

УДК 591.552:599.323.5

## СОЦИАЛЬНОЕ И АКУСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ *Microtus socialis* И *M. paradoxus* В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2019 г. М. В. Рутовская®

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,  
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

®E-mail: [desmana@yandex.ru](mailto:desmana@yandex.ru)

Поступила в редакцию 16.10.2017 г.

После доработки 15.03.2018 г.

Принята к публикации 14.05.2018 г.

Изучены внутривидовые взаимоотношения двух видов общественных полевок подрода *Sumeriomys*: степной полевки *Microtus socialis* и копетдагской полевки *M. paradoxus*. Установлено, что в экспериментальных группировках при формировании их из однополых групп особей взаимоотношения, как правило, дружелюбные, однако совместное обитание двух и более самок подавляет размножение. Отмечено, что группы, сформированные из незнакомых особей, отличаются повышенной агрессивностью во взаимодействиях, что приводит к высокой смертности. Обнаружено, что копетдагская полевка отличается более высокой двигательной и социальной активностью, большей агрессивностью к незнакомым особям, а акустическое поведение особей обоих видов сходно. Отмечено, что 30% контактов между особями сопровождаются писками; самцы поют в межполовых взаимодействиях, но это поведение встречается редко (в менее чем 1% контактов).

DOI: 10.1134/S000233291903010X

Общественные полевки подрода *Sumeriomys* — один из важнейших компонентов степных и полупустынных экосистем Евразии (Зоренко, 2013), однако биология этих полевок, в том числе социальное поведение, изучена слабо. Мы работали с двумя видами полевок — степной *Microtus (Sumeriomys) socialis* Pallas, 1773 и копетдагской *Microtus (Sumeriomys) paradoxus* Ognev et Heptner, 1928.

Систематическое положение копетдагской полевки остается спорным. В 1928 г. она была описана как самостоятельный вид *Chilotus paradoxus* Ognev et Heptner (Огнев, Гептнер, 1929). Затем ей давали статус подвида (Флеров, Громов, 1934) и снова выделяли в самостоятельный вид (Зыков, Загороднюк, 1988). До сих пор не решены вопросы номенклатуры: копетдагская полевка обозначается то *M. socialis* (Golenishchev *et al.*, 2002), то *M. paradoxus* (Зыков, Загороднюк, 1988; Зоренко, 2012; Kruštufek *et al.*, 2012), то *M. irani* (Павлинов, Россолимо, 1998; Потапов и др., 1999; Маринина, 2005). В списке млекопитающих мира (Mammal..., 2005) указывают два вида: *M. paradoxus*, распространенный в Туркменистане и Копетдаге, и *M. irani*, обитающий от Израиля до восточного Ирана. Павлинов (Павлинов, 2006), напротив, объединяет эти виды в один *M. (Sumeriomys) irani*. Действительно, копетдагская полевка имеет большое сходство как с *M. socialis*, так и с *M. irani*, и при их скрещивании рождаются плодовитые,

жизнеспособные гибриды (Golenishchev *et al.*, 1999). Однако различия в морфологии и особенностях избирательного поведения при выборе полового партнера (Зоренко и др., 1997) позволяют рассматривать копетдагскую полевку в статусе самостоятельного вида (Зоренко, 2013).

Степная полевка заселяет открытые станции в сухих злаковых и злаково-полынных степях и полупустынях, поднимается в горы до 2000 м над у. м. (Громов, Ербаева, 1995). Копетдагская полевка населяет злаково-разнотравные степи в среднем и верхнем поясах гор (1000–2500 м над у. м.) или в нижнем полупустынном поясе (300–1000 м) по долинам рек и увлажненным ущельям на участках с глинистым и щебнистым грунтом (Нургельдыев, 1956; Зыков, Загороднюк, 1988).

Основа социальной структуры степной полевки — размножающаяся пара. Одновременное размножение двух самок в группе наблюдается крайне редко. В семейных группах действует механизм табу инцеста, ограничивающий вероятность спариваний между родственными особями (Зоренко и др., 1997).

Участки взрослых пар не перекрываются, и пара охраняет жилую нору, демонстрируя агрессивное поведение: “челночные преследования”, при которых атакуемый и атакующий меняются местами при пересечении границы участка (Громов,

2008). На участках пар в течение некоторого времени могут обитать молодые неполовозрелые и неразмножающиеся зверьки из их помета (Щипанов, Касаткин, 1996; Касаткин и др., 1998). Норы степной полевки образуют поселения площадью 5–170 м<sup>2</sup> с кормовыми ходами и соединены между собой тропинками (Давыдов, 1961; Рогатко, 1978; Матросов и др., 2003). Взрослые степные полевки привязаны к занимаемой территории, где идет размножение (Щипанов, Касаткин, 1996). Молодые расселяющиеся особи могут образовывать временные неразмножающиеся поселения (Щипанов, Касаткин, 1996).

Большая часть суточной активности степных полевок проходит в хорошо обустроенных норах (Мамедов, 1950). Обычно полевки активны в ранние утренние и вечерние часы; зимой активны под снегом (Зоренко, 2013).

Поселения копетдагской полевки небольшие (площадью 5–12 м<sup>2</sup>), но при высокой численности особей могут быть сплошными в результате слияния отдельных нор (Нургельдыев, 1956; Маринина, 2005). Норы копетдагской полевки сложные, имеют от 9 до 30 входных отверстий. На глубине 20–25 см ходы сливаются в сложный лабиринт (Нургельдыев, 1956). На нейтральной территории полевки миролюбивы (Рутовская, 2006), но могут быть и очень агрессивны. Именно у этого вида отмечается наиболее высокий индекс укусов по сравнению с другими видами подрода в эксперименте (Зоренко и др., 1997). Таким образом, степная и копетдагская полевки образуют сходные поселения, однако степная полевка избегает биотопов с древесно-кустарниковой растительностью и влажных пойменных участков (Касаткин, 2002), а копетдагская тяготеет к более увлажненным биотопам и нередко селится по долинам рек и на участках с древесно-кустарниковой растительностью (Нургельдыев, 1956; Маринина, Бабаев, 1973).

Социальные отношения степной и копетдагской полевок были изучены ранее (Зоренко, 2013) в попарных ссаживаниях и при формировании групп из четырех особей (два самца и две самки) в садках малой площади (до 1.25 м). Формирование групп из шести особей и на большей площади позволило нам подробнее оценить особенности поведения полевок с учетом их социальных рангов. Акустическое поведение в контексте социального поведения этих видов полевок ранее не исследовали.

