1995. Effect of gonadal steroids upon hypothalamic oxytocin expression // Adv. Exp. Med Biol. Vol. 395. P. 23-35.
- Amico J.A., Thomas A., Hollingshead D.J., 1997. The duration of estradiol and progesterone exposure prior to progesterone withdrawal regulates oxytocin mRNA levels in the paraventricular nucleus in the rat // Endocrinol. Res. Vol. 23. P. 141-156.
- Andrzejewski R., Olszewski J., 1963. Social behaviour and interspecific relations in *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) and *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. Vol. 7. P. 155-168.
- Armitage K.B., 1962. Social behavior of the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) // Anim. Behav. Vol. 10. P. 319-331.
- Armitage K.B., 1974. Male behaviour and territoriality in the yellow-bellied marmot // J. Zool., Lond. Vol. 172. P. 233-265.
- Armitage K.B., 1975. Social behavior and population dynamics in marmots // Oikos. Vol. 26. P. 341-354.
- Armitage K.B., 1977. Social variety in the yellow-bellied marmot: A population-behavioural system // Anim. Behav. Vol. 25. P. 585-593.
- Armitage K.B., 1981. Sociality as a life-history tactic of ground squirrels // Oecologia. (Berlin). Vol. 48. P. 36-49.
- Armitage K.B., 1999. Evolution of sociality in marmots // J. Mammal. V. 80. P. 1-10.
- Armitage K.B., 2007. Evolution of sociality in marmots: It begins with hibernation. In: Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press, P. 356-367.
- Arnold W., 1988. Social thermoregulation during hibernation in Alpine marmots (*Marmota marmota*) // J/ Comp. Psychol. B. Vol. 158. P. 151-156.
- Arnold W., 1990a. The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 27. P. 239-246.
- Arnold W., 1990b. The evolution of marmot sociality: I. Why disperse late? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 27. P. 229-237.
- Arnold W., 1993. Energetics of social hibernation // Life in the cold: ecological, physiological and molecular mechanisms. Eds Carey C., Florant G.L., Wunder B.A., Horwitz B. Boulder, Colorado: Westview Press. P. 65-80.
- Arrati P.G., Carmona C., Beyer C., Rosenblatt J.S., 2006. GABA receptor agonists in the medial preoptic area and maternal behavior in lactating rats // Physiol. Behav. Vol. 87. P. 51-65.
- Bakowska J.C., Morrell J.I., 1997. Atlas of the neurons that express the mRNA for the long form of the prolactin receptor in the forebrain of the female rat // J. Comp. Neurol. Vol. 386. P. 161-177.
- Bakowska J.C., Morrell J.I., 2003. The distribution of mRNA for the short form of the prolactin receptor in the forebrain of the female rat // Brain Res. Mol. Brain Res. Vol. 116. P. 50-58.
- Bale T.L., Davis A.M., Auger A.P., Dorsa D.M., McCarthy M.M., 2001. CNS region-specific oxytocin receptor expression: importance in regulation of anxiety and sex behavior // J. Neurosci. Vol. 21. P. 2546-2552.
- Bamshad M., Novak M.A., De Vries G.J., 1994. Cohabitation alters vasopressin innervation and paternal behaviour in prairie voles (*Micrororus ochrogaster*) // Physiol. Behav. Vol. 56. P. 751-758.

- Baranczuk R., Greenwald G.S., 1974. Plasma levels of estrogen and progesterone in pregnant and lactating hamsters // J. Endocrinol. Vol. 63. P. 125-135.
- Barash D.P., 1973a. The social biology of the Olympic marmot (*Marmota olympus*) // Anim. Behav. Monogr. Vol. 6. P. 171-245.
- Barash D.P., 1973b. Social variety in the yellow-bellied marmot (*Marmota flaviventris*) // Anim. Behav. Vol. 21. P. 579-584.
- Barash D.P., 1974a. The social behaviour of the hoary marmot (*Marmota caligata*) // Anim. Behav. Vol. 22. P. 256-261.
- Barash D.P., 1974b. The evolution of marmot societies: A general theory // Science. Vol. 185. P. 415-420.
- Barash D.P., 1975. Ecology of paternal behavior in the hoary marmot (*Marmota caligata*): An evolutionary interpretation // J. Mammal. Vol. 56. P. 613-618.
- Barash D.P., 1976. Social behaviour and individual differences in free-living alpine marmots (*Marmota marmota*) // Anim. Behav. Vol. 24. P. 27-35.
- Barnett S.A., 1963. The rat: a study in behaviour. Chicago: Aldine Publ. Co. 288 pp.
- Barnett S.A., Dickson R.G., 1985. A paternal influence on survival of wild mice in the nest // Nature (London) Vol. 317. P. 617-618.
- Bast J.D., Greenwald G.S., 1974. The daily concentrations of gonadotrophins and prolactin in the serum of pregnant and lactating hamsters // J. Endocrinol. Vol. 63. P. 527-532.
- Batzli G.O., Pitelka F.A., 1971. Condition and diet of cycling populations of the California vole // J. Mammal. Vol. 52. P. 141-163.
- Beach F. A., 1937. The neural basis of innate behavior. I. Effects of cortical lesions upon the maternal behavior pattern in the rat // J. Comp. Psychol. Vol. 24. P. 393-436.
- Beach F. A., Jaynes J., 1956. Studies on maternal retrieving in rats. III. Sensory cues involved in the lactating female's response to her young // Behaviour Vol. 10. P. 104-125.
- Beach F. A., Wilson J. R., 1963. Effects of prolactin, progesterone, and estrogen on reactions of nonpregnant rats to foster young // Psychol. Reports Vol. 13. P. 231-239.
- Beer J.R., 1951. Seasonal variations in the endocrine organs of the muskrat // J. Mammal. Vol. 32. P. 173-191.
- Beer J.R., 1961. Winter home ranges of the red-backed mouse and white-footed mouse // J. Mammal. Vol. 42. P. 174-180.
- Beer J.R., MacLeod C.F., 1966. Seasonal population changes in the prairie deer mouse // Amer. Midland Nat. Vol. 76. P. 277-289.
- Ben-Jonathan N., Khurana S., Hnasko R., 2002. Brain prolactin // Hormones, Brain and Behavior. P. 97-120.
- Bennett N.C., Jarvis J.U.M., 1988. The social structure and reproductive biology of colonies of the mole-rat, *Cryptomys damarensis* (Rodentia, Bathyergidae) // J. Mammal. Vol. 69. P. 293-302.
- Bergerud A.T., Miller D.R., 1977. Population dynamics of Newfoundland beaver // Can. J. Zool. Vol. 55. P. 1480-1492.
- Bergstedt B., 1965. Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in southern Sweden // Oikos. Vol. 16. P. 132-160.
- Berteaux D., Bety J., Rengifo E., Bergeron J.-M., 1999. Multiple paternity in meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*): investigating the role of the female // Behav. Ecol. Socio-biol. Vol. 45. P. 283-291.

- Bertram B.C.R., 1978. Living in groups: predators and prey // Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach (Ed. by J.R. Krebs, N.B. Davies), Oxford: Blackwell Scientific. P. 64-96.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A., 2003a. Vasopressin and the transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered *Peromyscus* mice // Behav. Neurosci. Vol. 117. P. 455-463.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A., 2003b. The association between male offspring aggression and paternal and maternal behavior of *Peromyscus* mice // Ethology Vol. 109. P. 797-808.
- Bester-Meredith J.K., Young L.J., Marler C.A., 1999. Species difference in paternal behavior and aggression in *Peromyscus* and their associations with vasopressin immunoreactivity and receptors // Horm. Behav. Vol. 36. P. 25-38.
- Blackburn G.S., Wilson D.J., Krebs C.J., 1998. Dispersal of juvenile collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*) in a high-density population // Can. J. Zool. Vol. 76. P. 2255-2261.
- Blair W.F., 1940. A study of prairie deer-mouse populations in Southern Michigan // Amer. Midland Nat. Vol. 24. P. 273-305.
- Blair W.F., 1942. Size of home range and notes on the life history of the woodland deer-mouse and eastern chipmunk in northern Michigan // J. Mammal. Vol. 23. P. 27-36.
- Blizzard R.M., 1990. Psychosocial short stature // Pediatric Endocrinology. Ed. by F. Lifshitz. New York: Marcel Dekker Inc. P. 77-91.
- Blumstein D.T., Armitage K.B., 1997. Does sociality drive the evolution of communicative complexity? A comparative test with ground-dwelling sciurid alarm calls // Am. Nat. V. 150. P. 179-200.
- Blumstein D.T., Armitage K.B., 1998. Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids // Behav. Ecol. V. 9. P. 8-19.
- Bodenheimer F.S., Sulman F., 1946. The estrous cycle of *Microtus guentheri* D. and A. and its ecological implications // Ecology. Vol. 27. P. 255-256.
- Bondrup-Nielsen S., Ims R.A., 1986. Reproduction and spacing behaviour of females in a peak density population of *Clethrionomys glareolus* // Holarct. Ecol. Vol. 9. P. 109-112.
- Bondrup-Nielsen S., Karlsson F., 1985. Movements and spatial patterns in populations of *Clethrionomys* species: A review // Ann. Zool. Fennici. V. 22. P. 385-392.
- Boutin S., Birkenholz D.E., 1987. Muskrat and round-tailed muskrat. In: Wild furbearer management and conservation in North America. Ed. by M. Novak, J.A. Baker, M.E. Obbard, B. Malloch. Toronto: Ontario Ministry of Natural Resources Publ. P. 315-325.
- Bowen D.W., Brooks R.J., 1978. Social organization of confined male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus* Traill) // Anim. Behav. Vol. 26. P. 1126-1135.
- Boyce C.C.K., Boyce III, J.L., 1988. Population biology of *Microtus arvalis* // J. Anim. Ecol. Vol. 57. P. 711-754.
- Bradt G.W., 1938. A study of beaver colonies in Michigan // J. Mammal. Vol. 19. P. 139-162.
- Brady C.A., Svendsen G.E., 1981. Social behaviour in a family of beaver, *Castor canadensis* // Biol. Behav. Vol. 6. P. 99-114.
- Branch L.C., 1993. Social organization and mating system of the plains viscacha (*Lagostomus maximus*) // J. Zool., Lond. Vol. 229. P. 473-491.
- Bridges R.S., 1975. Long-term effects of pregnancy and parturition upon maternal responsiveness in the rat // Physiol. Behav. Vol. 14. P. 245-249.
- Bridges R.S., 1978. Retention of rapid onset of maternal behavior during pregnancy in primiparous rats // Behav. Biol. Vol. 24. P. 113-117.

- Bridges R.S.*, 1984. 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* Vol. 114. P. 930–941.
- Bridges R. S.*, 1990. Endocrine regulation of parental behavior in rodents // *Mammalian Parenting: Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinants*. N.A. Krasnegor, R.S. Bridges, eds. New York: Oxford Univ. Press. P. 93–117.
- Bridges R. S.*, 1996. Biochemical basis of parental behavior in the rat // *Advances in the Study of Behavior* Vol. 25. P. 215–242.
- Bridges R. S., Freemark M. S.*, 1995. Human placental lactogen infusions into the medial preoptic area stimulate maternal behavior in steroid-primed, nulliparous female rats // *Horm. Behav.* Vol. 29. P. 216–226.
- Bridges R.S., Goldman B.D.*, 1975a. Diurnal rhythms in gonadotropins and progesterone in lactating and photoperiod induced acyclic hamsters // *Biol. Reprod.* Vol. 13. P. 617–622.
- Bridges R.S., Goldman B.D.*, 1975b. Ovarian control of prolactin secretion during late pregnancy in the rat // *Endocrinology* Vol. 97. P. 496–498.
- Bridges R.S., Hammer R.P., Jr.*, 1992. Parity-associated alterations of medial preoptic opiate receptors in female rats // *Brain Research* Vol. 578. P. 269–274.
- Bridges R.S., Mann P.E.*, 1994. Prolactin-brain interactions in the induction of maternal behavior in rat // *Psychoneuroendocrinol.* Vol. 19. P. 611–622.
- Bridges R.S., Ronsheim P.M.*, 1987. Immunoreactive beta-endorphin concentrations in brain and plasma during pregnancy in rats: Possible modulation by progesterone and estradiol // *Neuroendocrinology* Vol. 45. P. 381–388.
- Bridges R.S., Ronsheim P.M.*, 1990. Prolactin (PRL) regulation of maternal behavior in rats: Bromocriptine treatment delays and PRL promotes the rapid onset of behavior // *Endocrinology* Vol. 126. P. 837–848.
- Bridges R.S., Goldman B.D., Bryant L.P.*, 1974. Serum prolactin concentrations and the initiation of maternal behavior in the rat // *Physiol. Behav.* Vol. 5. P. 219–226.
- Bridges R.S., Rosenblatt J.S., Feder H.H.*, 1978. Serum progesterone concentration and maternal behavior in rats after pregnancy termination: Behavioral stimulation after progesterone withdrawal and inhibition by progesterone maintenance // *Endocrinology* Vol. 102. P. 258–267.
- Bridges R.S., DiBiase R., Loundes D.D., Doherty P.C.*, 1985. Prolactin stimulation of maternal behavior in female rats // *Science* Vol. 227. P. 782–784.
- Bridges R.S., Numan M., Ronsheim P.M., Mann P.E., Lupini C.E.*, 1990. Central prolactin infusions stimulate maternal behavior in steroid treated, nulliparous female rats // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* Vol. 87. P. 8003–8007.
- Bridges R.S., Robertson M.C., Shiu R.P.C., Sturgis J.D., Henriquez B.M., Mann P.E.*, 1997. Central lactogenic regulation of maternal behavior in rats: steroid dependence, hormones pecificity, and behavioral potencies of rat PRL and rat placental lactogen I // *Endocrinology* Vol. 138. P. 756–763.
- Broad K.D., Levy F., Evans G., Kimura T., Keverne E.B., Kendrick K.M.*, 1999. Previous maternal experience potentiates the effect of parturition on oxytocin receptor mRNA expression in the paraventricular nucleus // *Eur. J. Neurosci.* Vol. 11. P. 3725–3737.
- Bronson F.*, 1979. The reproductive ecology of the house mouse // *Q. Rev. Biol.* Vol. 54. P. 265–299.
- Brooks R.P.*, 1985. Microenvironment and activity patterns of burrow-dwelling muskrats (*Ondatra zibethicus*) in rivers // *Acta Zool. Fennica.* Vol. 173. P. 47–49.
- Brooks R.J., Banks E.M.*, 1971. Radio-tracking study of lemming home range // *Comm. Behav. Biol.* Vol. 6. P. 1–5.

- Brooks R.J., Banks E.M., 1973. Behavioral biology of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus* Traill): An analysis of acoustic communication // Anim. Behav. Monogr. Vol. 6. P. 1-83.
- Brooks R., Schwarzkopf L., 1983. Factors affecting incidence of infanticide and discrimination of related and unrelated neonates in male *Mus musculus* // Behav. Neural. Biol. Vol. 37. P. 149-161.
- Brown R.E., 1986. Social and hormonal factors influencing infanticide and its suppression in adult male Long-Evans rats (*Rattus norvegicus*) // J. Comp. Psychol. Vol. 100. P. 155-161.
- Brown R.E., 1993. Hormonal and experimental factors influencing parental behavior in male rodents: an integrative approach // Behav. Processes Vol. 30. P. 1-28.
- Brown R.E., Moger W.H., 1983. Hormonal correlates of parental behavior in male rats // Horm. Behav. Vol. 17. P. 356-365.
- Brown R.E., Murdoch T., Murphy P.R., Moger W.H., 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups // Horm. Behav. Vol. 29. P. 474-491.
- Brown J.R., Ye H., Bronson R.T., Dikkes P., Greenberg M.E., 1996. A defect in nurturing in mice lacking the immediate early gene *FosB* // Cell. Vol. 86. P. 297-309.
- Bujalska G., 1973. The role of spacing behaviour among females in the regulation of reproduction in the bank vole // J. Reprod. Fertil. V. 19. P. 465-474.
- Bujalska G., 1985. Population dynamics of an island population of *Clethrionomys glareolus* // Acta Zool. Fennica. Vol. 173. P. 29-34.
- Bujalska G., 1990. Social system of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* // In: Social systems and Population Cycles in Voles. Advances in Life Sciences (Tamarin R.H., Ostfeld R.S., Pugh S.R., Bujalska G., Eds). Boston-Berlin: Birkhäuser Verlag Basel. P. 155-167.
- Bujalska G., 1991. The ecology of territoriality in bank voles // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 6. P. 300-301.
- Bujalska G., 1994. Female and male territoriality in the bank vole. In: Animal societies. Individuals, interactions and organisations. (Eds Jarman P.J., Rossiter A.). Kyoto: Kyoto Univ. Press. P. 56-69.
- Bujalska G., Grüm L., 1989. Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber, 1780) and its demographic consequences: A model // Oecologia. Vol. 80. P. 70-81.
- Bujalska G., Saitoh T., 2000. Territoriality and its consequences // Polish J. Ecol. 48. Suppl. P. 37-49.
- Burbach J.P.H., Adan R.A.H., van Tol H.H.M., 1990. Regulation of rat oxytocin gene by estradiol // J. Neurosci. Vol. 2. P. 633-639.
- Burda H., 1989. Reproductive biology (behaviour, breeding, and postnatal development) in subterranean mole-rats, *Cryptomys hottentotus* (Bathergidae) // Z. Säugetierkunde. Bd. 54. S. 360-376.
- Burda H., 1990. Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats // Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. Bd. 28. S. 26-39.
- Burger J.R., Chesh A.S., Muñoz P., Freder F., Ebensperger L., Hayes L.P., 2012. Sociality, exotic parasites, and fitness in the plural breeding rodent *Octodon degus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 66. P. 57-66.
- Burt W.H., 1940. Territorial behavior and populations of small mammals in southern Michigan // Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Michigan Vol. 45. P. 1-58.
- Byrnes E.M., Rígero B.A., Bridges R.S., 2002. Dopamine antagonists during parturition disrupt maternal care and the retention of maternal behavior in rats // Pharmacol. Biochem. Behavior Vol. 73. P. 869-875.