Цель работы – сравнительное изучение внутривидовых взаимоотношений и акустического поведения степной и копетдагской полевок в экспериментальных группах.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изучение социальных взаимоотношений и акустического поведения общественных полевок проводили на НЭБ “Черноголовка” ИПЭЭ РАН на базе ЦКП “Живая коллекция диких видов млекопитающих”. Всего было сформировано 10 групп (258 ч наблюдений) из особей степной полевки, из зверьков виварной популяции, основатели которой были отловлены в Черноземельском районе Калмыкии, и 9 групп (276 ч наблюдений) из особей копетдагской полевки, основатели ее виварной популяции были отловлены в ущелье Ферюза, Копетдаг. Экспериментальные группы формировали по стандартизированной методике (Соколов и др., 1987). До помещения в экспериментальный вольер полевок одного пола содержали вместе с возрасту ~3 нед. Две группы из степных полевок и одна группа из копетдагских полевок были сформированы из незнакомых зверьков. Группы состояли из трех самок и трех самцов. Две группы из степных полевок и три группы из копетдагских полевок включали в себя четырех самцов и двух самок, что определялось числом зверьков, содержащихся вместе до начала эксперимента. Измененный состав экспериментальной группы не влиял на поведение полевок. Опыта размножения у зверьков не было. Полевки были индивидуально помечены выстриганием шерсти. Каждая особь участвовала в эксперименте 1 раз. За поведением зверьков визуально наблюдали в вольерах площадью 6 м<sup>2</sup> в период наибольшей активности особей в темное время суток. В вольеры помещали семь убежищ, поилку, кормушку и ветки деревьев для усложнения пространства. Расположение элементов в вольере обеспечивало возможность визуального наблюдения и распознавания меток. В процессе наблюдений регистрировали двигательную активность вне убежищ зверьков с точностью до 1 мин методом сплошного протоколирования (Попов, Ильченко, 2008), фиксировали все взаимодействия и отмечали контакты, при которых полевки издавали звуковые сигналы. Эксперимент продолжался не менее месяца, в течение которого проводили 8–11 наблюдений средней продолжительностью  $3.3 \pm 0.3$  ч ( $n = 204$ ). В конце месяца в каждую группу 2 раза подсаживали чужаков (самку, затем самца) и регистрировали реакцию на них особей-резидентов.

Всего в эксперименте участвовало 80 степных и 70 копетдагских полевок, из которых за 60 степными полевками (28 самками и 32 самцами) и 54 копетдагскими полевками (23 самками и 31 самцами) наблюдали в течение всего эксперимента, а поведение 20 особей степных (по 10 самцов и самок) и 16 особей копетдагских (по 8 самцов и самок) регистрировали только в течение одного наблюдения в качестве “чужаков”.

За основу типологизации взаимодействий взято описание поведения зверьков рода *Clethrionomys* (Johst, 1967) и общественных полевок (Зоренко, 2013).

Выделяли следующие типы взаимодействий:

жесткие агрессивные контакты — преследования, нападения (выпады), клубки, укусы и боксирования;

мягкие агрессивные контакты — выпады лапами при подходе другой особи, вставания, отталкивания;

опознавательные — назоназальные, назоанальные и обнюхивания других частей тела. Это взаимодействие считалось самостоятельным взаимодействием, если после обнюхиваний зверьки расходились, не демонстрируя ни агрессивного, ни дружелюбного поведения. Однако часто взаимное обнюхивание предшествовало другому поведению, в этом случае контакт относили к тому типу поведения, которое следовало за обнюхиванием;

дружелюбное поведение — сидение рядом, груминг, следование, подлезание;

избегание контакта;

половое поведение — садки, следование в половом контексте, спаривание;

оборона убежища — взаимодействие, при котором один зверек пытается войти в убежище, а другой его не пускает. Этот тип контактов часто сопровождается писканиями, причем взаимодействующие зверьки имеют разные мотивации: агрессивную, исследовательскую и половую.

Экспериментальные группы делили на группы с агрессивным и дружелюбным поведением. В первом случае выделяли доминанта по соотношению инициированной им и направленной на него агрессии (Гольцман, 1983). Подчиненные особи крайне редко инициировали агрессивные контакты. В большинстве групп с дружелюбным поведением статус всех зверьков определяли как нейтральный, но в качестве потенциального доминанта (активной особи) выделяли зверьков, атаковавших чужаков. Все контакты делили на три типа партнерства: взаимодействия между самками, между самцами и между особями разного пола.

Полученные результаты обрабатывали с помощью программы Statistica 13 (StatSoft, USA). При описании использовали среднее значение  $\pm$  ошибку средней. Характеристики поведения у разных видов сравнивали с помощью дисперсионного анализа ANOVA (ANalysis Of VAriance, гнездовой план), при множественном сравнении использовали Tukey post-hoc test. По результатам анализа при сравнении приводили значения  $F$  (критерий Фишера) и  $p$  (уровень значимости). Различия считали достоверными при  $p < 0.05$ . Характеристики, выраженные в процентах, сравнивали по тесту  $\chi^2$ .

Для каждой отдельной особи длительность ее нахождения вне убежища нормировали на 1 ч за каждое отдельное наблюдение, затем считали среднюю двигательную активность особи за все дни эксперимента. Кормовую активность оценивали как долю времени в процентах, которую особь тратила на кормление, в суммарной длительности нахождения каждого зверька вне убежища. Из среднего значения двигательной активности и доли времени, потраченного особью на кормление, формировали выборки для сравнения видовых, половых и статусных особенностей двигательной и кормовой активностей полевок.

Мы рассматривали отдельно поведение полевок в первые сутки формирования группы, когда особи знакомились друг с другом; в сутки, когда подсаживали чужаков, и в сформированных группах с 3-х по 30-е сут после начала эксперимента. При сравнении социальной активности разных видов в первые сутки с помощью ANOVA (гнездовой план) сравнивали общее число контактов в группе за одно наблюдение сразу после ссаживания полевок в экспериментальный вольер с учетом половой принадлежности партнеров: самки—самки, самцы—самцы и самки—самцы, причем фактор “партнер” вкладывался в фактор “вид”. Анализ наиболее часто демонстрируемых типов взаимодействий между особями с учетом половой принадлежности партнеров проводили с помощью ANOVA (гнездовой план) для каждого вида отдельно, причем фактор “тип контакта” вкладывали в фактор “партнер”.

При сравнении социальной активности разных видов с 3-х по 30-е сут и в эксперименте с подсаживанием “чужаков” для каждой группы рассчитывали среднее значение общего числа контактов каждой особи за одно наблюдение с учетом половой принадлежности партнеров. Затем из полученных средних для каждой группы проводили анализ с помощью ANOVA (гнездовой план), причем фактор “партнер” вкладывался в фактор “вид”. Для сравнения социальной активности особей в первые сутки в эксперименте с чужаками и во время остальных наблюдений эти же выборки сравнивали с помощью ANOVA (гнездовой план), в которой фактор “тип наблюдений” вкладывали в фактор “партнеры” для каждого вида отдельно.

Поскольку выборки по группам с агрессивным поведением и группам, составленным из незнакомых особей, были малы, статистические сравнения проводили с помощью непараметрического критерия Краскела–Уоллиса ANOVA.