- Caldwell J.D., Greer E.R., Johnson M.F., Prange A.J.J., Pedersen C.A., 1987. Oxytocin and vasopressin immunoreactivity in hypothalamic and extrahypothalamic sites in late pregnant and postpartum rats // *Neuroendocrinology* Vol. 46. P. 39-47.
- Caley M.J., 1987. Dispersal and inbreeding avoidance in muskrats // *Anim. Behav.* Vol. 35. P. 1225-1233.
- Caley M.J., Boutin S., 1985. Infanticide in wild populations of *Ondatra zibethicus* and *Microtus pennsylvanicus* // *Anim. Behav.* Vol. 33. P. 1036-1037.
- Caley M.J., Boutin S., 1987. Sibling and neighbour recognition in wild juvenile muskrats // *Anim. Behav.* Vol. 35. P. 60-66.
- Canteras N.S., Simerly R.B., Swanson L.W., 1994. Organization of projections from the ventromedial nucleus of the hypothalamus: A *Phaseolus vulgaris*-leucoagglutinin study in the rat // *J. Comp. Neurol.* Vol. 348. P. 41-79.
- Canteras N.S., Simerly R.B., Swanson L.W., 1995. Organization of projections from the medial nucleus of the amygdala: A PHAL study in the rat // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 360. P. 213-245.
- Cantoni D., Brown R. E., 1997. Paternal investment and reproductive success in the California mouse, *Peromyscus californicus* // *Anim. Behav.* Vol. 53. P. 377-386.
- Capek K., Jelinek J., 1956. The development of the control of water metabolism. I. The excretion of urine by young rats // *Physiologica Bohemoslovenca* Vol. 5. P. 91-96.
- Carl E.A., 1971. Population control in Arctic ground squirrels // *Ecology.* Vol. 52. P. 395-413.
- Carlier C., Noirot E., 1965. Effects of previous experience on maternal retrieving by rats // *Anim. Behav.* Vol. 13. P. 423-426.
- Carroll L.S., Potts W.K., 2007. Sexual selection: Using social ecology to determine fitness differences. In: *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective* (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 57-67.
- Carter C.S., Getz L.L., 1993. Monogamy and the prairie vole // *Sci. Am.* Vol. 268. P. 100-106.
- Carter C.S., Williams J.R., Witt D.M., Insel T.R., 1992. Oxytocin and social bonding // *Ann. N Y Acad. Sci.* Vol. 652. P. 204-211.
- Carter C.S., De Vries A.C., Getz L.L., 1995. Physiological substrates of mammalian monogamy: The prairie vole model // *Neurosci. Biobehav. Rev.* Vol. 19. P. 303-314.
- Carter C.S., De Vries A.C., Taymans S.E., Roberts R.L., Williams J.R., Getz L.L., 1997. Peptides, steroids, and pair bonding // *Ann. N Y Acad. Sci.* V. 807. P. 260-272.
- Champagne F.A., Meaney M.J., 2001. Like mother, like daughter: Evidence for non-genomic transmission of parental behavior and stress responsivity // *Prog. Brain Res.* Vol. 133. P. 287-302.
- Champagne F.A., Diorio J., Sharma S., Meaney M.J., 2001. Naturally occurring variations in maternal behavior in the rat are associated with differences in estrogen-inducible central oxytocin receptors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 98. P. 12736-12741.
- Champagne F.A., Curley J.P., Keverne E.B., Bateson P.P.G., 2007. Natural variations in postpartum maternal care in inbred and outbred mice // *Physiol. Behav.* Vol. 91. P. 325-334.
- Chen G., Shi, D., 2003. The reproductive parameters in the marked populations of Brand's vole // *Acta Theriol. Sinica* Vol. 23. P. 220-224.
- Christian J.J., 1970. Social subordination, population density, and mammalian evolution // *Science (N.Y.)*. Vol. 168. P. 84-90.
- Clark F.H., 1938. Age of sexual maturity in mice of the genus *Peromyscus* // *J. Mammal.* Vol. 19. P. 230-233.
- Clark M.M., Galef B.G., 1999. A testosterone-mediated trade-off between parental and

- sexual effort in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) // J. Comp. Psychol. Vol. 113. P. 388–395.
- Clark M.M., Galef B.G., 2000. Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting // Anim. Behav. Vol. 59. P. 801–806.
- Clark M.M., Galef B.G., Jr., 2001. Age-related changes in paternal responses of gerbils parallel changes in their testosterone concentrations // Dev. Psychobiol. Vol. 39. P. 179–187.
- Clark M.M., vom Saal F.S., Galef B.G., 1992. Intrauterine positions and testosterone levels of adult male gerbils are correlated // Physiol. Behav. Vol. 51. P. 957–960.
- Clark M.M., DeSousa D., Vonk J., Galef B.G., Jr., 1997. Parenting and potency: Alternative routes to reproductive success in male Mongolian gerbils // Anim. Behav. Vol. 54. P. 635–642.
- Clark M.M., Vonk J., Galef B.G., Jr., 1998. Intrauterine position, parenting, and nest site-attachment in male Mongolian gerbils // Dev. Psychobiol. Vol. 32. P. 177–181.
- Clulow F.V., Clarke J.R., 1968. Pregnancy block in *Microtus agrestis*, an induced ovulator // Nature. Vol. 219. P. 511.
- Clulow F.V., Franchetto E.A., Langford P.E., 1982. Pregnancy failure in the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi* // J. Mammal. Vol. 63. P. 499–500.
- Clutton-Brock T., 1974. Why do animals live in groups? // New Sci. Vol. 11. P. 72–72–74.
- Clutton-Brock T.Y., 1991. The Evolution of Parental Care. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 396 pp.
- Consiglio A.R., Bridges R.S., 2009. Circulating prolactin, MPOA prolactin receptor expression and maternal aggression in lactating rats // Behav. Brain Res. Vol. 197. P. 97–102.
- Cramer C.P., 1988. Experience during suckling increases weight and volume of rat hippocampus // Brain Research. Vol. 470. P. 151–155.
- Crenshaw G.J., De Vries G.J., Yahr P., 1992. Vasopressin innervation of sexually dimorphic structures of the gerbil forebrain under various hormonal conditions // J. Comp. Neurol. Vol. 322. P. 589–598.
- Crook J.H., 1970. Social organization and environment: aspects of contemporary social ethology // Anim. Behav. Vol. 18. P. 197–209.
- Crook J.H., Ellis J.E., Goss-Custard J.D., 1976. Mammalian social systems: Structure and function // Anim. Behav. Vol. 24. P. 261–274.
- Crowcroft P., 1955. Territoriality in wild house mouse, *Mus musculus* L. // J. Mammal. Vol. 36. P. 299–300.
- Crowcroft P., Rowe F.P., 1963. Social organization and territorial behaviour in the wild house mouse (*Mus musculus*) // Proc. Zool. Soc. Lond. Vol. 140. P. 517–531.
- Cushing B.S., Young L.J., Okorie U., 2002. Early gonadal steroids influence vasopressin-regulated partner preferences in adult male prairie voles // Soc. Neurosci. Abst. 189.8.
- Dalton C.L., 2000. Effects of female kin groups on reproduction and demography in the gray-sided vole, *Microtus canicaudatus* // Oikos. Vol. 90. P. 153–159.
- Daly M., 1972. The maternal behaviour cycle in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) // Z. Tierpsychol. Bd. 31. S. 289–299.
- Davis L.S., Murie J.O., 1985. Male territoriality and the mating system of Richardson's ground squirrels (*Spermophilus richardsonii*) // J. Mammal. Vol. 66. P. 268–279.
- De Jonge G., 1983. Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and inrespecific competition // Behaviour. Vol. 84. P. 1–73.
- DeVito W.J., 1988. Distribution of immunoreactive prolactin in the male and female rat brain: Effects of hypophysectomy and intraventricular administration of colchicine //

Neuroendocrinology Vol. 47. P. 284-289.

- De Vries G.J., Boyle P.A., 1998. Dubble duty for sex differences in the brain // Behav. Brain Res. Vol. 92. P. 205-213.
- De Vries G.J., Miller M.A., 1998. Anatomy and function of extrahypothalamic vasopressin systems in the brain // Prog. Brain Res. Vol. 119. P. 3-20.
- Dewsbury D.A., 1985. Paternal behavior in rodents // Am. Zool. Vol. 25. P. 841-852.
- Diamond M., Mast M., 1978. Crowding, reproduction, and maternal behavior in the golden hamster // Behav. Biol. V. 23. P. 477-486.
- Dieterlen F., 1959. Das Verhalten des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse) // Z. Tierpsychol. Bd. 16. S. 47-103.
- Dieterlen F., 1962. Geburt und Geburtschilfe bei der Stachelmaus, *Acomys cahirinus* // Z. Tierpsychol. Bd. 19. S. 191-222.
- Dobson F.S., 1982. Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals // Anim. Behav. Vol. 30. P. 1183-1192.
- Doerr H.K., Siegel H.I., Rosenblatt J.S., 1981. Effects of progesterone withdrawal and estrogen on maternal behavior in nulliparous rats // Behav. Neural Biol. Vol. 32. P. 35-44.
- Donaldson S.L., Wirtz T.B., Hite A.E., 1975. The social behaviour of capybaras *Hydrochaeris hydrochaeris* at Evansville Zoo // Internat. Zoo Yearbook. Vol. 15. P. 201-206.
- Drickamer L.C., Vestal B.M., 1973. Patterns of reproduction in a laboratory colony of *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 54. P. 523-528.
- Drickamer L.C., Vanderbergh J.G., Colby D.R., 1973. Predictors of dominance in the male golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) // Anim. Behav. Vol. 21. P. 564-570.
- Dubost G., 1968. Les niches écologiques des forets tropicales Sud-Americaines et Africaines, sources de convergences remarquables entre rongeurs et artiodactyles // La Terre et la Vie Vol. 1. P. 3-28.
- Dubost G., Genest H., 1974. Le comportement social d'une colonie de Maras *Dolichotis patagonum* Z. Dans le Parc de Branféré // Z. Tierpsychol. Bd. 35. S. 225-302.
- Dudly D., 1974a. Paternal behaviour in the California mouse, *Peromyscus californicus* // Behav. Biol. Vol. 11. P. 247-252.
- Dudly D., 1974b. Contribution of paternal care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus* // Behav. Biol. Vol. 11. P. 155-166.
- Dutt A., Kaplitt M.G., Kow L.M., Pfaff D.W., 1994. Prolactin, central nervous system and behavior: A critical review // Neuroendocrinology Vol. 59. P. 413-419.
- Ebensperger L.A., 1998. Sociality in rodents: The New World fossorial hystricognaths as study model // Rev. Chilena Hist. Nat. Vol. 71. P. 65-77.
- Ebensperger L.A., Bozinovic F., 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 47. P. 365-369.
- Ebensperger L.A., Sobrero R., Quirici V., Castro R., Tolhuysen L.O., Vargas F., Burger J.R., Quispe R., Villavicencio C.P., Vasquez R.A., Hayes L.D., 2011. Ecological drivers of group living in two populations of the communally rearing rodent, *Octodon degus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 65. P. 67-78.
- Eilam D., Smotherman W.P., 1998. How the neonatal rat gets to the nipple: Common motor modules and their involvement in the expression of early motor behavior // Dev. Psychobiol. Vol. 32. P. 57-66.
- Eilam D., Goffman D., Smotherman W.P., 1999. How the neonatal rat gets to the nipple: II. Changes during development // Dev. Psychobiol. Vol. 34. P. 217-226.
- Eisenberg J.F., 1962. Studies on the behavior of *Peromyscus maniculatus gambelii* and *Peromyscus californicus parasiticus* // Behaviour. Vol. 19. P. 177-207.

- Eisenberg J.F., 1963. The intraspecific social behavior of some cricetine rodents of the genus *Peromyscus* // Amer. Midland Nat. Vol. 69. P. 240-246.
- Eisenberg J.F., 1966. The social organization of mammals // Handb. Zool. Vol. 8(39). P. 1-92.
- Eisenberg J.F., 1967. A comparative study in rodent ethology with emphasis on evolution of social behavior // Proc. U.S. Nat. Museum. Vol. 122. P. 1-51.
- Eisenberg J.F., 1968. Behavior patterns // In: Biology of *Peromyscus* (Rodentia). Ed. J.A. King. Kansas, Lawrence: Amer. Soc. Mammalogists. P. 373-407.
- Elwood R.W., 1975. Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil // Anim. Behav. Vol. 23. P. 766-772.
- Elwood R.W., 1977. Changes in the responses of male and female gerbils (*Meriones unguiculatus*) towards test pups during the pregnancy of the female // Anim. Behav. Vol. 25. P. 46-51.
- Elwood R.W., 1979. Maternal and paternal behaviour of the Mongolian gerbil: A correlation study // Behav. Neural Biol. Vol. 25. P. 555-562.
- Elwood R.W., 1983. Paternal care in rodents // Parental Behaviour of Rodents. Ed. by R.W. Elwood. New York: John Wiley & Sons. P. 441-455.
- Elwood R.W., 1985. Inhibition of infanticide and onset of paternal care in male mice (*Mus musculus*) // J. Comp. Psychol. Vol. 99. P. 457-467.
- Elwood R.W., Broom D.M., 1978. The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups // Anim. Behav. Vol. 26. P. 438-454.
- Elwood R.W., Ostermeyer M.C., 1986. Discrimination between conspecific and allospecific infants by male gerbils and mice before and after experience of their own young // Dev. Psychobiol. Vol. 19. P. 327-334.
- Emlen S.T., 1994. Benefits, constraints and the evolution of the family // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 9. P. 282-284.
- Emlen S.T., 1997. Predicting family dynamics in social vertebrates. In: Behavioural ecology: An evolutionary approach. Eds Krebs J.R., Davies N.B. 4th edition, Blackwell Scientific Publ. Cambridge, Mass. P. 228-253.
- Emlen S.T., Oring L.W., 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems // Science. Vol. 197. P. 215-223.
- Ewer R.F., 1968. Ethology of Mammals. London: Elek Science. 468 pp.
- Fahrbach S.E., Morrell J.I., Pfaff D.W., 1984. Oxytocin induction of short-latency maternal behavior in nulliparous, estrogen-primed female rats // Horm. Behav. Vol. 18. P. 267-286.
- Fahrbach S.E., Morrell J.I., Pfaff D.W., 1985. Possible role for endogenous oxytocin in estrogen-facilitated maternal behavior in rats // Neuroendocrinology Vol. 40. P. 526-532.
- Fahrbach S.E., Morrell J.I., Pfaff D.W., 1986. Effect of varying the duration of pre-test cages habituation on oxytocin induction of short-latency maternal behavior // Physiol. Behav. Vol. 37. P. 135-139.
- Fang J., Sun R. 1991. Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's voles // Acta Ecol. Sinica Vol. 11. P. 111-116.
- Fisher A. E., 1956. Maternal and sexual behavior induced by intracranial chemical stimulation // Science Vol. 124. P. 228-229.
- Fisler G.F., 1969. Mammalian organizational systems // Contributions to Science. Los Angeles. Vol. 167. P. 1-32.
- Fitzgerald R.W., Madison D.M., 1983. Social organization of a free-ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 13. P. 183-187.

- Flanelly K.J., Flanelly L., 1987. Time course of postpartum aggression in laboratory rodents // *J. Comp. Psychol.* Vol. 101. P. 101-103.
- Fleming A.S., Rosenblatt J.S., 1974. Maternal behavior in virgin and lactating rats // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 86. P. 957-972.
- Fleming A.S., Walsh C., 1994. Neuropsychology of maternal behavior in the rat: *c-fos* expression during mother-litter interactions // *Psychoneuroendocrinol.* Vol. 19. P. 429-443.
- Fleming A.S., Miceli M., Moretto D., 1983. Lesions of the medial preoptic area prevent the facilitation of maternal behavior produced by amygdala lesions // *Physiol. Behav.* Vol. 31. P. 503-510.
- Fleming A.S., Cheung U., Myhal N., Kessler Z., 1989. Effects of maternal hormones on "timidity" and attraction to pup-related odors in female rats // *Physiol. Behav.* Vol. 46. P. 449-453.
- Fleming A.S., Corter C., Franks P., Surbey M., Schneider B., Steiner M., 1993. Postpartum factors related to mother's attraction to newborn infant odors // *Dev. Psychobiol.* Vol. 26. P. 115-132.
- Fleming A.S., Suh E.J., Korsmit M., Rusak B., 1994. Activation of Fos-like immunoreactivity in the medial preoptic area and limbic structures by maternal and social interactions in rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 108. P. 724-734.
- Fleming A.S., Morgan H.D., Walsh C., 1996. Experimental factors in postpartum regulation of maternal care // *Advances in the Study of Behavior* Vol. 25. P. 295-332.
- Fleming A.S., O'Day D.H., Kraemer G.W., 1999. Neurobiology of mother-infant interactions: experience and central nervous system plasticity across development and generations // *Neurosci. Biobehav. Reviews* Vol. 23. P. 673-685.
- Foltz D.W., 1981. Genetic evidence for long-term monogamy in a small rodent, *Peromyscus polionotus* // *Am. Nat.* Vol. 117. P. 665-675.
- Ford R.G., Krumme D.W., 1979. The analysis of space use patterns // *J. Theor. Biol.* Vol. 76. P. 125-155.
- Francis R.C., 1988. On the relationship between aggression and social dominance // *Ethology.* Vol. 78. P. 223-237.
- Francis D., Meany M.J., 1999. Maternal care and the development of stress responses // *Curr. Opin. Neurobiol.* Vol. 9. P. 128-134.
- Francis D., Diorio J., Liu D., Meany M.J., 1999. Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rat // *Science* Vol. 286. P. 1155-1158.
- Francis D.D., Young L.J., Meaney M.J., Insel T.R., 2002. Naturally occurring differences in maternal care are associated with the expression of oxytocin and vasopressin (V1a) receptors: gender differences // *J. Neuroendocrinol.* Vol. 14. P. 349-353.
- Frank F., 1954. Beiträge zur Biologie der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). I. Gehegeforschung // *Zool. Jahrb. Syst.* Bd. 82. S. 354-404.
- Franz J.R., Leo R.J., Steuer M.A., Kristal M.B., 1986. Effects of hypothalamic knife cuts and experience on maternal behavior in the rat // *Physiol. Behav.* Vol. 38. P. 629-640.
- French J.A., 1994. Allopaparents in the Mongolian gerbil: Impact on long-term reproductive performance of breeders and opportunities for independent reproduction // *Behav. Ecol.* Vol. 5. P. 273-279.
- Friedman M.I., Bruno J.P., 1976. Exchange of water during lactation // *Science* Vol. 197. P. 409-410.
- Friedman M.I., Bruno J.P., Alberts J.R., 1981. Physiological and behavioural consequences in rats of water recycling during lactation // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 95. P. 26-35.