Для оценки акустического поведения полевок использовали понятие “акустическая активность” (Рутовская, 1990). Ее рассчитывали как отношение (в процентах) числа взаимодействий, сопровождающихся звуковыми сигналами, к об-

**Таблица 1.** Средняя двигательная активность степных и копетдагских полевков с разным статусом, пересчитанная на 1 ч наблюдений, и доля в процентах общей активности, затраченной полевками на кормовое поведение

Пол	Социальный статус особей	Степная полевка		Копетдагская полевка	
		двигательная активность, мин	кормовое поведение, %	двигательная активность, мин	кормовое поведение, %
Самки	Нейтральные	8.9 ± 1.5 <sup>a</sup> (16)	5.5 ± 1.8 (16)	9.9 ± 0.9 <sup>a</sup> (16)	8 ± 1.2 (16)
	Доминанты	11.2 ± 0.6 <sup>ab</sup> (2)	3.3 ± 0.1(2)	13.6 <sup>ab</sup> (1)	10.5 (1)
	Подчиненные	4.6 ± 2.2 <sup>ab</sup> (3)	2.4 ± 2.4 (3)	18.3 ± 1.4 <sup>ab</sup> (2)	0.7 ± 1.1 (2)
	Агрессивные к чужакам	14.8 ± 2.8 <sup>ab</sup> (7)	5.4 ± 2 (7)	15 ± 5.2 <sup>ab</sup> (4)	5.3 ± 2.6 (4)
	Чужаки	17.8 ± 3.8 <sup>ab</sup> (10)	0.8 ± 0.6 (10)	15.7 ± 5.2 <sup>ab</sup> (8)	1.1 ± 0.6 (8)
Самцы	Нейтральные	9.4 ± 1.5 <sup>ab</sup> (16)	6.3 ± 2.3 (16)	9.5 ± 0.9 <sup>a</sup> (14)	7.8 ± 1.3 (14)
	Доминанты	14.1 ± 2.1 <sup>ab</sup> (3)	2.8 ± 2 (3)	15.8 ± 3.1 <sup>ab</sup> (3)	5.8 ± 3.2 (3)
	Подчиненные	7.6 ± 1.4 <sup>ab</sup> (6)	11.2 ± 4.6 (6)	14.4 ± 1.7 <sup>ab</sup> (7)	12.8 ± 4.6 (7)
	Агрессивные к чужакам	11.2 ± 1.3 <sup>ab</sup> (7)	6 ± 2 (7)	13.5 ± 1.3 <sup>ab</sup> (7)	7.8 ± 1.1 (7)
	Чужаки	18.9 ± 3.9 <sup>b</sup> (10)	1.0 ± 0.8 (10)	20.5 ± 3.3 <sup>b</sup> (8)	9.6 ± 2.4 (8)
Сравнение по ANOVA (гнездовой план)	По полу	$F_{1,70} = 0.13$ , $p = 0.716$	$F_{1,70} = 1.14$ , $p = 0.289$	$F_{1,60} = 0.01$ , $p = 0.903$	$F_{1,60} = 3.5$ , $p = 0.066$
	По статусу	<b><math>F_{8,70} = 2.99</math></b> , <b><math>p = 0.006</math></b>	$F_{8,70} = 1.62$ , $p = 0.136$	<b><math>F_{8,60} = 3.96</math></b> , <b><math>p = 0.008</math></b>	$F_{8,60} = 1.81$ , $p = 0.091$

Примечание. ANOVA (гнездовой план) – дисперсионный анализ. Разные буквенные индексы в столбцах обозначают достоверно различающиеся значения по тесту Tukey post-hoc; для табл. 1, 2, 6, 7. В скобках даны значения  $n$  – число наблюдений.  $F$  – критерий Фишера и  $p$  – уровень значимости; для табл. 1, 2, 6–8. Жирным шрифтом выделены достоверные значения; для табл. 1–8.

шему числу всех взаимодействий между особями. Акустическую активность рассчитывали для каждой особи, а затем проводили сравнение между видами с учетом пола с помощью ANOVA (гнездовой план), в которой фактор “пол” вкладывали в фактор “вид”. Для сравнения акустической активности особей разных рангов использовали ANOVA (гнездовой план) для каждого вида отдельно, причем фактор “социальный ранг” вкладывали в фактор “пол”.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Средняя двигательная активность (пересчитанная на 1 ч наблюдений) резидентных особей копетдагской полевки была несколько больше, однако не достигла достоверного уровня, по сравнению с двигательной активностью степной полевки (11.9 ± 0.7 мин ( $n = 54$ ) и 9.9 ± 0.7 мин ( $n = 60$ ) соответственно,  $F_{1,110} = 3.56$ ,  $p = 0.061$ ). При этом двигательная активность самцов и самок одного вида была одинаковая ( $F_{2,110} = 0.04$ ,  $p = 0.957$ ).

Двигательные активности зверьков, имеющих разные статусы, слабо различаются. Подчиненные самцы и самки степной полевки малоактивны, напротив самки, проявляющие повышенную

агрессивность к “чужакам”, более активны, чем нейтральные и подчиненные самки, однако достоверного уровня различий в двигательной активности достигают только малоактивные нейтральные самки и очень активные самцы-чужаки ( $F_{8,70} = 2.99$ ,  $p = 0.006$ ) (табл. 1). Двигательная активность копетдагской полевки также мало зависит от статуса. Наименее активны нейтральные особи обоих полов, чья активность достоверно отличается от таковой у самцов-чужаков ( $F_{8,60} = 3.96$ ,  $p = 0.008$ ). Продолжительность кормового поведения особей у обоих видов одинаковая ( $F_{1,110} = 2.26$ ,  $p = 0.136$ ) и составляет в среднем 6 ± 1% ( $n = 60$ ), и 8 ± 0.8% ( $n = 54$ ) общей длительности активности каждой особи у степной и копетдагской полевки соответственно.

У обоих видов полевков в группах, которые формировали ссаживанием субгрупп полевков одного пола, до эксперимента содержащихся вместе, иерархическая структура не устанавливалась. Была одна группа из особей степной и две из особей копетдагской полевки, в которых была зафиксирована агрессия между зверьками. Таким образом, все экспериментальные группы разделились на три типа: I – группы с дружелюбным поведением между особями (семь групп степных

**Таблица 2.** Среднее число контактов за один период наблюдений (3 ч) при разных условиях в группах с дружелюбным поведением, сформированных из особей степных ( $n = 7$ ) и копетдагских полевков ( $n = 6$ )

Полевка	Тип партнеров	Тип наблюдений			Сравнение
		1-е сут	3-и–30-е сут	с чужаком	
Степная	Самка–самка	$4.1 \pm 2.1^a$	$1.8 \pm 1^a$	$24.4 \pm 8.7^{ac}$	По типу партнеров $F_{2, 54} = 3.78$ , $p = 0.029$ ; по типу наблюдений $F_{6, 54} = 15.3$ , $p = 0.001$
	Самец–самец	$6.7 \pm 2.6^a$	$1.8 \pm 0.5^a$	$39.9 \pm 9.3^c$	
	Самец–самка	$11.3 \pm 3.1^{ad}$	$4.3 \pm 1.3^a$	$48.2 \pm 6.2^c$	
Копетдагская	Самка–самка	$4.5 \pm 2.8^a$	$2.4 \pm 0.8^a$	$19.7 \pm 6.2^{ac}$	По типу партнеров $F_{2, 45} = 5.44$ , $p = 0.008$ ; по типу наблюдений $F_{6, 45} = 3.28$ , $p = 0.009$
	Самец–самец	$17.2 \pm 2.7^{ad}$	$7.5 \pm 1.6^{ab}$	$36.7 \pm 8.9^{ac}$	
	Самец–самка	$34.8 \pm 14.9^{de}$	$13.2 \pm 2.8^{bc}$	$32.4 \pm 6.7^{ce}$	
Сравнение	По виду	$F_{1, 33} = 5.25$ , $p = 0.028$	$F_{1, 33} = 19.6$ , $p = 0.001$	$F_{1, 33} = 1.52$ , $p = 0.226$	ANOVA (гнездовой план)
	По типу партнеров	$F_{4, 33} = 3.07$ , $p = 0.03$	$F_{4, 33} = 7.44$ , $p = 0.001$	$F_{4, 33} = 1.84$ , $p = 0.143$	

полевков и шесть групп копетдагских полевков); II – группы с агрессивным поведением между некоторыми особями (одна группа степных полевков и две группы копетдагских полевков); III – группы, сформированные из незнакомых особей (две группы степных полевков и одна группа копетдагских полевков).

В группах с дружелюбным поведением в первые сутки копетдагская полевка показала более высокую социальную активность, чем степная ( $F_{1, 33} = 5.25$ ,  $p = 0.028$ ). В среднем за одно наблюдение копетдагская полевка продемонстрировала  $56.5 \pm 14.9$  контакта,  $n = 6$  (групп), а степная только  $22.1 \pm 3.1$  контакта,  $n = 7$  (групп). Большая социальная активность копетдагской полевки была связана с большим числом взаимодействий между самцами и самками ( $34.8 \pm 14.9$  контакта,  $n = 6$ ) по сравнению со степными полевками ( $11.3 \pm 2.8$  контакта,  $n = 7$ ,  $F_{4, 33} = 3.07$ ,  $p = 0.028$ ) (табл. 2). Степные полевки достоверно больше демонстрировали в первые сутки оборону убежища, когда самец пытался зайти к самке, по сравнению со всеми остальными типами контактов ( $F_{19, 132} = 3.82$ ,  $p = 0.001$ ). Особи копетдагской полевки чаще обнюхивались и демонстрировали дружелюбные взаимодействия между самцами и самками ( $F_{19, 110} = 5.10$ ,  $p = 0.001$ ).

После первых суток число контактов между особями несколько уменьшалось, но эти различия не достигали достоверного уровня (табл. 2). При этом число контактов у копетдагских полевков

было больше таковых у степных полевков ( $F_{1, 33} = 19.6$ ,  $p = 0.001$ ). У обоих видов в этот период преобладали опознавательные и дружелюбные контакты между всеми типами партнеров.

При подсаживании чужаков социальная активность резидентных полевков резко повышалась ( $F_{4, 33} = 7.44$ ,  $p = 0.001$ ) (табл. 2) как у обоих видов, так и у разных типов партнеров ( $F_{1, 33} = 1.52$ ,  $p = 0.226$  и  $F_{4, 33} = 1.84$ ,  $p = 0.143$ ). Взаимодействия между самцами у обоих видов были преимущественно агрессивными, а между разными полами – опознавательными.

В группах с агрессивным поведением в первые сутки число взаимодействий между копетдагскими полевками было больше ( $82 \pm 12$  контактов,  $n = 2$ ), чем у степных полевков (29 контактов, хотя из-за маленького объема выборки статистические различия недостоверны) (табл. 3). Самки степных полевков в первые сутки активно исследовали и обороняли убежища или избегали взаимодействий. Копетдагские полевки демонстрировали опознавательные и дружелюбные взаимодействия. В последующие дни (3-и–30-е сут наблюдений) число контактов уменьшалось (не достигая достоверного уровня) у обоих видов, хотя социальная активность копетдагских полевков была выше (табл. 3).

При подсаживании чужаков активность резидентных полевков возрастает у обоих видов (не достигая достоверного уровня). Контакты преимущественно носят агрессивный характер:

**Таблица 3.** Среднее число контактов за один период наблюдений (3 ч) при разных условиях в группах с агрессивным поведением, сформированных из особей степных ( $n = 1$ ) и копетдагских полевков ( $n = 2$ )

Полевка	Тип партнеров	Тип наблюдений			Сравнение по типу наблюдений
		1-е сут	3-и–30-е сут	с чужаком	
Степная	Самка–самка	11	1.2	58	–
	Самец–самец	2	2.2	28	–
	Самец–самка	16	3.6	42.5	–
Копетдагская	Самка–самка	$9.0 \pm 4.0$	$6.9 \pm 1.1$	$24.2 \pm 10.3$	$H_{(2, N=6)} = 3.43$ , $p = 0.18$
	Самец–самец	$21 \pm 2$	$6 \pm 0.6$	$37 \pm 11$	$H_{(2, N=6)} = 4.57$ , $p = 0.102$
	Самец–самка	$52 \pm 12$	$7 \pm 1$	$57 \pm 42$	$H_{(2, N=6)} = 3.43$ , $p = 0.18$
Сравнение между видами		$H_{(1, N=9)} = 2.4$ , $p = 0.121$	$H_{(1, N=9)} = 5.45$ , $p = 0.019$	$H_{(1, N=9)} = 0.6$ , $p = 0.438$	Краскел–Уоллис ANOVA

Примечание. “–” – отсутствие наблюдений или сравнений из-за малого числа наблюдений,  $H$  – критерий Краскела–Уоллиса; для табл. 3, 4.

преследования, оборона убежища и избегания взаимодействий.

В первые сутки в группах, сформированных из незнакомых особей, число взаимодействий между самцами копетдагских полевков (170 контактов,  $n = 1$ ) было больше таковых у степных полевков ( $60.0 \pm 11.5$  контакта,  $n = 2$ ), хотя из-за маленького объема выборки статистические различия недостоверны. В первые сутки у обоих видов взаимодействия носили агрессивный характер и часто регистрировали оборону убежища, а взаимодействия между полами были дружелюбные и опознавательные.

В уже сформированных группах число контактов уменьшалось, причем социальная активность копетдагских полевков была достоверно выше (табл. 4); в результате жестких агрессивных взаимодействий уже на 5-е сут четыре особи копетдагских полевков погибли и наблюдение прекратили. Между особями степной полевки остаются преимущественно дружелюбные контакты. При подсаживании чужаков в группы степных полевков число контактов, в частности агрессивность резидентных самцов, увеличилось (хотя из-за маленького объема выборки статистические различия недостоверны).

В группах с дружелюбным поведением смертность особей за все время проведения эксперимента у обоих видов составила 7–8% ( $n = 42$  и 36). Однако в группах с агрессивным поведением смертность особей была достоверно больше (табл. 5). Смертность была значительно выше в группах, составленных из незнакомых зверьков,

причем у копетдагских полевков больше, чем у степных полевков.