- Gaines M.S., Johnson M.L., 1982. Home range size and population dynamics in the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // Oikos. Vol. 39. P. 63-70.
- Galef G.G., Day C.S., 1977. Pup cannibalism: One aspect of maternal behavior in golden hamsters // J. Comp. Physiol. Psychol. V. 91. P. 1179-1189.
- Gandelman R., Davis P.G., 1973. Spontaneous and testosterone-induced pup killing in female Rockland-Swiss mice: the effect of lactation and the presence of young // Dev. Psychobiol. Vol. 6. P. 251-257.
- Gandelman R., vom Saal F.S., 1975. Pup-killing in mice: the effects of gonadectomy and testosterone administration // Physiol. Behav. Vol. 15. P. 647-651.
- Gandelman R., Zarrow M.X., Denenberg V.H., 1971. Stimulus control of cannibalism and maternal behavior in anosmic mice // Physiol. Behav. Vol. 7. P. 583-586.
- Ganslosser U., Wehnelt S., 1997. Juvenile development as part of the extraordinary social system of the mara *Dolichotis patagonum* (Rodentia: Caviidae) // Mammalia Vol. 61. P. 3-15.
- Genest H., Dubost G., 1974. Pair-living in the mara (*Dolichotis patagonum* Z.) // Mammalia. Vol. 38. P. 155-162.
- Gerling S., Yahr P., 1979. Effect of the male parent on pup survival in Mongolian gerbils // Anim. Behav. Vol. 27. P. 310-311.
- German A., 1998. Incest-avoiding behavior of levant vole (*Microtus guentheri*) in captivity // Intern. Conf. on Rodent Biology & Management. Oct. 5-9, 1998. Beijing, China. P. 71.
- Getz L.L., 1961. Home ranges, territoriality, and movement of the meadow vole // J. Mammal. Vol. 42. P. 24-36.
- Getz L.L., 1962. Aggressive behavior of the meadow and prairie voles // J. Mammal. Vol. 43. P. 351-358.
- Getz L.L., 1972. Social structure and aggressive behavior in a population of *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 53. P. 310-317.
- Getz L.L., 1978. Speculation on social structure and population cycles of microtine rodents // Biologist Vol. 60. P. 134-147.
- Getz L.L., Carter C.S., 1980. Social organization in *Microtus ochrogaster* populations // The Biologist. Vol. 62. P. 56-69.
- Getz L.L., Carter C.S., 1996. Prairie-vole partnership // Amer. Sci. Vol. 84. P. 56-62.
- Getz L.L., Hofmann J.E., 1986. Social organization in free-living prairie voles, *Microtus ochrogaster* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 18. P. 275-282.
- Getz L.L., McGuire B., 1997. Communal nesting in prairie voles (*Microtus ochrogaster*): formation, composition, and persistence of communal groups // Can. J. Zool. Vol. 75. P. 525-534.
- Getz L.L., Carter C.S., Gavish L., 1981. The mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster*: Field and laboratory evidence for pair-bonding // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 8. P. 189-194.
- Getz L.L., McGuire B., Pizzuto T., Hofmann J.E., Frase B., 1993. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) // J. Mammal. Vol. 74. P. 44-58.
- Ghiraldi L.L., Plonsky M., Svare B.B., 1993. Postpartum aggression in mice: The role of ovarian hormones // Horm. Behav. Vol. 27. P. 251-268.
- Gilbert B.S., Krebs C.J., Talariko D., Cichowski D.B., 1986. Do *Clethrionomys rutilus* females suppress maturation of juvenile females? // J. Anim. Ecol. Vol. 55. P. 543-552.
- Gingrich B., Liu Y., Cascio C., Wang Z., Insel T.R., 2000. Dopamine D2 receptors in the nucleus accumbens are important for social attachment in female prairie voles // Behav. Neurosci. Vol. 114. P. 173-183.

- Gintzler A.R., Liu N.J., 2001. The maternal spinal cord: Biochemical and physiological correlates of steroid-activated antinociceptive processes // Prog. Brain Res. Vol. 133. P. 83-97.
- Giordano A.L., Siegel H.I., Rosenblatt J.S., 1989. Nuclear estrogen receptor binding in the preoptic area and hypothalamus of pregnancy-terminated rats: Correlation with the onset of maternal behavior // Neuroendocrinology Vol. 50. P. 248-258.
- Giordano A.L., Siegel H.I., Rosenblatt J.S., 1991. Nuclear estrogen receptor binding in microdissected brain regions of female rats during pregnancy: Implications for maternal and sexual behavior // Physiol. Behav. Vol. 50. P. 1263-1267.
- Goldman L., Swanson H., 1975. Population control in confined colonies of Golden hamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse) // Z. Tierpsychol. Bd. 37. S. 225-236.
- Gonzalez A., Fleming A.S., 2002. Artificial rearing causes changes in maternal behavior and c-fos expression in juvenile female rats // Behav. Neurosci. Vol. 116. P. 999-1013.
- Gonzalez A., Lovic V., Ward G.R., Wainwright P.E., Fleming A.S., 2001. Intergenerational effects of complete maternal deprivation and replacement stimulation on maternal behaviour and emotionality in female rats // Dev. Psychobiol. Vol. 38. P. 11-32.
- Grattan D.R., 2001. The actions of prolactin in the brain during pregnancy and lactation // Prog. Brain Res. Vol. 133. P. 153-171.
- Gray P., Brooks P.J., 1984. Effect of lesion location within the medial preoptic-anterior hypothalamic continuum on maternal and male sexual behaviors in female rats // Behav. Neurosci. Vol. 98. P. 703-711.
- Gray P., Chesley S., 1984. Development of maternal behavior in nulliparous rats (*Rattus norvegicus*): Effects of sex and early maternal experience // J. Comp. Psychol. Vol. 98. P. 91-99.
- Gray G., Dewsbury D., 1973. A quantitative description of copulatory behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Brain Behav. Evol. Vol. 43. P. 351-358.
- Gromov V.S., 2001. Environmental heterogeneity and spatial structure of gerbil colonies (Rodentia, Gerbillinae) // Entomol. Review. V. 81. Suppl. P. 161-166.
- Gromov V.S., 2005. Parental care in captive Brandt vole (*Lasiopodomys brandti*) // Russian J. Theriol. Vol. 4 (2). P. 137-145.
- Gromov V.S., 2011a. Pair-bonding and parental care in cricetid rodents: A comparative study // Acta Theriol. Vol. 56. P. 23-33.
- Gromov V.S., 2011b. Biparental care, tactile stimulation, and evolution of sociality in rodents // J. Evol. Biol. Res. V. 3. P. 33-43.
- Gromov V.S., Krasnov B.R., Shenbrot G.I., 2000. Space use in Wagner's gerbil, *Gerbilus dasyurus* (Wagner, 1842), in the Negev Highlands, Israel // Acta Theriol. Vol. 45. P. 175-182.
- Gromov V.S., Surov A.V., Ryurikov G.B., 2006. Maternal care in captive grey hamster *Cricetulus migratorius* (Rodentia, Cricetidae) // Russ. J. Theriol. Vol. 5 (2). P. 73-77.
- Grota L.J., 1973. Effects of litter size, age of young, and parity on foster mother behavior in *Rattus norvegicus* // Anim. Behav. Vol. 21. P. 78-82.
- Grota L.J., Ader R., 1969. Continuous recording of maternal behavior in *Rattus norvegicus* // Anim. Behav. Vol. 17. P. 722-729.
- Grota L.J., Ader R., 1974. Behavior of lactating rats in a dual-chambered maternity cage // Horm. Behav. Vol. 5. P. 275-282.
- Gruder-Adams S., Getz L.L., 1985. Comparison of the mating system and paternal behaviour in *Microtus ochrogaster* and *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 66. P. 165-167.
- Gubernick D.J., 1990. A maternal chemosignal maintains paternal behaviour in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus* // Anim. Behav. Vol. 39. P. 936-942.

- Gubernick D.J., Alberts J.R., 1983. Maternal licking of young: Resource exchange and proximate controls // *Physiol. Behav.* Vol. 31. P. 593-601.
- Gubernick D.J., Alberts J.R., 1987. The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus* // *J. Comp. Psychol.* Vol. 101. P. 169-177.
- Gubernick D.J., Alberts J.R., 1989. Postpartum maintenance of paternal behaviour in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus* // *Anim. Behav.* Vol. 37. P. 656-664.
- Gubernick D.J., Nelson R.J., 1989. Prolactin and paternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus* // *Horm. Behav.* Vol. 23. P. 203-210.
- Gubernick D.J., Teferi T., 2000. Adaptive significance of male parental care in monogamous mammal // *Proc. Royal Soc. Lond. B. Biol. Sci.* Vol. 267. P. 147-150.
- Gubernick D.J., Wright S. L., Brown R. E., 1993a. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus* // *Anim. Behav.* Vol. 46. P. 539-546.
- Gubernick D.J., Sengelaub D.R., Kurz E.M., 1993. A neuroanatomical correlate of paternal and maternal behavior in the biparental California mouse, *Peromyscus californicus* // *Behav. Neurosci.* Vol. 107. P. 194-201.
- Gubernick D.J., Schneider K.A., Jeanotte L., 1994. Individual differences in the mechanisms underlying the onset and maintenance of paternal behavior and the inhibition of infanticide in the monogamous biparental mouse, *Peromyscus californicus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 34. P. 235-241.
- Gubernick D.J., Winslow J.T., Jensen P., Jeanotte L., Bowen J., 1995. Oxytocin changes in males over the reproductive cycle in the monogamous, biparental California mouse, *Peromyscus californicus* // *Horm. Behav.* Vol. 29. P. 59-73.
- Guerra R.F., de O. Nunes C.R., 2001. Effects of litter size on maternal care, body weight and infant development in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) // *Behav. Processes* Vol. 55. P. 127-142.
- Haim A., Scantlebury M., Koon S., Shanas U., 2002. Light interference during the dark phase of the social vole *Microtus socialis* – do they have an energetical response? // 8th Intern. Conf. Rodens et Spatium, July 22-26, 2002, Louvain-la-Neuve, Belgium. P. 29.
- Hall F.S., 1998. Social deprivation of neonatal, adolescent, and adult rats has distinct neurochemical and behavioral consequences // *Crit. Rev. Neurobiol.* Vol. 12. P. 129-162.
- Hall F.S., Wilkinson T.H., Robbins T.W., 1999. Maternal deprivation of neonatal rats produces enduring changes in dopamine function // *Synapse* Vol. 32. P. 37-43.
- Hammer R.P.J., Mateo A.R., Bridges R.S., 1992. Hormonal regulation of medial preoptic mu-opiate receptor density before and after parturition // *Neuroendocrinology* Vol. 56. P. 38-45.
- Hansen S., Ferreira A., 1986. Food intake, aggression, and fear behavior in the mother rat: Control by neural systems concerned with milk ejection and maternal behavior // *Behav. Neurosci.* Vol. 100. P. 64-70.
- Harlow H., Zimmermann R.R., 1959. Affectional responses in the infant monkeys // *Science* Vol. 130. P. 421-432.
- Harlow H.F., Harlow M.K., Hansen E.W., 1963. The maternal affectional system of rhesus monkeys // *Maternal behavior in mammals*. Ed. Rheingold H.L. New York: Plenum Press. P. 254-281.
- Hartung T.G., Dewsbury D.A., 1979. Paternal behavior of six species of muroid rodents // *Behav. Neural Biol.* Vol. 26. P. 446-478.
- Harvey M.J., Barbour R.W., 1965. Home range of *Microtus ochrogaster* as determined by a modified minimum area method // *J. Mammal.* Vol. 46. P. 398-402.

- Hatfield D.M., 1935. A natural history study of *Microtus californicus* // J. Mammal. Vol. 16. P. 261-271.
- Hatton D.C., Meyer M.E., 1973. Paternal behavior in cactus mice (*Peromyscus eremicus*) // Bull. Psychonom. Soc. Vol. 2. P. 330.
- Hayes L.D., 2000. To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing // Anim. Behav. Vol. 59. P. 677-688.
- Hayes U.L., De Vries G. J., 2007. Role of pregnancy and parturition in induction of maternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Horm. Behav. Vol. 51. P. 265-272.
- Healey M.C., 1967. Aggression and self-regulation of population size in deermice // Ecology. Vol. 48. P. 377-392.
- Hegner R.E., Wingfield J.C., 1987. Effects of experimental manipulation of testosterone levels on parental investment and breeding success in male house sparrows // Auk. Vol. 104. P. 462-469.
- Heise S., Wieland H., Lippke J., 1999. Kin interactions and infanticidal behaviour in the common vole *Microtus arvalis* // Proc. 3rd European Congress of Mammology, Finland, May 29-June 2, 1999. P. 110.
- Hennessy M.B., Harney K.S., Smotherman W.P., Coyle S., Levine S., 1977. Adrenalectomy-induced deficits in maternal retrieval in the rat // Horm. Behav. Vol. 9. P. 222-227.
- Herrenkohl L.R., Roseberg P.A., 1972. Exteroceptive stimulation of maternal behavior in the naïve rat // Physiol. Behav. Vol. 8. P. 595-598.
- Hill J.L., 1977. Space utilization of *Peromyscus*: Social and spatial factors // Anim. Behav. Vol. 25. P. 373-389.
- Hill R.W., 1972. The amount of maternal care in *Peromyscus leucopus* and its thermal significance for the young // J. Mammal. V. 53. P. 774-790.
- Hodgdon H.E., Lancia R.A., 1983. Behavior of the North American beaver, *Castor canadensis* // Acta Zool. Fennica. Vol. 174. P. 99-103.
- Hofer M.A., 1978. Hidden regulatory processes in early social relationships // Perspectives in Ethology. Eds. Bateson P.P.G., Klopfer P.H. New York: Plenum Press. P. 135-166.
- Hofmann J.E., McGuire B., Pizzuto T.M., 1989. Parental care in the sagebrush vole (*Lemmiscus curtatus*) // J. Mammal. V. 70. P. 162-165.
- Holmes W.G., 1984. The ecological basis of monogamy in Alaskan hoary marmots // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds. J.O.Murie & G.R.Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 250-274.
- Honeycutt R.L., Frabotta L.J., Rowe D.L., 2007. Rodent evolution, phylogenetics, and biogeography. In: Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 8-25.
- Hoogland J.L., 1979. Aggression, ectoparasitism, and other possible costs of prairie dogs (Sciuridae, *Cynomys* spp.) coloniality // Behaviour. V. 69. P. 1-35
- Hoogland J.L., 1981. The evolution of coloniality in white-tailed and black-tailed prairie dogs (Sciuridae: *Cynomys leucurus* and *C. ludovicianus*) // Ecology. Vol. 62. P. 252-272.
- Hoogland J.L., 1995. The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal. Chicago: Chicago Univ. Press, P. 1-557.
- Hoogland J.L., Foltz D.W., 1982. Variance in male and female reproductive success in a harem-polygynous mammal, the black-tailed prairie dog (Sciuridae: *Cynomys ludovicianus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 11. P. 155-163.
- Horner E., 1947. Parental care of young mice of the genus *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 28. P. 31-36.