В группах степных полевков с дружелюбным поведением успешного размножения зарегистрировано не было, однако 71% ( $n = 24$ ) самок забеременели и родили выводки после рассаживания их из группы, независимо от числа самцов, проживающих с ними. У копетдагских полевков после рассаживания групп с дружелюбным поведением размножилось 73% ( $n = 15$ ) самок. В группах с агрессивным поведением размножились две самки из трех степных полевков и две самки из четырех копетдагских полевков. При этом у копетдагских полевков в двух группах было зафиксировано успешное размножение одной из самок в присутствии второй, не размножающейся самки. В группах, сформированных из незнакомых зверьков, у степных полевков также размножились две самки из трех, а у копетдагских полевков выжила единственная самка, но она не размножилась и после эксперимента.

Акустическое поведение полевков в группах представлено двумя сигналами: писком, встречающимся во многих взаимодействиях и имеющим широкую изменчивость по интенсивности, и пением, которое демонстрируют самцы при уходе за самками. Общая акустическая активность степной полевки в группах была высока и составляла 31.3% для писков и 0.1% для пения ( $n = 2752$ , где  $n$  – общее число взаимодействий между особями, зарегистрированное у этого вида), у копетдагской полевки – 30.1% для писков и 1% для пения ( $n = 3146$ ). Акустическая активность особей у обоих видов не различается ( $F_{1, 145} = 0.001$ ,

**Таблица 4.** Среднее число контактов за один период наблюдений (3 ч) при разных условиях в группах, сформированных из незнакомых особей степной ( $n = 2$ ) и копетдагской полевков ( $n = 1$ )

Полевка	Тип пар	Тип наблюдений			Сравнение по типу наблюдений
		1-е сут	3-и–30-е сут	с чужаком	
Степная	Самка–самка	12.5 ± 11.5	4 ± 4	24.3 ± 17.7	$H_{(2, N=6)} = 2.57$ , $p = 0.277$
	Самец–самец	24 ± 4	2.7 ± 0.9	13 ± 6.5	$H_{(2, N=6)} = 3.43$ , $p = 0.180$
	Самец–самка	23.5 ± 0.5	3.8 ± 2	28.3 ± 10.5	$H_{(2, N=6)} = 4.57$ , $p = 0.102$
Копетдагская	Самка–самка	10	8	–	–
	Самец–самец	92	8	–	–
	Самец–самка	68	19.5	–	–
Сравнение между видами		$H_{(1, N=9)} = 1.08$ , $p = 0.299$	$H_{(1, N=9)} = 4.45$ , $p = 0.034$	–	Краскел–Уоллис ANOVA

**Таблица 5.** Смертность особей в экспериментальных группах разного типа, сформированных из особей степной и копетдагской полевков, %

Полевка	I	II	III	Сравнение между типами групп
Степная	7 (42)	17 (6)	33 (12)	$\chi^2 = 7.088$ , $p = 0.008$
Копетдагская	8 (36)	25 (12)	67 (6)	$\chi^2 = 15.413$ , $p = 0.001$
Сравнение между видами	$\chi^2 = 0.136$ , $p = 0.712$	$\chi^2 = 3.413$ , $p = 0.065$	$\chi^2 = 52.284$ , $p = 0.001$	ANOVA (гнездовой план)

Примечание. I – группы с дружелюбным поведением; II – группы с агрессивным поведением; III – группы, сформированные из незнакомых особей; для табл. 5, 8. В скобках дано  $n$  – общее число особей в группах разного типа на начало эксперимента; для табл. 5–8.

$p = 0.967$ ), но самки у обоих видов пищат чаще, чем самцы ( $F_{2, 145} = 3.75$ ,  $p = 0.026$ ). Так, акустическая активность самок степной полевки составляла  $27.4 \pm 4.4\%$  ( $n = 37$ ), копетдагской полевки –  $24.1 \pm 4.0\%$  ( $n = 31$ ) по сравнению с самцами этих видов ( $14.4 \pm 3.1\%$  ( $n = 42$ ) и  $17.2 \pm 4.0\%$  ( $n = 39$ ) соответственно).

Наиболее акустически активны были подчиненные особи и чужаки у обоих видов, наименьшая акустическая активность отмечалась у особей, проявляющих агрессию к чужакам, и у нейтральных особей (табл. 6).

Акустическая активность особей при разных типах взаимодействий различается, но одинакова у разных видов (табл. 7). Наиболее часто писки зверьки издают при обороне убежища. Часто пищат зверьки, избегающие контакта, или те, на которых напали. В меньшей степени писки издают самки при мягкой агрессии (отталкивании лапами) и при половых взаимодействиях. При других

взаимодействиях частота встречаемости писков обычно не превышает 5%.

Акустическая активность зверьков разных видов в группах с разным поведением была одинаковой (табл. 8). Пение самцов в дружелюбных взаимодействиях было отмечено только в двух группах с дружелюбным поведением степных полевков (из десяти групп) и в пяти группах копетдагских полевков (из девяти групп).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Степные и копетдагские полевки имеют практически одинаковые двигательную и кормовую активности особей, которые не различаются ни между видами, ни между полами. Небольшая различия активности можно отметить у особей разного статуса. Особенно высокой двигательной активностью отличаются “чужаки”, что логично, поскольку они находятся на незнакомой террито-

**Таблица 6.** Акустическая активность (%) особей степной и копетдагской полевки с разными статусами

Статус собей	Полевки			
	степная		копетдагская	
	самки	самцы	самки	самцы
Нейтральные	13.5 ± 3.3 <sup>a</sup> (15)	1.8 ± 0.6 <sup>a</sup> (16)	11.8 ± 2.4 <sup>a</sup> (13)	4.7 ± 1.5 <sup>a</sup> (19)
Доминанты	10.7 ± 1.8 <sup>a</sup> (4)	5 ± 1.8 <sup>ac</sup> (4)	10.7 ± 3.8 <sup>a</sup> (2)	1.7 ± 0.8 <sup>a</sup> (2)
Подчиненные	59.1 ± 8.2 <sup>b</sup> (4)	24.9 ± 5.2 <sup>c</sup> (7)	36.8 ± 12.4 <sup>b</sup> (3)	43.1 ± 8.8 <sup>b</sup> (3)
Активные против чужаков	3.5 ± 0.9 <sup>a</sup> (4)	3.1 ± 1.2 <sup>a</sup> (6)	10.2 ± 3.8 <sup>a</sup> (5)	1.8 ± 0.6 <sup>a</sup> (7)
Чужаки	51.7 ± 8.5 <sup>b</sup> (10)	40.1 ± 7.9 <sup>c</sup> (9)	51.6 ± 7.4 <sup>b</sup> (8)	54.5 ± 8.4 <sup>b</sup> (8)
Сравнение по полу	$F_{1, 69} = 10.88, p = 0.002$		$F_{1, 60} = 0.55, p = 0.459$	
Сравнение по статусу особи	$F_{8, 69} = 14.75, p = 0.001$		$F_{8, 60} = 20.16, p = 0.001$	

Примечание. Сравнение проводили с использованием ANOVA (гнездовой план).