- Horner B.E., 1961. Paternal care and conclusive seizures in the grasshopper mouse // *Am. Zool.* Vol. 1. P. 360.
- Huang D., Hazlett B.A., 1974. Submissive distance in the golden hamster *Mesocricetus auratus* // *Anim. Behav.* Vol. 22. P. 467-472.
- Hume J.H., Wynne-Edwards K.E., 2005. Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamster (*Phodopus campbelli*) // *Horm. Behav.* Vol. 48. P. 303-310.
- Hutchison J.B., Steiner T., 1984. // *Prog. Brain Res.* V. 61. P. 23-51.
- Ihnat R., White N.R., Barfield R.J., 1995. Pup's broadband vocalizations and maternal behavior in the rat // *Behav. Proc.* Vol. 33. P. 257-272.
- Insel T.R., 1986. Postpartum increases in brain oxytocin binding // *Neuroendocrinology* Vol. 44. P. 515-518.
- Insel T.R., 1990a. Regional induction of c-fos-like protein in rat brain after estradiol administration // *Endocrinology* Vol. 126. P. 1849-1853.
- Insel T.R., 1990b. Oxytocin and maternal behaviour // In: *Mammalian Parenting: Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinants.* N.A. Krasnegor, R.S. Bridges, eds. New York: Oxford Univ. Press. P. 260-280.
- Insel T.R., Gingrich B.S., Young L.J., 2001. Oxytocin: who needs it? // *Prog. Brain Res.* Vol. 133. P. 59-66.
- Insel T.R., Hulihan T.J., 1995. A gender-specific mechanism for pair bonding: Oxytocin and partner preference formation in monogamous voles // *Behav. Neurosci.* Vol. 109. P. 782-789.
- Insel T.R., Shapiro L.E., 1992. Oxytocin receptor distribution reflects social organization in monogamous and polygamous voles // *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* Vol. 89. P. 5981-5985.
- Insel T.R., Wang Z.X., Ferris C.F., 1994. Patterns of brain vasopressin receptor distribution associated with social organization in microtine rodents // *J. Neurosci.* Vol. 14. P. 5381-5392.
- Insel T.R., Preston S., Winslow J.T., 1995. Mating in the monogamous male: behavioral consequences // *Physiol. Behav.* Vol. 57. P. 615-627.
- Iverson S.L., Turner B.N., 1972. Winter coexistence of *Clethrionomys gapperi* and *Microtus pennsylvanicus* in a grassland habitat // *Amer. Midland Nat.* Vol. 88. P. 440-445.
- Izquierdo M.A.P., Collado P., Segovia S., Guillamón A., Del Cerro M.C.R., 1992. Maternal behavior induced in male rats by bilateral lesions of the bed nucleus of the accessory olfactory tract // *Physiol. Behav.* Vol. 52. P. 707-712.
- Jacobson C.D., Terkel J., Gorski R.A., Sawyer C.H., 1980. Effects of small medial preoptic area lesions on maternal behavior: Retrieving and nest building in the rat // *Brain Research* Vol. 194. P. 471-478.
- Jakubowski M., Terkel J., 1982. Infanticide and caretaking in non-lactating *Mus musculus*: Influence of genotype, family group and sex // *Anim. Behav.* Vol. 30. P. 1029-1035.
- Jakubowski M., Terkel J., 1985. Incidence of pup killing and parental behavior in virgin female and male rats (*Rattus norvegicus*): Differences between Wistar and Sprague-Dawley stocks // *J. Comp. Psychol.* Vol. 99. P. 93-97.
- Jakubowski M., Terkel J., 1986. Establishment and maintenance of maternal responsiveness in postpartum Wistar rats // // *Anim. Behav.* Vol. 34. P. 256-262.
- Jannett F.J., Jr. 1978. The density-dependent formation of extended maternal families of the montane vole, *Microtus montanus nanus* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 3. P. 245-263.
- Jannett F.J., Jr. 1980. Social dynamics of the montane vole, *Microtus montanus*, as a paradigm // *The Biologist.* Vol. 62. P. 3-19.

- Jannett F.J., Jr. 1981. Sex ratios in high density populations of the montane vole, *Microtus montanus*, and the behavior of territorial males // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 8. P. 297-307.
- Jannett F.J., Jr. 1982. Nesting patterns of adult voles, *Microtus montanus*, in field populations // J. Mammal. Vol. 63. P. 495-498.
- Jarvis J.U.M., 1981. Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies // Science. Vol. 212. P. 571-573.
- Jarvis J.U.M., O'Riain M.J, Bennett N.C., Sherman P.W., 1994. Mammalian eusociality: a family affair // Trends Ecol. Evol. Vol. 9. P. 47-51.
- Jenness R., 1974. The composition of milk. In: Lactation. B.L. Larson, V.R. Smith (eds). New York: Acad. Press. Vol. 3. P. 3-107.
- Johns D.W., Armitage K.B., 1979. Behavioural ecology of Alpine yellow-bellied marmots // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 5. P. 133-157.
- Johnson D.E., Miller L.C., Iverson S., Thomas W., Francino B., Dole K., Kierman M.T., Georgieff M.K., Hostetter M., 1992. The health of children adopted from Romania // J. Am. Med. Assoc. Vol. 268. P. 3446-3451.
- Jones J.S., Wynne-Edwards K.E., 2000. Paternal hamsters mechanically assist the delivery, consume amniotic fluid and placenta, remove fetal membranes, and provide parental care during the birth process // Horm. Behav. Vol. 37. P. 116-125.
- Jones J.S., Wynne-Edwards K.E., 2001. Paternal behaviour in biparental hamsters does not require contact with the pregnant female // Anim. Behav. Vol. 62. P. 453-464.
- Jonsson P., Agrell J., Koskela E., Mappes T., 2002a. Effects of litter size on pup defence and weaning success of neighboring bank vole females // Can. J. Zool. Vol. 80. P. 1-5.
- Jonsson P., Hartikainen T., Koskela E., Mappes T., 2002b. Determinants of reproductive success in voles: Space use in relation to food and litter size manipulation // Evol. Ecol. Vol. 16. P. 455-467.
- Kalinichev M., Rosenblatt J.S., Morrell J.I., 2000. The medial preoptic area, necessary for adult maternal behaviour in rats, is only partially established as a component of the neural circuit that supports maternal behaviour in juvenile rats // Behav. Neurosci. Vol. 114. P. 196-210.
- Karlsson A.F., 1986. Social structure in a population of the bank vole // Acta Universitatis Upsalensis. N. 61. P. 1-21.
- Karlsson A.F., Ås S., 1987. The use of winter home ranges in a low density *Clethrionomys glareolus* population // Oikos. Vol. 50. P. 213-217.
- Kawalika M., Burda H., 2007. Giant mole-rats, *Fukomys mechowii*, 13 years on the stage // Subterranean Rodents. News from Underground. Eds Begal S., Burda H., Schleich C.E., Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. P. 205-220.
- Kawata M., 1985. Mating system and reproductive success in a spring population of the red-backed vole, *Clethrionomys rufocanus bedfordiae* // Oikos. Vol. 45. P. 181-190.
- Kawata M., 1988. Mating success, spatial organization, and male characteristics in experimental field populations of the red-backed vole *C. rufocanus bedfordiae* // J. Anim. Ecol. Vol. 57. P. 217-235.
- Kelley D.B., 1988. Sexually dimorphic behaviors // Ann. Rev. Neurosci. Vol. 11. P. 225-251.
- Kendrick K.M., 2000. Oxytocin, motherhood and bonding // Exp. Physiol. Vol. 85. P. 111s-124s.
- Kenyon P., Cronin P., Keeble S., 1981. Disruption of maternal retrieving by perioral anesthesia // Physiol. Behav. Vol. 27. P. 313-321.
- Ketterson E.D., Nolan V., Jr., 1992. Hormones and life histories: An integrative approach // Am. Nat. Vol. 140 (Suppl.). P. S33-S62.

- Kinsley C.H., 1994. Developmental psychobiological influences on rodent parental behavior // *Neurosci. Biobehav. Reviews* Vol. 18. P. 269-280.
- Kinsley C.H., Bridges R. S., 1988. Prolactin modulation of the maternal-like behavior displayed by juvenile rats // *Horm. Behav.* Vol. 22. P. 49-65.
- Kirkpatrick B., Kim J.W., Insel T.R., 1994a. Limbic system fos expression associated with paternal behavior // *Brain Res.* Vol. 658. P. 112-118.
- Kirkpatrick B., Carter C., Newman S., Insel T.R., 1994b. Axon sparing lesions of the medial nucleus of the amygdala decrease affiliative behaviors in the prairie vole (*Microtus ochrogaster*): behavioral and anatomic specificity // *Behav. Neurosci.* Vol. 108. P. 501-513.
- Klaus M.H., Kennell J.H., Plumb N., Zuehlke S., 1970. Human maternal behavior at first contact with her young // *Pediatrics* Vol. 46. P. 187-192.
- Klaus M.H., Kennell J.H., 1982. Labor, birth, and bonding // *Parent-infant bonding*. Klaus M.H., Kennell J.H. (eds). P. 22-98.
- Kleiman D.G., 1970. Reproduction in the female green acouchi, *Myoprocta pratti* Pocock // *J. Reprod. Fertil.* Vol. 23. P. 55-65.
- Kleiman D.G., 1972. Maternal behaviour of the green acouchi (*Myoprocta pratti* Pocock), a South American caviomorph rodent // *Behaviour* Vol. 18. P. 48-84.
- Kleiman D.G., 1977. Monogamy in mammals // *Quart. Rev. Biol.* V. 52. P. 39-69.
- Kleiman D.G., Malcolm J.R., 1981. The evolution of male parental investment in mammals // *Parental Care in Mammals*. Ed. by D.Gubernick & P.Klopfer. New York: Plenum Press. P. 347-387.
- Kokko H.R., Johnstone R.A., 1999. Social queuing in animal societies: A dynamic model of reproductive skew // *Proc. Royal Soc. Lond. Ser. B.* Vol. 266. P. 571-578.
- Koller G., 1955. Hormonale und psychische Steuerung beim Nestbau weiblicher Mäuse // *Zool. Anz. (Suppl.)*. Bd. 19. S. 125-132.
- Kolonie J.M., Stern J.M., Barfield R.J., 1994. Maternal aggression in rats: Effects of visual and auditory deprivation of the mother and dyadic pattern of ultrasonic vocalizations // *Behav. Neural. Biol.* Vol. 62. P. 41-49.
- König B., Markl H., 1987. Maternal care in house mice. 1. The weaning strategy as a means for parental manipulation of offspring quality // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 20. P. 1-9.
- Koskela E., Mappes T., Ylonen H., 1997. Territorial behaviour and reproductive success of bank vole *Clethrionomys glareolus* females // *J. Anim. Ecol.* Vol. 66. P. 341-349.
- Krebs C.J., 1964. The lemming cycle at Baker Lake, Northwest Territories, during 1959-62 // *Arct. Inst. N. Am. Tech. Pap.* No. 15. P. 7-104.
- Krebs C.J., 1970. *Microtus* population biology: Behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus* // *Ecology*. Vol. 51. P. 34-52.
- Krebs J.R., Davies N.B., 1993. An introduction to behavioural ecology. Cambridge: Blackwell Sci. Publ. P. 1-420.
- Kremarik P., Freund-Mercier M.J., Stoeckel M.E., 1995. Oxytocin and vasopressin binding sites in the hypothalamus of the rat: histoautoradiographic detection // *Brain Res. Bull.* Vol. 36. P. 195-203.
- Krylov D.G., 1975. Tendency to grouping in spatial distribution of small mammals in a forest habitat // *Ekol. Pol.* Vol. 23. P. 335-345.
- Kuhn C.M., Schanberg S.M., 1998. Responses to maternal separation: Mechanisms and mediators // *Int. J. Dev. Neurosci.* Vol. 16. P. 261-270.

- Lacey E.A., Sherman P.W., 2007. The ecology of sociality in rodents. In: Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 243-254.
- Landgraf R., Neumann I., Pittman Q.J., 1991. Septal and hippocampal release of vasopressin and oxytocin during late pregnancy and parturition in the rat // *Neuroendocrinology* Vol. 54. P. 378-383.
- Langsdale A., Young V., 1999. Social organisation and territoriality in the Orkney vole (*Microtus arvalis orcadensis*) // Proc. 3rd European Congress of Mammology, Finland, May 29-June 2, 1999. P. 171.
- Lambin X., Yoccoz N.G., 2001. Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments // *J. Anim. Ecol.* Vol. 70. P. 191-200.
- Le Boulenger E., 1972. Etat de nos connaissances sur l'écologie du rat musqué *Ondatra zibethica* L. // *Terre et Vie*. Vol. 1. P. 3-37.
- Lee P.C., 1994. Social structure and evolution. In: Behaviour and Evolution. Ed. by Slater P.J.B., Halliday T.R. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 266-303.
- Lee A.W., Brown R.E., 2002. Medial preoptic lesions disrupt parental behavior in both male and female California mice (*Peromyscus californicus*) // *Behav. Neurosci.* Vol. 116. P. 968-975.
- Lee A., Clancy S., Fleming A.S., 2000. Mother rats barpress for pups: Effects of lesions of the MPOA and limbic sites on maternal behavior and operant responding for pup reinforcement // *Behav. Brain Research* Vol. 108. P. 215-231.
- Lee C., Howarth D.J., 1969. Management of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) // *Lab. Anim. Care*. Vol. 19. P. 88-91.
- Leonard S.T., Ferkin M.H., 1999. Prolactin and testosterone mediate seasonal differences in male preference for the odors of females and attractiveness of male odors to females // *Advances in chemical signals in vertebrates*. Johnston R.E., Müller-Schwarze D., Sorensen P.W., eds. New York: Plenum Press. P. 437-443.
- Lepré J.J., Wysocki C.J., Vandenberg J.G., 1985. Mouse vomeronasal organ: Effects on chemosignal production and maternal behavior // *Physiol. Behav.* Vol. 35. P. 809-814.
- LeRoy L. M., Krehbiel D. A., 1978. Variations in maternal behavior in the rat as a function of sex and gonadal state // *Horm. Behav.* Vol. 11. P. 232-247
- Lerwill C.J., Makings P., 1971. The agonistic behaviour of the golden hamster *Mesocricetus auratus* (Waterhouse) // *Anim. Behav.* Vol. 19. P. 714-721.
- Lévy F., Keller A., Poindron P., 2004. Olfactory regulation of maternal behavior in mammals // *Horm. Behav.* Vol. 46. P. 284-302.
- Li L-L., Keverne E.B., Aparicio S.A., Ishino F., Barton S.C., Surani M.A., 1999. Regulation of maternal behavior and offspring growth by paternally expressed *Pege3* // *Science*. Vol. 284. P. 330-333.
- Libhaber N., Eilam D., 2004. Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size // *J. Mammal.* Vol. 85. P. 748-755.
- Liederman P.H., 1981. Human mother-infant social bonding: Is there a sensitive phase? // Behavioral Development: The Bielefeld Interdisciplinary Project. Immelmann K., Barlow G.W., Petrinovich L., Main M. (eds). New York: Cambridge Univ. Press. P. 454-468.
- Lidicker W.Z., Jr., 1973. Regulation of numbers in an island population of the California vole, a problem in community dynamics // *Ecol. Monog.* Vol. 43. P. 271-302.
- Lidicker W.L., 1976. Social behaviour and density regulation in house mice living in large enclosures // *J. Anim. Ecol.* Vol. 5. P. 677-697.

- Lidicker W.Z., Jr., 1979. Analysis of two freely-growing enclosed populations of the California vole // *J. Mammal.* Vol. 60. P. 447-466.
- Lidicker W.Z., Jr., 1980. The social biology of the California vole // *The Biologist.* Vol. 62. P. 46-55.
- Lim M.M., Murphy A.Z., Young L.J., 2004. Ventral striatopallidal oxytocin and vasopressin V1a receptors in the monogamous prairie vole (*Microtus ochrogaster*) // *J. Comp. Neurol.* Vol. 468. P. 555-570.
- Lisk R.D., 1971. Oestrogen and progesterone synergism and elicitation of maternal nest-building in the mouse // *Anim. Behav.* Vol. 17. P. 730-738.
- Liu D., Diorio J., Tannenbaum B., Caldji C., Francis D., Freedman A., Shanna S., 1997. Maternal care, hippocampal glucocorticoid receptors, and hypothalamic-pituitary-adrenal responses to stress // *Science.* Vol. 277. P. 1659-1662.
- Lloyd I.A., 1975. Social structure and reproduction in two freely-growing populations of house mice (*Mus musculus*) // *Anim. Behav.* Vol. 23. P. 413-424.
- Lonstein J.S., De Vries G.J., 1999. Sex differences in the parental behavior of adult virgin prairie voles: independence from gonadal hormones and vasopressin // *J. Neuroendocrinol.* Vol. 11. P. 441-449.
- Lonstein J.S., De Vries G.J., 2000a. Influence of gonadal hormones on the development of parental behaviour in adult virgin prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Behav. Brain Res.* Vol. 114. P. 79-87.
- Lonstein J.S., De Vries G.J., 2000b. Sex differences in the parental behaviour of rodents // *Neurisci. Biobehav. Reviews.* Vol. 24. P. 669-686.
- Lonstein J.S., De Vries G.J., 2001. Social influences on parental and nonparental responses toward pups in virgin female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *J. Comp. Psychol.* Vol. 115. P. 53-61.
- Lonstein J.S., Stern, J.M., 1997a. Somatosensory contributions to c-fos activation within the caudal periaqueductal gray of lactating rats: Effects of perioral, rooting, and suckling stimuli from pups // *Horm. Behav.* Vol. 32. P. 155-156.
- Lonstein J.S., Stern, J.M., 1997b. Role of the midbrain periaqueductal gray in maternal nurturance and aggression: C-fos and electrolytic lesion studies in lactating rats // *Neurosci.* Vol. 17. P. 3364-3378.
- Lonstein J.S., Simmons D.A., Stern J.M., 1998. Functions of the caudal periaqueductal gray in lactating rats: Kipphosis, lordosis, maternal aggression, and fearfulness // *Behav. Neurosci.* Vol. 112. P. 1502-1518.
- Lonstein J.S., Wagner C.K., De Vries G.J., 1999. Comparison of the "nursing" and other parental behaviors of nulliparous and lactating female rats // *Horm. Behav.* Vol. 36. P. 242-251.
- Lonstein J.S., Rood B.D., De Vries G.J., 2002. Parental responsiveness is feminized after neonatal castration in virgin male prairie voles, but is not masculinized by perinatal testosterone in virgin females // *Horm. Behav.* Vol. 41. P. 80-87.
- Lonstein J.S., Dominguez J.M., Putnam S.K., De Vries G.J., Hull E.M., 2003. Intracellular preoptic and striatal monoamines in pregnant and lactating rats: Possible role in maternal behavior // *Brain Research* Vol. 970. P. 149-158.
- Lorenz K., 1966. *On Aggression.* New York: A Bantam Book. 436 pp.
- Lott D.F., 1991. *Intraspecific variation in the social systems of wild vertebrates.* Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 1-138.
- Lovegrove B.G., Wissell, 1988. Sociality in mole-rats: Metabolic scaling and the role of risk sensitivity // *Oecologia.* Vol. 74. P. 600-606.
- Lyons J.P., 1993. Caregiving in virgin mice (*Mus musculus*): Effects of biparental care and exposure to a second litter during preweaning development // *J. Comp. Psychol.* Vol.

107. P. 187-192.

- MacArthur R.A., 1978. Winter movements and home range of the muskrat // Can. Field Nat. Vol. 92. P. 345-349.
- MacArthur R.A., Aleksiak M., 1979. Seasonal microenvironment of the muskrat (*Ondatra zibethicus*) in a northern marsh // J. Mammal. Vol. 60. P. 146-154.
- Macdonald D.W., 1981. Dwindling resources and the social behaviour of Capybaras, (*Hydrochoerus hydrochaeris*) (Mammalia) // J. Zool., Lond. Vol. 194. P. 371-391.
- Mackin-Rogalska R., 1979. Elements of spatial organization of a common vole population // Acta Theriol. Vol. 24. P. 171-199.
- MacNamara M., 1980. Notes on the behavior and captive maintenance of maras, *Dolichotis patagonum*, at the Bronx Zoo // Zool. Garten N.F., Jena. Vol. 50. P. 422-426.
- Madison D.M., 1979. Impact of spacing behavior and predation on population growth in meadow voles // Proc. 3rd Eastern Pine and Meadow Vole Symposium (Byers R.E., ed.). New Paltz, New York. P. 20-29.
- Madison D.M., 1980a. An integrated view of the social biology of *Microtus pennsylvanicus* // The Biologist. Vol. 62. P. 20-33.
- Madison D.M., 1980b. Space use and social structure in meadow volee, *Microtus pennsylvanicus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 7. P. 65-71.
- Madison D.M., 1984. Group nesting and its ecological and evolutionary significance in overwintering microtine rodents // Winter Ecology of Small Mammals (Ed. by J.F. Merritt), Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History. P. 267-274.
- Madison D.M., FitzGerald R.W., McShea W.J., 1984. Dynamics of social nesting in overwintering meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*): possible consequences for population cycling // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 15. P. 9-17.
- Malcolm J.R., Brooks R.J., 1985. Influence of photoperiod and photoperiod reversal on growth, mortality, and indicators of age of *Dicrostonyx groenlandicus* // Can. J. Zool. Vol. 63. P. 1497-1509.
- Mallory F.F., Brooks R.J., 1978. Infanticide and other reproductive strategies in the collared lemming, *Dicrostonyx groenlandicus* // Nature Vol. 273. P. 144-146.
- Mallory F.F., Brooks R.J., 1980. Infanticide and pregnancy failure: Reproductive strategies in the female collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) // Biol. Reprod. Vol. 22. P. 192-196.
- Mammal species of the world, 2005. 3rd Edition, Vol. 2. D.E. Wilson, P. Reeder (eds). Baltimore: The J. Hopkins Univ. Press.
- Mann P.E., Pasternak G.W., Bridges R.S., 1990. Mu₁ opioid receptor involvement in maternal behavior // Physiol. Behav. Vol. 47. P. 133-138.
- Mann P.E., Kinsley C.H., Bridges R.S., 1991. Opioid receptor subtype involvement in maternal behavior in lactating rats // Neuroendocrinology. Vol. 53. P. 487-492.
- Mappes T., Koskela E., Ylönen H., 1995. Reproductive costs and litter size in the bank vole // Proc. R. Soc. Lond. B. Vol. 261. P. 19-24.
- Margulis S.W., 1998. Relationships among parental inbreeding, parental behaviour and offspring viability in oldfield mice // Anim. Behav. Vol. 55. P. 427-438.
- Marinelli L., Messier F., 1993. Space use and the social system of muskrat (*Ondatra zibethicus*) // Can. J. Zool. Vol. 71. P. 869-875.
- Marinelli L., Messier F., 1995. Parental care strategies among muskrats in a female-biased population // Can. J. Zool. Vol. 73. P. 1503-1510.
- Mastorakos G., Ilias I., 2003. Maternal and fetal hypothalamic-pituitary-adrenal axes during pregnancy and postpartum // Ann. N.-Y. Acad. Sci. Vol. 997. P. 136-149.
- Mayer W.V., 1953. A preliminary study of the barrow ground squirrel, *Citellus parryii barrowensis* // J. Mammal. Vol. 34. P. 334-345.

- Mayer A.D., Rosenblatt J.S., 1984. Parturition changes in maternal responsiveness and nest defence in *Rattus norvegicus* // J. Comp. Psychol. Vol. 98. P. 177–188.
- Mayer A.D., Rosenblatt J.S., 1987. Hormonal factors influence the onset of maternal aggression in laboratory rats // Horm. Behav. Vol. 21. P. 253–267.
- Mayer A.D., Rosenblatt J.S., 1993. Peripheral olfactory deafferentation of the primary olfactory system in rats using ZnSO₄ nasal spray with special reference to maternal behavior // Physiol. Behav. Vol. 53. P. 587–592.
- Mayer A.D., Freeman N.C., Rosenblatt J.S., 1979. Ontogeny of maternal behavior in the laboratory rat: Factors underlying changes in responsiveness from 30 to 90 days // Dev. Psychobiol. Vol. 12. P. 425–439.
- Mayer A.D., Reisbick S., Siegel H.L., Rosenblatt J., 1987. Maternal aggression in rats: Changes over pregnancy and lactation in a sprague-dawley strain // Aggress. Behav. Vol. 13. P. 29–43.
- Mayer A.D., Monroy M.F., Rosenblatt J.S., 1990a. Prolonged estrogen-progesterone treatment of nonpregnant ovariectomized rats: factors stimulating home-cage and maternal aggression and short-latency maternal behavior // Horm. Behav. Vol. 24. P. 342–364.
- Mayer A.D., Ahdieh H.B., Rosenblatt J.S., 1990b. Effects of prolonged estrogen-progesterone treatment and hypophysectomy on the stimulation of short-latency maternal behavior and aggression in female rats // Physiol. Behav. Vol. 24. P. 152–173.
- Maynard-Smith J., 1977. Parental investment: A prospective analysis // Anim. Behav. Vol. 25. P. 1–9.
- Mazurkiewicz M., 1971. Shape, size and distribution of home ranges of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. Vol. 16. P. 23–60.
- McCabe T.T., Blanchard B.D., 1950. Three Species of *Peromyscus*. Santa Barbara, CA: Rood Associates. P. 1–184.
- McCarthy M.M., 1990a. Oxytocin inhibits infanticide in female house mice (*Mus domesticus*) // Horm. Behav. Vol. 24. P. 365–375.
- McCarthy M.M., 1990b. Short-term early exposure to pups alters infanticide in adulthood in male but not in female wild house mice (*Mus domesticus*) // J. Comp. Psychol. Vol. 104. P. 195–197.
- McCarty R., Southwick C.H., 1977. Patterns of parental care in two cricetid rodents, *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus* // Anim. Behav. Vol. 25. P. 945–948.
- McCarty R., vom Saal F.S., 1985. The influence of reproductive state on infanticide by wild female house mice (*Mus musculus*) // Physiol. Behav. Vol. 35. P. 843–849.
- McCarthy M.M., Curran G.H., Siegel H.I., 1994. Evidence for the involvement of prolactin in the maternal behavior of the hamster // Physiol. Behav. Vol. 55. P. 181–184.
- McCullough J., Quadagno J.M., Goldman B.D., 1974. Neonatal gonadal hormones: effect on maternal and sexual behavior in the male rat // Physiol. Behav. Vol. 12. P. 183–188.
- McGuire B., 1988. Effects of cross-fostering on parental behaviour of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // J. Mammal. Vol. 69. P. 332–341.
- McGuire B., 1997. Influence of father and pregnancy on maternal care in red-backed voles // J. Mammal. Vol. 78. P. 839–849.
- McGuire B., Henyey E., Mccue E., Bemis W.E., 2003. Parental behavior at parturition in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // J. Mammal. Vol. 84. P. 513–523.
- McGuire B., Novak M., 1984. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Mictotus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*) // Anim. Behav. Vol. 32. P. 1132–1141.
- McGuire B., Novak M., 1986. Parental care and its relation to social organization in the montane vole // J. Mammal. V. 67. P. 305–311.

- McGuire B., Novak M., 1997. Parental care and its relationships to social organization in the montane vole (*Microtus montanus*) // J. Mammal. Vol. 67. P. 305-311.
- McGuire B., Getz L.L., Oli M.K., 2002. Fitness consequences of sociality in prairie voles, *Microtus ochrogaster*: influence of group size and composition // Anim. Behav. Vol. 64. P. 645-654.
- McLean I.G., 1983. Paternal behaviour and killing of young in Arctic ground squirrels // Anim. Behav. Vol. 31. P. 32-44.
- McLeod J.A., Bondar G.F., 1952. Studies on the biology of the muskrat in Manitoba. Part I. Oestrus cycle and breeding season // Can. J. Zool. Vol. 30. P. 243-253.
- Mennella J.A., Moltz H., 1988. Infanticide in rats: Male strategy and female counter-strategy // Physiol. Behav. Vol. 42. P. 19-28.
- Metzgar L.H., 1971. Behavioral population regulation in the woodmouse, *Peromyscus leucopus* // Amer. Midland Nat. Vol. 86. P. 434-448.
- Metzgar L.H., 1973a. A comparison of trap- and track-revealed home ranges in *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 54. P. 513-515.
- Metzgar L.H., 1973b. Exploratory and feeding home ranges in *Peromyscus* // J. Mammal. Vol. 54. P. 760-763.
- Michener G.R., 1971. Maternal behaviour in Richardson's ground squirrel, *Spermophilus richardsonii richardsonii*: Retrieval of young by lactating females // Anim. Behav. Vol. 19. P. 653-656.
- Michener G.R., 1973. Field observations on the social relationships between adult female and juvenile Richardson's ground squirrels // Can. J. Zool. Vol. 51. P. 33-38.
- Michener G.R., 1979. Spatial relationships and social organization of adult Richardson's ground squirrels // Can. J. Zool. Vol. 57. P. 125-139.
- Michener G.R., 1984. Age, sex, and species differences in the annual cycles of ground-dwelling sciurids: Implications for sociality // The Biology of Ground-Dwelling Squirrels. Eds J.O. Murie & G.R. Michener, Lincoln and London: Univ. Nebraska Press. P. 81-107.
- Mihok S., 1976. Behaviour of subarctic red-backed voles (*Clethrionomys gapperi athabascaae*) // Can. J. Zool. Vol. 54. P. 1932-1945.
- Mihok S., 1979. Behavioral structure and demography of subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus* // Can. J. Zool. Vol. 57. P. 1520-1535.
- Miller D.H., Getz L.L., 1969. Life-history notes on *Microtus pinetorum* in Central Connecticut // J. Mammal. Vol. 50. P. 777-784.
- Mineau P.M., Madison D., 1977. Radio-tracking of *Peromyscus leucopus* // Can. J. Zool. Vol. 55. P. 465-468.
- Mitchell O.G., 1959. The reproductive cycle of the male Arctic ground squirrel // J. Mammal. Vol. 40. P. 45-53.
- Moltz H., Levin R., Leon M., 1969. Differential effects of progesterone on the maternal behavior of primiparous and multiparous rats // J. Comp. Physiol. Psychol. Vol. 67. P. 36-40.
- Moltz H., Lubin M., Leon M., Numan M., 1970. Hormonal induction of maternal behavior in ovariectomized nulliparous rats // Physiol. Behav. Vol. 5. P. 1373-1377.
- Montgomery W.I., 1978. Intra- and interspecific interactions of *Apodemus sylvaticus* (L.) and *A. flavicollis* (Melchoir) under laboratory conditions // Anim. Behav. Vol. 26. P. 1247-1254.
- Montgomery W.I., 1979. Trap-revealed home range in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* // J. Zool., Lond. Vol. 189. P. 535-540.
- Montgomery W.I., 1980. Spatial organization in sympatric populations of *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae) // J. Zool., Lond. Vol. 192. P. 379-401.

- Moore C., 1984. Maternal contributions to the development of masculine sexual behavior in laboratory rats // *Dev. Psychobiol.* Vol. 17. P. 347–356.
- Moretto D.L., Paclik L., Fleming A.S., 1986. The effects of early rearing environments on maternal behavior in adult female rats // *Dev. Psychobiol.* Vol. 19. P. 581–591.
- Morgan J.I., Curran T., 1991. Stimulus-transcription coupling in the nervous system: Involvement of the inducible photo-oncogenes fos and jun // *Annu. Rev. Neurosci.* Vol. 14. P. 421–451.
- Morgan H.D., Watchus J.A., Milgram N.W., Fleming A.S., 1999. The long-lasting effects of electrical stimulation of the medial preoptic area and medial amygdala on maternal behavior in female rats // *Behav. Brain Research* Vol. 99. P. 61–73.
- Morris D.W., 1998. State-dependent optimization of litter size // *Oikos* Vol. 83. P. 518–528.
- Negus N.C., Berger P.J., 1998. Reproductive strategies of *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus sibiricus* in high-arctic tundra // *Can. J. Zool.* Vol. 76. P. 391–400.
- Neumann I.D., 2001. Alterations in behavioral and neuroendocrine stress coping strategies in pregnant, parturient and lactating rats // *Prog. Brain Res.* Vol. 133. P. 143–152.
- Neumann I., Ludwig M., Engelmann M., Pittmann Q.J., Landgraf R., 1993a. Simultaneous microdialysis in blood and brain: Oxytocin and vasopressin release in response to central and peripheral osmotic stimulation and suckling in the rat // *Neuroendocrinology* Vol. 58. P. 637–645.
- Neumann I., Russell J.A., Landgraf R., 1993b. Oxytocin and vasopressin release within the supraoptic and paraventricular nuclei of pregnant, parturient and lactating rats: A microdialysis study // *Neuroscience* Vol. 53. P. 65–75.
- Neumann I., Koehler E., Landgraf R., Summy-Long J., 1994. An oxytocin receptor antagonist infused into the supraoptic nucleus attenuates intranuclear and peripheral release of oxytocin during suckling in conscious rats // *Endocrinology* Vol. 134. P. 141–148.
- Neumann I.D., Wigger A., Torner L., Holsboer F., Landgraf R., 2000. Brain oxytocin inhibits basal and stress-induced activity of the hypothalamo-pituitary-adrenal axis in male and female rats: Partial action within the paraventricular nucleus // *J. Neuroendocrinol.* Vol. 12. P. 235–243.
- Nevo E., 2007. Evolution of pacifism and sociality in blind mole rats. In: *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective* (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 291–302.
- Nicholson A.J., 1941. The homes and social habits of the wood-mouse (*Peromyscus leucopus noveboracensis*) in Southern Michigan // *Amer. Midland Nat.* Vol. 25. P. 196–223.
- Noirot E., 1972. The onset of maternal behavior in rats, hamsters, and mice: A selective review // *Advances in the study of behavior.* Vol. 4. Hind R.A., S. Daniel (eds). New York-London: Academic Press. P. 107–146.
- Noirot E., 1974. Nest building by the virgin female mouse exposed to ultrasounds from inaccessible pups // *Anim. Behav.* Vol. 22. P. 410–420.
- Noirot E., Richards M.P.M., 1966. Maternal behaviour in virgin female golden hamsters: Changes consequent upon initial contacts with pups // *Anim. Behav.* Vol. 14. P. 7–10.
- Novakov M., Fleming A.S., 2005. The effects of early rearing environment on the hormonal induction of maternal behavior in virgin rats // *Horm. Behav.* Vol. 48. P. 528–536.
- Numan M., 1974. Medial preoptic area and maternal behavior in the female rat // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 87. P. 746–759.
- Numan M., 1988. Neural basis of maternal behavior in the rat // *Psychoneuroendocrinol.* Vol. 13. P. 47–62.
- Numan M., 1994. Maternal Behavior // *The Physiology of Reproduction.* Vol. 2. 2nd edition. Eds Knobil E., J.D. Neill. New York: Raven Press. P. 221–302.

- Numan M.*, 2007. Motivational system and the neural circuitry of maternal behavior in the rat // *Dev. Psychobiol.* Vol. 49. P. 12–21.
- Numan M., Callahan E.C.*, 1980. The connections of the medial preoptic region and maternal behavior in the rat // *Physiol. Behav.* Vol. 25. P. 653–665.
- Numan M., Insel T.*, 2003. *The Neurobiology of Parental Behavior.* New York: Springer. 418 pp.
- Numan M., Numan M.J.*, 1991. Preoptic-brainstem connections and maternal behavior in rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 105. P. 1013–1029.
- Numan M., Numan M.J.*, 1994. Expression of Fos-like immunoreactivity in the preoptic area of maternally behaving virgin and postpartum rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 108. P. 379–394.
- Numan M., Numan M.J.*, 1995. Importance of pup related sensory inputs and maternal performance for the expression of Fos-like immunoreactivity in the preoptic area and ventral bed nucleus of the stria terminalis of postpartum rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 109. P. 135–149.
- Numan M., Numan M.J.*, 1996. A lesion and neuroanatomical tract-tracing analysis of the role of the bed nucleus of the stria terminalis in retrieval behavior and other aspects of maternal responsiveness in rats // *Dev. Psychobiol.* Vol. 29. P. 23–51.
- Numan M., Numan M.J.*, 1997. Projection sites of medial preoptic area and ventral bed nucleus of the stria terminalis neurons that express Fos during maternal behavior in female rats // *J. Neuroendocrinol.* Vol. 9. P. 369–384.
- Numan M., Smith H.G.*, 1984. Maternal behavior in rats: Evidence for the involvement of preoptic projections to the ventral tegmental area // *Behav. Neurosci.* Vol. 98. P. 712–727.
- Numan M., Stolzenberg D.S.*, 2009. Medial preoptic area interactions with dopamine neural systems in the control of the onset and maintenance of maternal behavior in rats // *Frontiers in Neuroendocrinol.* Vol. 30. P. 46–64.
- Numan M., Rosenblatt J.S., Komisaruk B.R.*, 1977. Medial preoptic area and onset of maternal behavior in the rat // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 91. P. 146–164.
- Numan M., McSparren J., Numan M.J.*, 1990. Dorsolateral connection of the medial preoptic area and maternal behavior in rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 104. P. 964–979.
- Numan M., Roach J.K., del Cerro M.C.*, 1999. Expression of intracellular progesterone receptors in rat brain during different reproductive states, and involvement in maternal behavior // *Brain Res.* Vol. 830. P. 358–371.
- Numan M., Numan M.J., Pliakou N., Stolzenberg D.S., Mullins O.J., Murphy J.M., Smith C.D.*, 2005a. The effects of D1 or D2 dopamine receptor antagonism in the medial preoptic area, ventral pallidum, or nucleus accumbens on the maternal retrieval response and other aspects of maternal behavior in rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 119. P. 1588–1604.
- Numan M., Numan M.J., Schwarz J.M., Neuner C.M., Flood T.F., Smith C.D.*, 2005b. Medial preoptic area interactions with the nucleus accumbens–ventral pallidum circuit and maternal behavior in rats // *Behav. Brain Res.* Vol. 158. P. 53–68.
- Numan M., Fleming A.S., Levy F.*, 2006. *Maternal Behavior* // *Knobil and Neill's Physiology of Reproduction (Third Edition)*, 2006, P. 1921–1993.
- Nunes S.*, 2007. Dispersal and philopatry. In: *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective* (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 150–162.
- Ojasti J., Sosa Burgos L.M.*, 1985. Density regulation in populations of capybara // *Acta Zool. Fennica.* Vol. 173. P. 81–83.