**Таблица 7.** Акустическая активность (%) особей степной и копетдагской полевки при разных типах взаимодействий

Тип взаимодействий	Поведение особи	Полевки	
		степная	копетдагская
Агрессия	Особь, инициирующая контакт	1.1 ± 1.1 <sup>a</sup> (46)	0.2 ± 0.1 <sup>a</sup> (43)
	Особь атакованная	37.7 ± 4.8 <sup>b</sup> (56)	47.1 ± 5.1 <sup>b</sup> (46)
Оборона убежища	Особь, пытающаяся войти в убежище	3.4 ± 1.8 <sup>acf</sup> (65)	4.1 ± 1.6 <sup>ac</sup> (60)
	Особь, не пускающая партнера в убежище	83.4 ± 3.5 <sup>d</sup> (59)	78.1 ± 4.2 <sup>d</sup> (62)
Избегание контакта	Убегающая особь	36.4 ± 5 <sup>eb</sup> (55)	38 ± 6.4 <sup>eb</sup> (43)
Опознавание	Оба партнера	1.7 ± 0.6 <sup>acf</sup> (67)	3.3 ± 1 <sup>acf</sup> (69)
Дружелюбные взаимодействия	Потревоженный партнер	5 ± 2.1 <sup>ach</sup> (68)	10.2 ± 2.3 <sup>acfh</sup> (69)
Мягкая агрессия	Отталкивание лапами	18.9 ± 4.7 <sup>acg</sup> (50)	19.8 ± 4.4 <sup>cehg</sup> (50)
Половые взаимодействия	Самки, за которыми следует самец	25 ± 25 <sup>abcefhg</sup> (4)	31.2 ± 11.7 <sup>behg</sup> (13)
Сравнение ANOVA (гнездовой план)		По виду $F_{1, 907} = 0.95,$ $p = 0.329$	По типу взаимодействий $F_{16, 907} = 62.4,$ $p = 0.001$

**Таблица 8.** Акустическая активность (%) зверьков из разных типов групп, сформированных из степных и копетдагских полевки

Тип групп	Полевки		Сравнение по виду
	степная	копетдагская	
I	17.7 ± 3.2 (56)	18 ± 3.3 (48)	$F_{1, 143} = 0.01, p = 0.934$
II	23.2 ± 7.4 (8)	23.6 ± 6.6 (16)	
III	29.1 ± 6 (15)	29.7 ± 10.5 (6)	
Сравнение по типу групп	$F_{4, 143} = 1.11, p = 0.357$		ANOVA (гнездовой план)

рии и исследуют ее. Небольшую активность показывают нейтральные особи. Надо отметить, что подчиненные и самцы, и самки степной полевки также малоактивны в группе, напротив, у копетдагской полевки они очень активны, хотя достоверных различий не получено, так как полевок со статусом подчиненная особь в группах обоих видов мало.

В группах с дружелюбным поведением социальная активность (число контактов) особей велика, но у копетдагских полевок она выше, чем у степных. Эта активность резко повышается при подсаживании чужаков. По характеру взаимоотношений в первые сутки, когда самцы знакомились с самками, у степных полевок чаще встречались контакты, при которых самец пытался проникнуть в убежище, а самка его не пускала, в то время как копетдагские полевки демонстрировали чаще дружелюбные и опознавательные контакты.

В группах с агрессивным поведением и в группах, сформированных из незнакомых особей, прослеживалась та же тенденция: социальная активность у копетдагских полевок была выше, чем у степных. У обоих видов число контактов в первые сутки было больше и при подсаживании чужаков, однако из-за малого объема выборки различия не достигали достоверного уровня.

В группах, в которых регистрировали агрессию между зверьками, доля погибших зверьков значительно увеличивалась. Увеличение смертности в экспериментальных группах было показано ранее при увеличении плотности популяции у рыжих полевок *Clethrionomys glareolus*, что, по мнению автора, могло быть результатом социального давления и повышенного стресса у животных (Галанина, 1990). Связь увеличения плотности населения и повышения секреции гормонов стресса была отмечена и в природе на примере водяной полевки *Arvicola terrestris* (Moshkin *et al.*, 2003). В наших экспериментах повышение смертности может свидетельствовать о том, что жизнь в группе, особенно с агрессивными взаимоотношениями, не является оптимальной для этих видов. Действительно, оба вида общественных полевок имеют большую склонность к моногамии (Зоренко, 2013).

Социальная структура поселений степных полевок представляет собой семейные группы с явно выраженным территориальным консерватизмом (Громов, 2008), с высоким уровнем родительской заботы не только самок, но и самцов, но социальные связи между родителями и потомками быстро ослабевают (Громов, 2013). Также не было отмечено формирования иерархической структуры в группировках общественных полевок. Особенностью социальной структуры степных полевок оказалось отсутствие успешного размножения в

присутствии двух и более самок. Подавление размножения у самок-дочерей было отмечено и ранее (Зоренко, 2013). Более 70% самок, участвовавших в эксперименте, размножились после рассаживания их парами с другими самцами или если в группе оставляли одну самку с несколькими самцами. Таким образом, для успешного размножения самок степных полевок необходимо было именно разделение самок, а не формирование моногамной пары. Наличие нескольких самцов не подавляет размножение, и множественное отцовство возможно. Например, в вольерной популяции степных полевок дважды отмечались спаривания самок с несколькими самцами (Громов, 2003). Отсутствие успешного размножения в присутствии других самок было выявлено и для копетдагских полевок. В эксперименте и после рассадки в пары с самцами размножились 65% самок и только две (10%) из них успешно размножились в группе в присутствии неразмножающейся дочери. Эта особенность отличает общественных полевок от других полевок подсемейства *Arvicolinae*, в том числе от наиболее родственных им полевок группы “arvalis” (Bannikova *et al.*, 2010), в которых несколько самок могут одновременно размножаться в одной группировке и даже устраивать совместные гнезда (Воусе, Воусе, 1988).

Социальная структура популяций копетдагских полевок по сравнению со степными менее изучена. Исследования показали, что копетдагские полевки по сравнению со степными отличаются большими двигательной и социальной активностями, а также агрессивностью. Более жесткие отношения приводили к большей смертности зверьков в группах, особенно составленных из незнакомых особей.

Общественные полевки осваивали сухие биотопы степей и полупустынь (Зоренко, 2013). Необходимость больших энергетических затрат на строение нор может стать критическим фактором для выживания и размножения полевок, живущих в таких условиях. Например, полигиния и коммунальное размножение китайской полевки могут быть связаны с уменьшением временных и энергетических затрат на строительство новой норы в условиях низкотравной степи (Сморкачева, Орлова, 2011). При этом китайская полевка *Lasiopodomys mandarinus* более специализированный землерой, с выраженным подземным образом жизни, с некоторыми признаками эусоциальности (Smorkatcheva, Lukhtanov, 2014).

Однако у общественных полевок, также живущих в степях и полупустынях более жаркого и сухого климата, не получили своего развития коммунальные отношения, а сформировалась моногамия с доминированием размножения одной пары животных (Зоренко, 2013). Многолетнее использование одних и тех же норных систем позволяет

уменьшить интенсивность рытья нор, но в период активного размножения у общественных полевок вероятно конкуренция за них. Недостаток свободных нор может объяснять и формирование временных поселений у степных полевок *M. socialis*, в которых размножения не происходит (Щипанов, Касаткин, 1996) из-за высокого социального давления в присутствии других половозрелых самок.

Другой вид, живущий в сходных условиях, — полевка Брандта *Lasiopodomys brandti* — формирует колонии и ведет дневной образ жизни (Хрущевский, Копылова, 1957; Авирмэд, 1981; Grosse *et al.*, 1984). Семья полевок Брандта состоит из 1–2 перезимовавших самцов, 1–3 перезимовавших самок, 2–4 примкнувших к размножению самок весеннего помета и молодых зверьков нескольких выводков (Zhang, Zhong, 1981; Fang, Sun, 1991), образуя в конце сезона крупные сообщества, в состав которых могут войти особи из соседних семей (Wan *et al.*, 2002). Для этого вида социальное давление не приводит к подавлению размножения самок.

И китайская полевка, и полевка Брандта имеют хорошо развитую акустическую сигнализацию (Никольский, 1979; Рутовская, 2011, 2012). В отличие от них у общественных полевок акустическая сигнализация слабо развита. Она включает в себя эмоциональный сигнал (писк, характерный для многих грызунов) и сигнал ухаживания — пение. При этом акустическое поведение, как репертуар звуков, так и акустическая активность особей в разных ситуациях, у обоих исследованных видов не отличается.

У самцов полевок разных видов подсемейства Arvicolinae нередко отмечено вальсирование и “сексуальное пение” (Зоренко 1990; Зоренко, Рутовская, 2006; Рутовская, Никольский, 2014). Однако вероятность проявления этого паттерна при спаривании полевок неодинакова у разных видов. По мнению Зоренко, пение — новое приобретение в эволюции полевок (Зоренко, 2013). У самцов видов *Blanfordimys* и *Neodon* пение не отмечено. В под родах *Sumeriomys*, *Terricola* *Microtus* (группа “arvalis”) доля поющих самцов невелика (0–25%). Напротив, в роде *Alexandromys* пение отмечено у большинства самцов (50–100% в зависимости от вида). У видов из родов *Lasiopodomys* и *Chionomys* пение демонстрируют еще больше самцов (75–100%) (Зоренко, 2013). У общественных полевок песня была зафиксирована в 30% опытов с *M. paradoxus*, у 20% самцов *M. socialis* (Зоренко, 1990). Вероятно, низкий уровень использования пения связан с тем, что общественные полевки преимущественно моногамы. Когда пара уже создана, для спаривания самцу необходимо только оценить физиологическое состояние самки и не

требуется преодоления мотивации страха и синхронизации поведения.

Автор благодарит Ю.М. Ковальскую за предоставление животных для экспериментов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10269).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авирмэд Д. Экология полевок Брандта и ее роль в степном биогеоценозе: Автореф. дис. канд. биол. наук. Улан-Батор: Национальный университет Монголии, 1981. 30 с.
- Галанина Т.М. Социальные отношения рыжих полевок в экспериментальных группах. Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1990. 283 с.
- Гольцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники, серия зоология позвоночных. Т. 12. Проблемы этологии наземных позвоночных. М.: ВИНТИ, 1983. С. 71–150.
- Громов В.С. Социальная структура семейных групп общественной полевок (*Microtus socialis* Pall) в условиях лабораторного и вольерного содержания // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 1. С. 1–10.
- Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: КМК, 2008. 581 с.
- Громов В.С. Забота о потомстве у грызунов. Физиологические, этологические и эволюционные аспекты. М.: КМК, 2013. 338 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 522 с.
- Давыдов Г.С. К распространению и экологии общественной полевок в Таджикистане // Первое совещ. по млекопитающим. М.: Изд-во МГУ, 1961. С. 91–93.
- Зоренко Т.А. Этологический анализ в систематике грызунов на примере полевок трибы *Microtini* фауны СССР: Дис. докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. 341 с.
- Зоренко Т.А. Таксономический статус общественной полевок из Копетдага // Актуальные проблемы современной териологии: Матер. конф. 18–22 сентября 2012. Новосибирск: ООО “Сибрегион Инфо”, 2012. С. 51.
- Зоренко Т.А. Общественные полевки под рода *Sumeriomys* систематика, биология и поведение. Саарбрюккене: Palmarium Acad. Publ., 2013. 548 с.
- Зоренко Т.А., Рутовская М.В. Социальное поведение и звуковые сигналы дальневосточных полевок *Microtus fortis* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. 2006. Т. 85. № 8. С. 983–997.
- Зоренко Т.А., Голенищев Ф.Н., Скиндерская И.А. Особенности поведения общественных полевок под рода *Sumeriomys* (Arvicolinae, *Microtus*) при гибридизации // Baltic Lab. Anim. Sci. 1997. V. 7. № 2. P. 77–102.
- Зыков А.Е., Загороднюк И.В. О систематическом положении общественной полевок (Mammalia, Roden-