- Olazábal D.E., Abercrombie E., Rosenblatt J.S., Morrell J.I., 2004. The content of dopamine, serotonin, and their metabolites in the neural circuit that mediates maternal behavior in juvenile and adult rats // *Brain Res. Bull.* Vol. 63. P. 259-268.
- Oliveras D., Novak M., 1986. A comparison of paternal behavior in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*, the pine vole, *Microtus pinetorum*, and prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Anim. Behav.* Vol. 34. P. 519-526.
- Orpen B.G., Fleming A.S., 1987. Experience with pups sustains maternal responding in postpartum rats // *Physiol. Behav.* Vol. 40. P. 47-54.
- Orpen B.G., Furman N., Wong P.Y., Fleming A.S., 1987. Hormonal influences on the duration of postpartum maternal responsiveness in the rat // *Physiol. Behav.* Vol. 40. P. 307-315.
- Ostermeyer M.C., Elwood R.W., 1984. Helpers (?) at the nest in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus* // *Behaviour.* Vol. 91. P. 61-77.
- Ostfeld R.S., 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents // *Amer. Nat.* Vol. 126. P. 1-15.
- Ostfeld R.S., 1986. Territoriality and mating system of California voles // *J. Anim. Ecol.* Vol. 55. P. 691-706.
- Ostfeld R.S., Pugh S.R., Seamon J.O., Tamarin R.H., 1988. Space use and reproductive success in a population of meadow voles // *J. Anim. Ecol.* Vol. 57. P. 385-394.
- Owaga S., Eng V., Taylor J., Lubahn D.B., Korach K.S., Pfaff D.V., 1998. Roles of estrogen receptor-alpha gene expression in reproduction-related behaviors in female mice // *Endocrinology.* Vol. 139. P. 1070-1082.
- Oxley G., Fleming A.S., 2000. The effects of medial preoptic area and amygdala lesions on maternal behavior in the juvenile rats // *Dev. Psychobiol.* Vol. 37. P. 253-265.
- Palanza P., Parmigiani S., 1994. Functional analysis of maternal aggression in the house mouse (*Mus musculus domesticus*) // *Behav. Processes* Vol. 32. P. 1-16.
- Parker K.J., Lee T.M., 2001. Social and environmental factors influence the suppression of pup-directed aggression and development of paternal behavior in captive meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // *J. Comp. Psychol.* Vol. 115. P. 331-336.
- Pascual R., Figueroa H., 1996. Effects of preweaning sensorimotor stimulation on behavioral and neuronal development in motor and visual cortex of the rat // *Biol. Neonate.* Vol. 69. P. 399-404.
- Patenaude F., 1983. Care of young in a family of wild beavers, *Castor canadensis* // *Acta Zool. Fennica.* Vol. 1974. P. 121-122.
- Paterson G., Mason G.A., Barakat A.S., Pedersen C.A., 1991. Oxytocin selectively increases holding and licking of neonates in preweaning but not postweaning juvenile rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 105. P. 470-477.
- Payman B.C., Swanson H.H., 1981. Scent marking and dominance in enclosure colonies of gerbils // *Behav. Brain Res.* Vol. 2. P. 271-272.
- Paz y Miño G., Tang-Martínez Z., 1999. Social interactions, cross-fostering, and sibling recognition in prairie voles, *Microtus ochrogaster* // *Can. J. Zool.* Vol. 77. P. 1631-1636.
- Pearson O.P., 1948. Life history of mountain viscachas in Peru // *J. Mammal.* Vol. 29. P. 345-374.
- Pearson O.P., 1960. Habits of *Microtus californicus* revealed by automatic photographic recorders // *Ecol. Monog.* Vol. 30. P. 231-249.
- Pedersen C.A., 1997. Oxytocin control of maternal behavior: Regulation by sex steroids and offspring stimuli // *Ann. NY Acad. Sci.* Vol. 807. P. 126-145.
- Pedersen C.A., Boccia M.L., 2003. Oxytocin antagonism alters rat dams' oral grooming and upright posturing over pups // *Physiol. Behav.* Vol. 80. P. 233-241.

- Pedersen C.A., Prange A.J. Jr., 1979. Induction of maternal behavior in virgin rats after intracerebroventricular administration of oxytocin // Proc. Natl Acad. Sci. USA. Vol. 76. P. 6661-6665.
- Pedersen C.A., Ascher J.A., Monroe Y.L., Prange A.J., Jr., 1982. Oxytocin induces maternal behavior in virgin female rats // Science Vol. 216. P. 648-649.
- Pedersen C.A., Caldwell J.D., Johnson M.F., Fort S.A., Prange A.J., Jr., 1985. Oxytocin antiserum delays onset of ovarian steroid-induced maternal behavior // Neuropeptides Vol. 6. P. 175-182.
- Pedersen C.A., Caldwell J.D., Walker C., Ayers G., Mason G.A., 1994. Oxytocin activates the postpartum onset of rat maternal behavior in the ventral tegmental and medial preoptic areas // Behav. Neuroscience. Vol. 108. P. 1163-1171.
- Perrigo G., 1987. Breeding and feeding strategies in deer mice and house mice when females are challenged to work for their food // Anim. Behav. Vol. 35. P. 1298-1316.
- Perrigo G., Belvin L., vom Saal F.S., 1991. Individual variation in the neural timing of infanticide and parental behavior in male house mice // Physiol. Behav. Vol. 50. P. 287-296.
- Perrigo G., Bryant W.C., vom Saal F.S., 1989. Fetal, hormonal, and experiential factors influencing the mating-induced regulation of infanticide in male house mice // Physiol. Behav. Vol. 46. P. 121-128.
- Perrigo G., Bryant W.C., vom Saal F.S., 1990. A unique neural timing system prevents male mice from harming their own offspring // Anim. Behav. Vol. 39. P. 535-539.
- Peters L.C., Kristal M.B., 1983. Suppression of infanticide in mother rats // J. Comp. Psychol. Vol. 97. P. 167-177.
- Pi X.J., Grattan D.R., 1998. Differential expression of the two forms of prolactin receptor mRNA within microdissected hypothalamic nuclei of the rat // Mol. Brain Res. Vol. 59. P. 1-12.
- Porter R.H., Doane H., 1978. Studies of maternal behavior in spiny mice (*Acomys cahirinus*) // Z. Tierpsychol. Bd. 47. S. 225-235.
- Porter R.H., Cavallaro S.A., Moore J.D., 1980. Developmental parameters on mother-offspring interactions in *Acomys cahirinus* // Z. Tierpsychol. Bd. 53. S. 153-170.
- Post R.M., Weiss S.R., Li H., Smith M.A., Zhang L.X., Xing G., Osuch E.A., McCann U.D., 1998. Neural plasticity and emotional memory // Dev. Psychopathol. Vol. 10. P. 829-855.
- Powell R.A., Fried J.J., 1992. Helping by juvenile pine voles (*Microtus pinetorum*), growth and survival of younger siblings, and the evolution of pine vole sociality // Behav. Ecol. Vol. 3. P. 325-333.
- Predavec M., Krebs C.J., 2000. Microhabitat utilization, home ranges, and movement patterns of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) in the central Canadian Arctic // Can. J. Zool. Vol. 78. P. 1885-1890.
- Priestnall R., Young S., 1978. An observational study of caretaking behavior of male and female mice housed together // Dev. Psychobiol. Vol. 11. P. 23-30.
- Probst B., 1987. Developmental changes in the pituitary-gonadal-axis in male Mongolian gerbils from birth to adulthood // Exp. Clin. Endocrinol. Vol. 90. P. 157-166.
- Proulx G., 1989. Considérations sur les blessures des rats musqués (*Ondatra zibethicus*) adultes mâles en saison de reproduction // Mammalia. Vol. 53. P. 19-23.
- Proulx G., Gilbert F.F., 1983. The ecology of the muskrat, *Ondatra zibethicus*, at Luther Marsh, Ontario // Can. Field-Nat. Vol. 97. P. 377-390.
- Pulliam H.R., Caraco T., 1984. Living in groups: is there an optimal group size? // Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach. 2nd edn. (Ed. by J.R. Krebs, N.B. Davies), Oxford: Blackwell Scientific. P. 122-147.

- Quanstrom W.R., 1971. Behaviour of Richardson's ground squirrel *Spermophilus richardsonii richardsonii* // Anim. Behav. Vol. 19. P. 646-652.
- Ratkewich M., Borkowska A., 2000. Multiple paternity and reproductive strategies in the bank vole (*Clethrionomys glareolus*): field and experimental data // Z. Säugetierkunde. Bd. 65. S. 6-14.
- Reburn C.J., Wynne-Edwards K.E., 1999. Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal // Horm. Behav. Vol. 35. P. 163-176.
- Reburn C.J., Wynne-Edwards K.E., 2000. Cortisol and prolactin concentrations during repeated blood sample collection from freely moving, mouse-sized mammals (*Phodopus spp.*) // Comp. Med. Vol. 50. P. 184-198.
- Rees S.L., Panesar S., Fleming A.S., Steiner M., 2004. The effects of adrenalectomy and corticosterone replacement on maternal behavior in the postpartum female rats // Horm. Behav. Vol. 46. P. 411-419.
- Reichstein H., 1960. Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.) // Z. Säugetierkunde Bd. 25. S. 150-169.
- Reimer J.D., Petras M.L., 1967. Breeding structure of the house mouse, *Mus musculus*, in a population cage // J. Mammal. Vol. 48. P. 88-99.
- Rheingold H.L., 1963. Maternal behaviour in the dog. In: Maternal Behaviour in Mammals. H.L. Rheingold (ed). New York: Wiley. P. 169-202.
- Ribble D.O., Salvioni M., 1990. Social organization and nest co-occupancy in *Peromyscus californicus*, a monogamous rodent // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 26. P. 9-15.
- Richards M.P.M., 1966a. Maternal behaviour in virgin female golden hamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse): The role of the age of the test pup // Anim. Behav. Vol. 14. P. 303-309.
- Richards M.P.M., 1966b. Maternal behaviour in virgin female golden hamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse): Responsiveness to young in virgin, pregnant and lactating females // Anim. Behav. Vol. 14. P. 310-313.
- Richmond M., Stehn R., 1976. Olfactory and reproductive behavior in microtine rodents. In: Mammalian Olfaction, Reproductive Processes, and Behavior. Ed. by R.L. Doty, New York: Academic Press. P. 197-217.
- Roberts R.L., Williams J.R., Wang A.K., Carter C.S., 1998a. Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: Influence of the sire and geographic variation // Anim. Behav. Vol. 55. P. 1131-1140.
- Roberts R.L., Miller A.K., Taymans S.E., Carter C.S., 1998b. Role of social and endocrine factors in alloparental behaviour of prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Can. J. Zool. Vol. 76. P. 1862-1869.
- Rodgers A.R., Lewis M.C., 1986. Diet selection in Arctic lemmings (*Lemmus sibiricus* and *Dicrostonyx groenlandicus*): demography, home range, and habitat use // Can. J. Zool. Vol. 64. P. 2717-2727.
- Rood J.P., 1970. Ecology and social behavior of the desert cavy (*Microcavia australis*) // Amer. Midland Nat. Vol. 83. P. 415-454.
- Rood J.P., 1972. Ecological and behavioural comparison of three genera of Argentine cavies // Anim. Behav. Monographs. Vol. 5. Part 1. P. 2-83.
- Rose R.K., 1979. Levels of wounding in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus* // J. Mammal. Vol. 60. P. 37-45.
- Rosenberg P., Leidahl L., Halaris A., Moltz H., 1976. Changes in the metabolism of hypothalamic norepinephrine associated with the onset of maternal behaviour in the nulliparous rat // Pharmacol. Biochem. Behav. Vol. 4. P. 647-649.
- Rosenblatt J.S., 1967. Nonhormonal basis of maternal behaviour in the rat // Science Vol. 156. P. 1512-1514.

- Rosenblatt J.S., 1990. Landmarks in the physiological study of maternal behaviour with special reference to the rat // *Mammalian Parenting: Biochemical, Neurobiological, and Behavioral Determinants*. N.A. Krasnegor, R.S. Bridges, eds. New York: Oxford Univ. Press. P. 40-60.
- Rosenblatt J.S., 2002. Hormonal bases of parenting in mammals // *Handbook of Parenting*. Bornstein M.H., ed. Vol. 2. Mahwah: Lawrence Erlbaum Associates. P. 31-60.
- Rosenblatt J.S., Ceus K., 1998. Estrogen implants in the medial preoptic area stimulate maternal behavior in male rats // *Horm. Behav.* Vol. 33. P. 23-30.
- Rosenblatt J.S., Lehrman D. S., 1963. Maternal behaviour of the laboratory rat // *Maternal behaviour in mammals* (H. L. Rheingold, ed.). London: John Wiley & Sons, Inc. P. 8-57.
- Rosenblatt J.S., Siegel H.I., 1975. Hysterectomy-induced maternal behavior pregnancy in the rat // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 89. P. 685-700.
- Rosenblatt J.S., Siegel H.I., 1983. Physiological and behavioural changes during pregnancy and parturition underlying the onset of maternal behavior in rodents // *Parental Behaviour in Rodents* (Elwood R.W., ed.). Chichester: John Wiley. P. 23-66.
- Rosenblatt J.S., Mayer A.D., Giordano A.L., 1988. Hormonal basis during pregnancy for the onset of maternal behavior in the rat // *Psychoneuroendocrinol.* Vol. 13. P. 29-46.
- Rosenblatt J.S., Wagner C.K., Morrell J.I., 1994. Hormonal priming and triggering of maternal behavior in the rat with special reference to the relations between estrogen receptor binding and ER mRNA in specific brain regions // *Psychoneuroendocrinol.* Vol. 19. P. 543-552.
- Rosenblatt J.S., Hazelwood S., Poole J., 1996. Maternal behavior in male rats: Effects of medial preoptic area lesions and presence of maternal aggression // *Horm. Behav.* Vol. 30. P. 201-215.
- Rosenblatt J.S., Olufowobi A., Siegel H.I., 1998. Effect of pregnancy hormones on maternal responsiveness, responsiveness to estrogen stimulation of maternal behavior, and the lordosis response to estrogen stimulation // *Horm. Behav.* Vol. 33. P. 104-114.
- Rosenson L.M., 1975. Responses of virgin mice, and of maternal females, to normal and caesarean-section delivered pups // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 88. P. 670-677.
- Rosenzweig M.R., Bennet E.L., 1996. Psychobiology of plasticity: Effects of training and experience on brain and behavior // *Behav. Brain Research.* Vol. 78. P. 57-65.
- Rowell T.E., 1960. On the retrieving of young and other behaviour in lactating golden hamsters // *Proc. Zool. Soc. Lond.* Vol. 135. P. 265-282.
- Rowell T.E., 1961a. The family group in golden hamsters: Its formation and break-up // *Behaviour.* Vol. 7. P. 81-94.
- Rowell T.E., 1961b. Maternal behaviour in non-lactating golden hamsters // *Anim. Behav.* Vol. 9. P. 11-15.
- Rowell T.E., 1966. Hierarchy in the organization of a captive baboon group // *Anim. Behav.* Vol. 14. P. 430-433.
- Rowell T.E., 1974. The concept of social dominance // *Behav. Biol.* Vol. 11. P. 131-154.
- Sachser N., Hendrichs H., 1982. A longitudinal study on the social structure and its dynamics in a group of Guinea pigs (*Cavia aperea* f. *porcellus*) // *Säugetierk. Mitt.* Bd. 30. S. 227-240.
- Sadleir R.M.F.S., 1965. The relationship between agonistic behaviour and population changes in the deer mouse, *Peromyscus maniculatus* (Wagner) // *J. Anam. Ecol.* Vol. 34. P. 331-352.
- Sakaguchi K., Tanaka M., Ohkubo T., Dohura K., Fujikawa T., Sudo S., Nakashima K., 1998. Induction of brain prolactin receptor long-form mRNA expression and maternal behavior in pup-contacted male rats: promotion by prolactin administration and sup-

pression by female contact // *Neuroendocrinology* Vol. 63. P. 559–568.

- Saltzman W., Ahmed S., Fahimi A., Wittwer, D. J., Wegner F. H.*, 2006. Social suppression of female reproductive maturation and infanticidal behavior in cooperatively breeding Mongolian gerbils // *Horm. Behav.* Vol. 49. P. 527-537.
- Samuels M.H., Bridges R.S.*, 1983. Plasma prolactin concentrations in parental male and female rats: Effects on exposure to rat young // *Endocrinology* Vol. 113. P. 1647-1654.
- Sather J.H.*, 1958. Biology of the Great Plains muskrat in Nebraska // *Wildlife Monogr.* Vol. 2. P. 1-35.
- Schaller G.B., Crawshaw R.G., Jr.*, 1981. Social organization in a capibara population // *Säugetierk. Mitt. Bd.* 29. S. 3-16.
- Schanberg S., Field T., Kuhn C.*, 1987. Effect of tactile stimulation on rat and human neonates // *Neuroendocrinol. Letters.* Vol.9. P. 159.
- Schmidt N.M., Berg T.B., Jensen T.S.*, 2002. The influence of body mass on daily movement patterns and home ranges of the collared lemming (*Dicrostonyx groenlandicus*) // *Can. J. Zool.* Vol. 80. P. 64-69.
- Schneider J.S., Wade G.N.*, 1989. Effects of maternal diet, body weight and body composition on infanticide in Syrian hamsters // *Physiol. Behav.* Vol. 46. P. 815-821.
- Schneider J.S., Wade G.N.*, 1991. Effects of ambient temperature and body fat content on maternal litter reduction in Syrian hamsters // *Physiol. Behav.* Vol. 49. P. 135-139.
- Schradin C., Pillay N.*, 2004. Prolactin levels in paternal striped mouse (*Rhabdomys pumilio*) fathers // *Physiol. Behav.* Vol. 81. P. 43-50.
- Schum J.E., Wynne-Edwards K.E.*, 2005. Estradiol, progesterone and testosterone in paternal and non-paternal hamsters (*Phodopus*) becoming fathers: conflict with hypothesized roles // *Horm. Behav.* Vol. 47. P. 410–418.
- Scribner S.J., Wynne-Edwards K.E.*, 1994. Thermal constraints on maternal behavior during reproduction in dwarf hamsters (*Phodopus*) // *Physiol. Behav.* Vol. 55. P. 897-903.
- Sealander J.A.*, 1966. Seasonal variation in hemoglobin and hematocrit values in the northern red-backed mouse, *Clethrionomys rutilus dawsonii* (Merriam), in interior Alaska // *Can. J. Zool.* Vol. 44. P. 213-224.
- Sever Z., Mendelsohn H.*, 1988. Copulation as a possible mechanism to maintain monogamy in porcupines, *Hystrix indica* // *Anim. Behav.* Vol. 36. P. 1541-1542.
- Schanberg S., Field T.*, 1987. Sensory deprivation stress and supplemental stimulation in the rat pup and preterm human neonate // *Child Dev.* Vol. 58. P. 1431-1447.
- Shapiro L.E., Dewsbury D.A.*, 1986. Male dominance, female choice and male copulatory behaviour in two species of voles (*Microtus ochrogaster* and *Microtus montanus*) // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 18. P. 267-274.
- Sheehan T.P., Cirrito J., Numan M.J., Numan M.*, 2000. Using c-Fos immunocytochemistry to identify forebrain regions that may inhibit maternal behavior in rats // *Behav. Neurosci.* Vol. 114. P. 337-352.
- Sheehan T., Paul M., Amaral E., Numan M. J., Numan M.*, 2001. Evidence that the medial amygdala projects to the anterior/ventromedial hypothalamic nuclei to inhibit maternal behavior in rats // *Neuroscience* Vol. 106. P. 341-356.
- Sheng M., Greenberg M.E.*, 1990. The regulation and function of c-fos and other immediate early genes in the nervous system // *Neuron* Vol. 4. P. 477-485.
- Sheppe W.*, 1966. Exploration by the deer mouse, *Peromyscus leucopus* // *Amer. Midland Nat.* Vol. 76. P. 257-276.
- Sherman P.W.*, 1980. The limits of ground squirrel nepotism // *Sociobiology, beyond nature/nurture? Reports, definitions, and debate.* Eds Barlow G.W., Silverberg J. Westview, Denver. P. 505-544.

- Sherman P.W., 1981. Reproductive competition and infanticide in Belding's ground squirrels and other animals In: Natural Selection and Social Behaviour: Recent Research and New Theory. Ed. by Alexander R.D., Tinkle D.W. New York: Chiron Press. P. 311-331.
- Sherman P.W., Wolff J.O., 2007. Conclusions and future directions. In: Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 489-490.
- Shi D., Hai S., Zheng S., Zhang Z., 1998. Studies of social behaviour in colonies of Brandt's vole (*Microtus brandti*) // Intern. Conf. on Rodent Biology & Management. Oct. 5-9, 1998. Beijing, China. P. 71.
- Shilton C.M., Brooks R.J., 1989. Paternal care in captive collared lemmings (*Dicrostonyx richardsoni*) and its effect on development of the offspring // Can. J. Zool. Vol. 67. P. 2740-2744.
- Shin S.H., 1996. Vasopressin has a direct effect on prolactin release in male rats // Neuroendocrinology Vol. 34. P. 55–58.
- Shivers B.D., Harlan R.E., Pfaff D.W., 1989. A subset of neurons containing immunoreactive prolactin is a target for estrogen regulation of gene expression in rat hypothalamus // Neuroendocrinology Vol. 49. P. 23-27.
- Shughrue P.J., Lane M.V., Merchenthaler I., 1997. Comparative distribution of estrogen receptor-alpha and -beta mRNA in the rat central nervous system // J. Comp. Neurol. Vol. 388. P. 507-525.
- Siegel H.I., Rosenblatt J.S., 1975. Estrogen-induced maternal behavior in hysterectomized-ovariectomized virgin rats // Physiol. Behav. Vol.14. P. 465-471.
- Siegel H.I., Rosenblatt J.S., 1978. Duration of estrogen stimulation and progesterone inhibition of maternal behavior in pregnancy-terminated rats // Physiol. Behav. Vol. 11. P. 12-19.
- Siegel H.I., Rosenblatt J.S., 1980. Hormonal and behavioral aspects of maternal care in the hamster: A review // Neurosci. Biobehav. Reviews Vol. 4. P. 17-26.
- Slobodchikoff C.N., 1984. Resources and the evolution of social behaviour. In: A new ecology: Novel approaches to interactive systems. Ed. by Proce P.W., Slobodchikoff C.N., Gaud W.S. New York: John Wiley & Sons. P. 227-251.
- Slotnick B.M., Carpenter M.L., Fusco R., 1973. Initiation of maternal behavior in pregnant nulliparous rats // Horm. Behav. Vol. 4. P. 53–59.
- Smorkatcheva A.V., 1999. The social organization of the mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus*, during the reproductive period // Z. Säugetierk. Bd. 64. S. 344-355.
- Smorkatcheva A.V., 2003. Parental care in the captive mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus* // Can. J. Zool. Vol. 8. P. 1-7.
- Soares M.J., Talamantes F., 1982. Gestation effects on placental and serum androgen, progesterone and prolactin-like activity in the mouse // J. Endocrinol. Vol. 95. P. 29-36.
- Solomon N.G., 1993. Comparison of parental behaviour in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Can. J. Zool. Vol. 71. P. 434-437.
- Solomon N.G., 2003. A reexamination of factors influencing philopatry in rodents // J. Mammal. Vol. 84. P. 1182-1197.
- Solomon N.G., Getz L.L., 1997. Examination of alternative hypotheses for cooperative breeding in rodents. In: Cooperative breeding in mammals. Ed. by N.G. Solomon, French J.A. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 199-230.
- Solomon N.G., Keane B., 2007. Reproductive strategies in female rodents. In: Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 42-56.

- Solomon N.G., Keane B., Knoch L.R., Hogan P.J., 2004. Multiple paternity in socially monogamous prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Can. J. Zool. Vol. 82. P. 1667-1671.
- Soroker V., Terkel J., 1988. Changes in incidence of infanticidal and parental responses during the reproductive cycle in male and female wild mice *Mus musculus* // Anim. Behav. Vol. 36. P. 1275-1281.
- Spinks A.C., Bennett N.C., Jarvis J.U.M., 2000. A comparison of ecology of two populations of the common mole-rat *Cryptomys hottentotus hottentotus*: the effect of aridity on food, foraging and body mass // Oecologia. Vol. 125. P. 341-349.
- Spritzer M.D., Solomon N.G., Meikle D.B., 2006. Social dominance among male meadow voles is inversely related to reproductive success // Ethology. Vol. 112. P. 1027-1037.
- Stack E.C., Numan M., 2000. The temporal course of expression of c-Fos and Fos B within the medial preoptic area and other brain regions of postpartum female rats during prolonged mother-young interactions // Behav. Neurosci. Vol. 114. P. 609-622.
- Stack E.C., Balakrishnan R., Numan M.J., Numan M., 2002. A functional neuroanatomical investigation of the role of the medial preoptic area in neural circuits regulating maternal behavior // Behav. Brain Res. Vol. 131. P. 17-36.
- Stafisso-Sandoz G., Polley D., Holt E., Lambert K.G., Kinsley C.H., 1998. Opiate disruption of maternal behavior: Morphine reduces, and naloxone restores, *c-fos* activity in the medial preoptic area of lactating rats // Brain Res. Bull. Vol. 45. P. 307-313.
- Stebbins L.L., 1976. Overwintering of the red-backed vole at Edmonton, Alberta, Canada // J. Mammal. Vol. 76. P. 554-561.
- Steinbach T., Haim A., 2008. The response of social voles *Microtus socialis* to urine excreted by common spiny mice *Acomys cahirinus* // 11th Intern. Conf. on Rodent Biology Rodens et Spatium, July 24-28, 2008, Myshkin, Russia. P. 100.
- Stern J.M., 1977. Effects of ergocryptine on postpartum maternal behavior, ovarian cyclicity, and food intake in rats // Behav. Biol. Vol. 21. P. 134-140.
- Stern J.M., 1983. Maternal behavior priming in virgin and caesarean-delivered Long-Evans rats: Effects of brief contact or continuous exteroceptive pup stimulation // Physiol. Behav. Vol. 31. P. 757-763.
- Stern J.M., 1991. Nursing posture is elicited rapidly in maternally naïve, haloperidol treated female and male rats in response to ventral trunk stimulation from active pups // Horm. Behav. Vol. 25. P. 504-517.
- Stern J.M., 1996. Somatosensation and maternal care in Norway rats // Advances in the Study of Behavior. Vol. 25. P. 243-294.
- Stern J.M., 1997. Offspring-induced nurturance: Animal-human parallels // Dev. Psychobiol. Vol. 31. P. 19-37.
- Stern J.M., McDonald C., 1989. Ovarian hormone-induced short-latency maternal behavior in ovariectomized virgin Long-Evans rats // Horm. Behav. Vol. 23. P. 157-172.
- Stern J.M., Johnson S.K., 1990. Ventral somatosensory determinants of nursing behavior of Norway rats: 1. Effects of variations in the quality and quantity of pup stimuli // Physiol. Behav. Vol. 47. P. 993-1011.
- Stern J.M., Rogers L., 1988. Experience with younger siblings facilitates maternal responsiveness in pubertal Norway rats // Dev. Psychobiol. Vol. 21. P. 575-589.
- Stickel L.F., 1968. Home range and travels // In: Biology of *Peromyscus* (Rodentia). Ed. J.A. King. Kansas, Lawrence: Amer. Soc. Mammalogists. P. 373-407.
- Storer T.I., Evans F.C., Palmer F.G., 1944. Some rodent populations in the Sierra Nevada of California // Ecol. Monogr. Vol. 14. P. 165-192.
- Storey A.E., Snow D.T., 1987. Male identity and enclosure size effect paternal attendance of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* // Anim. Behav. Vol. 35. P. 411-419.

- Storey A.E., Bradbury C.G., Joyce T.L., 1994. Nest attendance in male meadow voles: the role of the female in regulating male interactions with pups // *Anim. Behav.* Vol. 47. P. 1037–1046.
- Stradiotto A., Cagnacci F., Arnoldi D., Rizzoli A., Nieder L., 2006. Ranging behaviour of yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* in an endemic area for TBE in Trentino, Italian Alps // 10th Intern. Conf. Rodens et Spatium, Parma, Italy. P. 127-128.
- Sturgis J.D., Bridges R.S., 1997. N-Methyl-DL-aspartic acid lesions on the medial preoptic area disrupt ongoing paternal behaviour in male rats // *Physiol. Behav.* Vol. 62. P. 305–310.
- Suchecki D., Rosenfeld P., Levine S., 1993. Maternal regulation of hypothalamic-pituitary-adrenal axis in the infant rat: The roles of feeding and stroking // *Dev. Brain Res.* Vol. 75. P. 185-192.
- Suomi S.J., 1978. Maternal behaviour by socially incompetent monkeys // *J. Pediatr. Psychol.* Vol. 3. P. 28-34.
- Suomi S.J., 1991. Primate separation models of affective disorders // *Neurobiology of learning, emotion and affect.* Ed. by Madden J. New York: Raven Press. P. 194-214.
- Suomi S.J., 1999. Attachment in rhesus monkeys // *Handbook of attachment. Theory, research, and clinical applications.* Cassidy J., Shaver P.R., eds. New York: Guilford Press. P. 181-197.
- Svare B.B., 1981. Maternal aggression in mammals // In: *Parental Care in Mammals.* Ed. by Gubernick D.A., Klopfer P.H., New York: Plenum Press. P. 179-210.
- Svare B., Bartke A., Gandelman R., 1977. Individual differences in the maternal behavior of male mice: No evidence for a relationship to circulating testosterone levels // *Horm. Behav.* Vol. 8. P. 372-376.
- Svare B., Miele J., Kinsley C., 1986. Mice: Progesterone simulates aggression in pregnancy terminated females // *Horm. Behav.* Vol. 20. P. 194-200.
- Svensden G.E., 1980. Population parameters and colony composition of beaver (*Castor canadensis*) in southeast Ohio // *Amer. Midland Nat.* Vol. 104. P. 47-56.
- Swanson L.J., Cambel C.S., 1979. Induction of maternal behavior in nulliparous golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) // *Behav. Neural Biol.* Vol. 26. P. 364-371.
- Taber A.B., Macdonald D.W., 1992a. Spatial organization and monogamy in the mara *Dolichotis patagonum* // *J. Zool., Lond.* Vol. 227. P. 417-438.
- Taber A.B., Macdonald D.W., 1992b. Communal breeding in the mara *Dolichotis patagonum* // *J. Zool., Lond.* Vol. 227. P. 439-452.
- Tate-Ostroff B.A., Bridges R.S., 1987. Regulation of prolactin secretion in parental rats: Roles of steroid priming and pituitary responsiveness // *Psychoneuroendocrinol.* Vol. 12. P. 385-391.
- Terenzi M.G., Jiang Q.B., Cree S.J., Wakerley J.B., Ingram C.D., 1999. Effect of gonadal steroids on the oxytocin-induced excitation of neurons in the bed nuclei of the stria terminalis at parturition in the rat // *Neuroscience* Vol. 91. P. 1117-1127.
- Terkel J., Rosenblatt J. S., 1968. Maternal behavior induced by maternal blood plasma injected into virgin rats // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 65. P. 479–482.
- Terkel J., Rosenblatt J. S., 1971. Aspects of non-hormonal maternal behavior in the rats // *Horm. Behav.* Vol. 2. P. 161–171.
- Terkel J., Rosenblatt J. S., 1972. Humoral factors underlying maternal behavior at parturition: Cross transfusion between freely moving rats // *J. Comp. Physiol. Psychol.* Vol. 80. P. 365–371.
- Terkel J., Bridges R.S., Sawyer C.H., 1979. Effects of transecting lateral neural connections of the medial preoptic area on maternal behavior in the rat: Nest building, pup retrieval, and prolactin secretion // *Brain Research* Vol. 169. P. 369–380.

- Terman C.R., 1961. Some dynamics of spatial distribution within semi-natural populations of prairie deermice // Ecology. Vol. 42. P. 288-302.
- Terman C.R., 1962. Spatial and homing consequences of the introduction of aliens into semi-natural populations of prairie deermice // Ecology. Vol. 43. P. 216-223.
- Thoman E.B., Levine S., 1970. Hormonal and behavioral changes in the rat mother as function of early experience treatments of the offspring // Physiol. Behav. Vol. 5. P. 1417-1421.
- Thomas J.A., Birney E.C., 1979. Parental care and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 5. P. 171-186.
- Thomsen H.P., 1945. The winter habits of the northern white-footed mouse // J. Mammal. Vol. 26. P. 138-142.
- Tognelli M.F., Campos C.M., Ojeda R.A., Roig V.G., 1995. Is *Microcavia australis* (Rodentia: Caviidae) associated with particular plant structure in the Monte desert of Argentina? // Mammalia. Vol. 59. P. 327-333.
- Torner L., Toschi N., Nava G., Clapp C., Neumann I.D., 2002. Increased hypothalamic expression of prolactin in lactation: Involvement in behavioural and neuroendocrine stress responses // Eur. J. Neurosci. Vol. 15. P. 1381-1389.
- Townsend J.E., 1953. Beaver ecology in western Montana with special reference to movements // J. Mammal. Vol. 34. P. 459-479.
- Trainor B.C., Marler C.A., 2001. Testosterone, paternal behaviour, and aggression in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*) // Horm. Behav. 2001. V. 40. P. 32-42.
- Trainor B.C., Marler C.A., 2002. Testosterone promotes paternal behaviour in a monogamous mammal via conversion to oestrogen // Proc. R. Soc. Lond. Vol. 269. P. 823-829.
- Trainor B.C., Bird I.M., Alday N.A., Schlinger B.A., Marler C.A., 2003. Variation in aromatase activity in the medial preoptic area and plasma progesterone is associated with the onset of paternal behavior // Neuroendocrinology Vol. 78. P. 36-44.
- Trivers R.L., 1972. Parental investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Decent of Man. Ed. by B. Campbell. Chicago: Aldine. P. 126-179.
- Turner B.N., Iverson S.L., 1973. The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters // Ecology. Vol. 54. P. 967-981.
- Valentine G.L., Kirkpatrick R.L., 1970. Seasonal changes in reproductive and related organs in the pine vole, *Microtus pinetorum*, in southwestern Virginia // J. Mammal. Vol. 51. P. 553-560.
- Vandenberg J.G., 1973. Effects of central and peripheral anosmia on reproduction of female mice // Physiol. Behav. Vol. 10. P. 257-261.
- van Leengoed E., Kerker E., Swanson H.H., 1987. Inhibition of post-partum maternal behavior in the rat by injecting an oxytocin antagonist into the cerebral ventricles // J. Endocrinol. Vol. 112. P. 275-282.
- van Vuren D., 1996. Ectoparasites, fitness, and social behaviour of yellow-bellied marmots // Ethology. Vol. 102. P. 686-694.
- Vasquez D.M., von Dours H., Levine S., Akil H., 1996. Regulation of the glucocorticoid and mineralocorticoid receptor mRNA in the hippocampus of the maternally deprived infant rat // Brain Res. Vol. 131. P. 79-90.
- Veinante P., Freund-Mercier M.J., 1997. Distribution of oxytocin- and vasopressin-binding sites in the rat extended amygdala: A histoautoradiographic study // J. Comp. Neurol. Vol. 383. P. 305-325.
- Vella E.T., Evans C.C.D., Ng M.W.C., Wynne-Edwards K.E., 2005. Ontogeny of the transition from killer to caregiver in dwarf hamsters (*Phodopus campbelli*) with biparental

care // Dev. Psychobiol. Vol. 46. P. 75–85.