- tia) из Копетдага // Вестн. зоологии. 1988. № 5. С. 46–52.
- Касаткин М.В. Особенности биологии и популяционная структура общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.): Сб. науч. трудов гос. биол. музея им. К.А. Тимирязева. М.: Эрудит-К, 2002. С. 103–142.
- Касаткин М.В., Исаев С.И., Савицкая Л.Е. Некоторые особенности экологии общественной полевки (*Microtus socialis*) в районе черных земель Калмыкии в период нарастания численности // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 5. С. 582–592.
- Мамедов С.И. Некоторые наблюдения над миграцией и гибелью полевки (*Microtus socialis* Pallas) // Изв. АН АзербСССР. 1950. № 1. С. 49–56.
- Маринина Л.С. Иранская полевка (*Microtus irani* Thomas, 1921) // Зайцеобразные и грызуны пустынь Средней Азии. М.: ГЕОС, 2005. С. 191–197.
- Маринина Л.С., Бабаев Х. К экологии общественной полевки (*Microtus socialis paradoxus* Ognev et Heptner, 1928) в Туркмении // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. наук. 1973. № 6. С. 60–63.
- Матросов А.Н., Кузнецов А.А., Слудский А.А., Попов Н.В., Козлова Т.А., Голосовский С.М., Манжиева В.С., Ким Т.С., Синцов В.К., Ерофеев А.В. Экологические особенности и эпизоотологическое значение общественной полевки в Прикаспийском песчаном очаге чумы // Поволж. экол. журн. 2003. № 2. С. 147–157.
- Никольский А.А. Параллелизмы предупреждающего об опасности сигнала большой песчанки *Rhombomys opimus* и полевки Брандта *Microtus brandti* (Cricetidae) // Зоол. журн. 1979. Т. 58. № 7. С. 1047–1054.
- Нургельдыев О.Н. К географическому распространению и экологии общественной полевки (*Microtus socialis paradoxus* Ognev et Heptn.) в Туркмении // Тр. Ин-та биологии АН ТуркмССР. 1956. № 4. С. 36–44.
- Огнев С.И., Гептнер В.Г. Млекопитающие среднего Копет-Дага и прилегающей равнины // Тр. Науч.-исслед. ин-та зоологии. 1929. Т. 3. № 1. С. 45–172.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих: Тр. Зоол. музея МГУ. М.: Изд-во МГУ, 2006. Т. 47. 206 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения. М.: Изд-во МГУ, 1998. 190 с.
- Попов С.В., Ильченко О.Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в зоопарках: Руководство по научным исследованиям в зоопарках. М.: Мос. зоопарк, 2008. С. 3–66.
- Потапов С.Г., Орлов В.Н., Ковальская Ю.М., Малыгин В.М., Рысков А.П. Генетическая дифференциация полевок трибы Arvicolini (Cricetidae, Rodentia) методами таксопринтного анализа и полимеразной цепной реакции со случайными праймерами // Генетика. 1999. Т. 35. № 4. С. 484–492.
- Розатко И.В. К экологии общественной полевки, обитающей в Черноморском государственном заповеднике // 50 лет Черноморскому гос. Заповеднику: Мат. Респуб. совещ. Киев: Наук. думка, 1978. С. 132–134.
- Рутовская М.В. Звуковая сигнализация лесных полевок (р. *Clethrionomys*): Дис. канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ, 1990. 170 с.
- Рутовская М.В. Социальная структура общественной полевки *Microtus paradoxus* в экспериментальных группах // Современные проблемы популяционной экологии: Матер. 9 междунар. науч.-практ. экол. конф. 2–5 октября 2006. Белгород: БГУ, 2006. С. 173–175.
- Рутовская М.В. Звуковая коммуникация китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus*, Rodentia) // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 2. С. 232–239.
- Рутовская М.В. Звуковые сигналы полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) // Сенсор. системы. 2012. Т. 26. № 1. С. 31–38.
- Рутовская М.В., Никольский А.А. Звуковая сигнализация узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.) // Сенсор. системы. 2014. Т. 28. № 2. С. 76–83.
- Сморкачева А.В., Орлова Д.В. Влияние полигинии на репродуктивный успех самок китайской полевки (*Microtus mandarinus*, Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 1. С. 71–81.
- Соколов В.Е., Галанина Т.М., Сербенюк М.А. Вариабельность социальных отношений половозрелых самцов рыжих полевок в экспериментальных условиях // Докл. АН СССР. 1987. Т. 294. № 3. С. 757–760.
- Флеров К.К., Громов И.М. Млекопитающие долины Сумбара и Чандыря // Труды Каракалинской и Кзыл-Атрекской паразитологической экспедиции 1931 года и материалы по фауне Туркмении. М.: Изд-во АН СССР и Наркомиздат Туркмении, 1934. № 6. С. 291–372.
- Хрусцелевский В.П., Копылова О.А. Материалы по экологии полевки Брандта. Сообщ. 5. Особенности сезонной и суточной активности // Изв. Иркутск. науч.-исслед. Противочум. ин-та Сибири и ДВ. 1957. Т. 16. С. 66–67.
- Щупанов Н.А., Касаткин М.В. Общественная полевка (*Microtus socialis*) в измененных ландшафтах Южного Дагестана: популяционный аспект выживания // Зоол. журн. 1996. Т. 75. № 9. С. 1412–1426.
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lisovsky A., Matrosova V., Abramson N.J., Obolenskaya E.V., Tesakov A.S. Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence // Biol. J. Linn. Soc. 2010. V. 99. P. 595–613.
- Boyce C.C.K., Boyce J.L. III Population biology of *Microtus arvalis* // J. Anim. Ecol. 1988. V. 57. P. 711–754.
- Fang J., Sun R. Seasonal dynamics of the spatial patterns of Brandt's voles // Acta Ecol. Sinica. 1991. V. 11. P. 111–116.
- Golenishchev F.N., Sablina O.V., Borodin P.M., Gerasimov S. Taxonomy of voles of the subgenus *Sumeriomys* *Argyropulo*, 1993 (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*) // Russ. J. Theriol. 2002. V. 1. № 1. P. 43–55.
- Golenishchev F.N., Malikov V.G., Arbobi M., Bulatova N.Sh., Sablina O.V., Polyakov A.V. Some new data on taxonomy of the genus *Microtus* (Rodentia, Arvicolinae) from Iran // Proc. Zool. Inst. Ras. 1999. V. 281. P. 15–20.
- Grosse W.R., Stubbe A., Schuh J., Dawaa N. Zum Raum-Zeit-Verhalten von *Microtus brandti* und *Alticola argen-*

- tatus* // Erforsch. Biol. Ress. MVR, Halle (Saale). 1984. № 4. P. 124–131.
- Johst V.* Vergleichende untersuchung des agonistischen verhaltens einiger Arten von *Clethrionomys* // Z. Tierpsychol. 1967. Bd 24. № 5. P. 558–579.
- Kryštufek B., Zorenko T., Buzan E.* New insights into taxonomy and phylogeny of social voles inferred from mitochondrial cytochrome b sequences // Mamm. Biol. 2012. V. 77. P. 178–182.
- Mammal Species of the World. A Taxonomic and geographic reference / Eds Wilson D.E., Reeder D.M. (3rd ed.). Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press, 2005. V. 2. 142 p.
- Moshkin M.P., Gerlinskaya L.A., Zajalov E.L., Kolosova I.E., Rogovin K.A., Randall J.A.* Stress and nutrition in the wild // Recent Adv. Animal Nutrition Australia. 2003. V. 14. P. 11–22.
- Smorkatcheva A.V., Lukhtanov V.A.* Evolutionary association between subterranean lifestyle and female sociality in rodents // Mamm. Biol. – Zeitsch. Säugetierkunde. 2014. V. 79. № 2. P. 101–109.
- Wan X., Wang M., Wang G., Liu W., Zhong W.* The adaptive pattern in social behavior between adult and sub-adult Brandt's voles (*Microtus brandti*) to photoperiod // Acta Theriol. Sinica. 2002. V. 22. P. 116–122.
- Zhang J., Zhong W.* On colonial structure of Brandt's vole in burrow units // Acta Theriol. Sinica. 1981. V. 1. № 1. P. 51–56.

## Social and Vocal Behavior of *Microtus socialis* and *M. paradoxus* in Experiment

M. V. Rutovskaya<sup>#</sup>

*Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: desmana@yandex.ru*

The intraspecific relationships in experiment in two species of the subgenus *Sumeriomys*: *Microtus socialis* and *M. paradoxus* were studied. Friendly relationships usually established in experimental groups, formed from same-sex squads, but the joint residence of two or more females suppresses reproduction. Groups formed from unfamiliar voles have a great aggressiveness, which leads to high mortality of individuals. Kopetdag voles differed in higher motor and social activity, less tolerance to unfamiliar individuals. Acoustic behavior in both species have not differed. Squeaks accompanied about 30% of contacts between individuals. Males singing during the intersexual interactions, but this behaviour were rare: less than 1% of contacts.