- Viitala J., 1977. Social organization in cyclic subarctic populations of the voles *Clethrionomys rufocanus* (Sund.) and *Microtus agrestis* (L.) // Ann. Zool. Fennici. Vol. 14. P. 53-93.
- Viitala J., 1994. Monogamy in free living *Microtus oeconomus* // Ann. Zool. Fennici. Vol. 31. P. 343-345.
- Viitala J., Hoffmeyer I., 1985. Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: Social odors, chemistry and biological effects // Ann. Zool. Fennici. Vol. 22. P. 359-371.
- Vincent J.P., Quéré J.P., 1972. Etude d'une population de rats mucques (*Ondatra zibethica*) par marquage et recapture // Mammalia. Vol. 36. P. 8-21.
- Voci V.E., Carlson N.R., 1973. Enhancement of maternal behavior and nest building following systemic and diencephalic administration of prolactin and progesterone in the mouse // J. Comp. Physiol. Psychol. Vol. 83. P. 388–393.
- vom Saal F.S., 1985. Time-contingent change in infanticide and parental behavior induced by ejaculation in male mice // Physiol. Behav. Vol. 34. P. 7-15.
- vom Saal F.S., Howard L., 1982. The regulation of infanticide and parental behavior: Implications for reproductive success in male mice // Science N.Y. Vol. 215. P. 1270-1272.
- vom Saal F.S., Grant W., MsMullen C., Laves R., 1983. High fetal estrogens titers correlate with enhanced sexual performance and decreased aggression in male mice // Science Vol. 220. P. 1306-1309.
- Wagner C.K., Morrell J.I., 1996. Levels of estrogen receptor immunoreactivity are altered in behaviourally-relevant brain regions in female rats during pregnancy // Mol. Brain Res. Vol. 42. P. 328-336.
- Wallen K., 1990. Desire and ability: Hormones and the regulation of female sexual behavior // Neurosci. Biobehav. Reviews. Vol. 14. P. 233-241.
- Walsh C.J., Fleming A.S., Lee A., Magnusson J.E., 1996. The effects of olfactory and somatosensory desensitization on Fos-like immunoreactivity in the brains of pup-exposed postpartum rats // Behav. Neurosci. Vol. 110. P. 134-153.
- Wamboldt M.Z., Insel T.R., 1987. The ability of oxytocin to induce short latency maternal behavior is dependent on peripheral anosmia // Behav. Neurosci. Vol. 101. P. 439-441.
- Wan X., Wang M., Zhong W., Wang G., 1998. The social structure and mating system of the Brandt vole (*Microtus brandti*) // Intern. Conf. on Rodent Biology & Management. Oct. 5-9, 1998. Beijing, China. P. 89.
- Wan X., Wang M., Wang G., Liu W., Zhong W., 2002. The adaptive pattern in social behaviour between adult and sub-adult Brandt's voles (*Microtus brandti*) to photoperiod // Acta Theriol. Sinica Vol. 22. P. 116-122.
- Wang Z., De Vries G.J., 1993. Testosterone effects on paternal behavior and vasopressin immunoreactive projections in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Brain Res. Vol. 631. P. 156–160.
- Wang Z.X., Insel T.R., 1996. Parental behavior in voles // Adv. Stud. Behav. V. 25. P. 361-384.
- Wang Z., Ferris S.F., De Vries G.J., 1994. Role of septal vasopressin innervation in paternal behavior in prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. Vol. 91. P. 400–404.
- Wang Z.X., Liu Y., Insel T.R., 2000. Hypothalamic vasopressin gene expression increases in both males and females postpartum in a biparental rodent // J. Neuroendocrinol. Vol. 12. P. 111–120.
- Wang Z.X., Novak M.A., 1992. Influence of the social environment on parental behavior

- and pup development of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) and prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // J. Comp. Psychol. V. 106. P. 163-171.
- Wang Z.X., Novak M.A., 1994. Alloparental care and the influence of father presence on juvenile prairie voles, *Microtus ochrogaster* // Anim. Behav. Vol. 47. P. 282-288.
- Waring A., Perper T., 1979. Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). I. Retrieval // Anim. Behav. Vol. 27. P. 1091-1097.
- Waring A., Perper T., 1980. Parental behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). II. Parental interactions // Anim. Behav. Vol. 28. P. 331-340.
- Waterman J., 2007. Male mating strategies in rodents. In: Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective (Ed. by J.O. Wolff & P.W. Sherman). Chicago: The Univ. of Chicago Press. P. 27-41.
- Watton D.G., Keenleyside M.H.A., 1974. Social behaviour of the Arctic ground squirrel, *Spermophilus undulatus* // Behaviour. Vol. 50. P. 77-99.
- Watts C.H.S., 1970. A field experiment on intraspecific interactions in the red-backed vole, *Clethrionomys gapperi* // J. Mammal. Vol. 51. P. 341-347.
- Weaver J., Cervoni F., Champagne A., D'Alessio S., Sharma J., Seckl S., Dymov M., Szyf M., Meaney M., 2004. Epigenetic programming by maternal behavior // Nature Neuroscience Vol. 7. P. 847-854.
- Webster A.B., Brooks R.G., 1981. Social behavior of *Microtus pennsylvanicus* in relation to seasonal changes in demography // J. Mammal. Vol. 62. P. 738-751.
- Wheeler-Makin J.W., Porter R.H., 1984. Paternal behavior in the spiny mouse (*Acomys cahirinus*) // Behav. Neural Biol. Vol. 41. P. 135-151.
- Weinandy R., Gatterman R., 1999. Parental care and time sharing in the Mongolian gerbil // Z. Säugetierk. Bd. 62. S. 169-175.
- Werren J.H., Gross M.R., Shine R., 1980. Paternity and the evolution of male parental care // J. Theor. Biol. Vol. 82. P. 619-631.
- West S.D., 1977. Midwinter aggregation in the northern red-backed vole, *Clethrionomys rutilus* // Can. J. Zool. Vol. 55. P. 1404-1409.
- Wilson S.C., 1982. Parent-young contact in prairie and meadow voles // J. Mammal. Vol. 63. P. 300-305.
- Wingfield J.C., 1984. Androgens and mating systems: testosterone-induced polygyny in normally monogamous birds // Auk. Vol. 101. P. 665-671.
- Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty A.M., Ball G.F., 1990. The "challenge hypothesis": Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // Amer. Nat. Vol. 136. P. 829-846.
- Winslow J., Hastings N., Carter C.S., Harbaugh C., Insel T., 1993. A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles // Nature Vol. 365. P. 545-548.
- Wise D.A., Pryor T.L., 1977. Effects of ergocornine and prolactin on aggression in the postpartum golden hamster // Horm. Behav. Vol. 8. P. 30-39.
- Wittenberger J.F., Tilson R.L., 1980. The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 11. P. 197-232.
- Wolff J.O., 1985. Maternal aggression as a deterrent to infanticide in *Peromyscus leucopus* and *P. maniculatus* // Anim. Behav. Vol. 33. P. 117-123.
- Wolff J.O., 1993. Why are small mammals territorial? // Oikos. Vol. 68. P. 364-370.
- Wolff J.O., 1994. Reproductive success of solitary and communally nesting white-footed mice and deer mice // Behav. Ecol. Vol. 5. P. 206-209.
- Woodroffe R., Vincent A., 1994. Mother's little helpers: patterns of male care in mammals // Trends Ecol. Evol. Vol. 9. P. 294-297.
- Wuensch K.L., 1985. Effects of early paternal presence upon nonhuman offsprings' development // Am. Zool. Vol. 25. P. 911-923.

- Wuensch K.L., Cooper A.J., 1981. Prewaning paternal presence and later aggressiveness in male *Mus musculus* // *Behav. Neural. Biol.* Vol. 32. P. 510-515.
- Wynne-Edwards K.E., 1987. Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster *Phodopus campbelli*: Pup survival under different parenting condition // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol. 20. P. 528-536.
- Wynne-Edwards K.E., 1995. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*) // *Anim. Behav.* Vol. 50. P. 1571-1585.
- Wynne-Edwards K.E., 1998. Evolution of parental care in *Phodopus*: Conflict between adaptations for survival and adaptations for rapid reproduction // *Amer. Zool.* Vol. 38. P. 238-250.
- Wynne-Edwards K.E., 2001. Hormonal changes in mammalian fathers // *Horm. Behav.* Vol. 40. P. 139-145.
- Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D., 1984. Djungarian hamsters fail to conceive in the presence of multiple males // *Anim. Behav.* Vol. 32. P. 626-628.
- Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D., 1987. Behavioral interactions differentiate Djungarian (*Phodopus campbelli*) and Siberian (*Phodopus sungorus*) hamsters // *Can. J. Zool.* Vol. 65. P. 2229-2235.
- Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D., 1988. Differences in behavioral responses to a competitive mating situation in two species of dwarf hamster (*Phodopus campbelli* and *P. sungorus*) // *J. Comp. Psychol.* Vol. 102. P. 49-55.
- Wynne-Edwards K.E., Reburn C.J., 2000. Behavioural endocrinology of mammalian fatherhood // *Trends Ecol. Evol.* Vol. 15. P. 464-468.
- Wynne-Edwards K.E., Surov A.V., Telitzina A.Yu., 1992. Field studies of chemical signaling: Direct observations of dwarf hamsters (*Phodopus*) in Soviet Asia // In: *Chemical Signals in Vertebrates*. Vol. VI. Eds Doty R.L. & Müller-Schwarze D., New York: Plenum Press. P. 485-491.
- Xia X., Millar J.S., 1988. Paternal behavior by *Peromyscus leucopus* in enclosures // *Can. J. Zool.* Vol. 66. P. 1184-1187.
- Yáber M.C., Herrera E.A., 1994. Vigilance, group size and social status in capybaras // *Anim. Behav.* Vol. 48. P. 1301-1307.
- Yeaton R.E., 1972. Social behavior and social organization in Richardson's ground squirrel (*Spermophilus richardsonii*) in Saskatchewan // *J. Mammal.* Vol. 53. P. 139-147.
- Yeo J.A., Keverne E.B., 1986. The importance of vaginal-cervical stimulation for maternal behaviour in the rat // *Physiol. Behav.* Vol. 37. P. 23-26.
- Ylönen H., Viitala J., 1985. Social organization of an enclosed winter population of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // *Ann. Zool. Fennici.* Vol. 22. P. 353-358.
- Young L.J., 1999. Oxytocin and vasopressin receptors and species-typical social behaviors // *Horm. Behav.* Vol. 36. P. 212-221.
- Young L., Muns S., Wang Z., Insel T.R., 1997. Changes in oxytocin receptor mRNA in rat brain during pregnancy and the effects of estrogen and interleukin-6 // *J. Neuroendocrinol.* Vol. 9. P. 859-865.
- Young L., Nilsen R., Waymire K.G., MacGregor G.R., Insel T.R., 1999. Increased affiliative response to vasopressin in mice expressing the V1a receptor from a monogamous vole // *Nature* Vol. 400. P. 766-768.
- Young L.J., Lim M.M., Gingrich B., Insel T.R., 2001. Cellular mechanisms of attachment // *Horm. Behav.* Vol. 40. P. 133-138.
- Yu X., Fang J., 2003. Influence of operational sex ratio and density on the copulatory behaviour and mating system of Brandt's vole *Microtus brandti* // *Acta Theriol. Sinica* Vol. 23. P. 326-331.
- Yu G., Kaba H., Okutani F., Takahashi S., Higuchi T., 1996. The olfactory bulb: a critical

site of action for oxytocin in the induction of maternal behavior // Neuroscience Vol. 76. P. 1083-1088.

Yu X., Sun R., Fang J., 2003. Effect of kinship on social behaviours in Brandt's voles (*Microtus brandti*) // J. Ethol. Vol. 22. P. 17-22.

Zhang J., Zhong W., 1981. On the colonial structure of Brandt's vole in burrow units // Acta Theriol. Sinica Vol. 1. P. 51-56.

Zöphel U., 1999. Social organization of the vole *Microtus brandti* inhabiting steppes of Central Asia // Proc. 3rd European Congress of Mammology, Finland, May 29-June 2, 1999. P. 242.

Zucker I., Johnston P.G., Frost D., 1980. Comparative, physiological, and biochronometric analyses of rodent seasonal reproductive cycles // Prog. Reprod. Biol. Vol. 5. P. 102-103.

Указатель латинских названий видов

<i>Acomys cahirinus</i>	169
<i>Castor canadensis</i>	239
<i>fiber</i>	239
<i>Clethrionomys gapperi</i>	90
<i>rutilus</i>	80
<i>Cricetulus migratorius</i>	46
<i>Cynomys ludovicianus</i>	239
<i>Dicrostonyx groenlandicus</i>	172
<i>Dolichotis patagonum</i>	250
<i>Hydrochoerus hydrochaeris</i>	243
<i>Lagurus lagurus</i>	161
<i>Lasiopodomys brandti</i>	200
<i>mandarinus</i>	194
<i>Lemmys curtatus</i>	168
<i>Marmota bobac</i>	238
<i>flaviventris</i>	238
<i>sibirica</i>	238
<i>Meriones meridianus</i>	102
<i>unguiculatus</i>	214
<i>Mesocricetus auratus</i>	58
<i>Microcavia australis</i>	247
<i>Microtus arvalis</i>	126
<i>californicus</i>	158
<i>guentheri</i>	155
<i>montanus</i>	61
<i>ochrogaster</i>	179
<i>pennsylvanicus</i>	95
<i>pinetorum</i>	189
<i>socialis</i>	137
<i>Mus domesticus</i>	115
<i>musculus</i>	115
<i>Myoprocta pratti</i>	254
<i>Ondatra zibethicus</i>	229
<i>Onychomys torridus</i>	79
<i>Peromyscus californicus</i>	119
<i>leucopus</i>	69
<i>maniculatus</i>	75
<i>polionotus</i>	125
<i>Phodopus campbelli</i>	52
<i>sungorus</i>	56
<i>Rattus norvegicus</i>	110
<i>Spermophilus parryi</i>	237
<i>Spermophilus richardsonii</i>	235

Оглавление

Введение	3
Часть 1. Функциональные и физиологические аспекты родительского поведения грызунов	6
1.1. Функциональные аспекты родительского поведения	6
1.1.1. Материнское поведение	7
1.1.2. Отцовское поведение	9
1.2. Гормональные и нейрофизиологические механизмы материнского поведения	12
1.2.1. Изменения в эндокринной системе, связанные с беременностью и родами	12
1.2.2. Гормональная стимуляция материнского поведения	15
1.2.3. Гормональная регуляция материнской агрессии	18
1.2.4. Мотивация материнского поведения	19
1.2.5. Нейрофизиологические аспекты материнского поведения	21
1.2.6. Соматосенсорная (тактильная) стимуляция	27
1.3. Гормональные и нейрофизиологические механизмы регуляции отцовского поведения	30
1.3.1. Стероидные гормоны	31
1.3.2. Нестероидные (пептидные) гормоны	35
1.3.3. Нейрофизиологические механизмы	38
1.3.4. Тактильная стимуляция	40
Часть 2. Сравнительный анализ родительского поведения грызунов	43
2.1. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов и ее типологическая классификация	43
2.2. Виды с системой обособленных индивидуальных участков обитания (тип I)	46
2.3. Виды с системой агрегаций индивидуальных участков обитания (тип II)	69
2.4. Виды со слабо консолидированными семейными группами (тип III)	118
2.5. Виды со структурированными семейными группами (тип IV)	179
2.6. Забота о потомстве у представителей <i>Sciuromorpha</i> и <i>Hystricomorpha</i>	234
2.6.1. <i>Sciuromorpha</i>	234
2.6.2. <i>Hystricomorpha</i>	242
2.7. Заключительный анализ	256
Часть 3. Забота о потомстве и эволюция социальности у грызунов	265
3.1. Эволюция социальности и социозоологический подход	265
3.2. О внешних факторах, способствующих группированию	268
3.3. Проксимальные механизмы социализации	276

3.4. Формирование сложной социальной структуры:	
многоплановость причинно-следственных связей	280
Заключение	285
Список литературы	288
Указатель латинских названий видов	336
Оглавление	337

Владимир Степанович Громов

Забота о потомстве у грызунов:
физиологические, этологические
и эволюционные аспекты

М.: Товарищество научных изданий КМК. 2013.

Отпечатано:

ООО “Галлея-Принт”

Москва, 5-я Кабельная 2а.

Формат 60x90/16. Тираж 300 экз. Объем 21.5 п.л.