

УДК 591.552:599_323.4

КОММУНАЛЬНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ САМОК ДВУХ ПОДВИДОВ ПОЛЕВКИ ХАРТИНГА (*MICROTUS (SUMERIOMYS) HARTINGI*, RODENTIA, ARVICOLINAE) В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

© 2022 г. Т. А. Зоренко*

Биологический факультет Латвийского университета,
Елгавас 1, Рига, LV-1004 Латвия

*e-mail: tatjana.zorenko@lu.lv

Поступила в редакцию 14.08.2021 г.

После доработки 30.01.2022 г.

Принята к публикации 02.02.2022 г.

Показано успешное размножение двух подвидов полевки Хартинга в моногамных парах (моногамные группы, по 35 пар для каждого подвида). Результаты, полученные при моделировании экспериментальной полигинии, выявили различное отношение самок двух подвидов полевки Хартинга к формированию коммунальных групп из родственных (полигинные группы 1) и неродственных (полигинные группы 2) особей. В полигинных группах *M. h. lydius*, независимо от родства самок (35 групп, состоящих из сестер, и 20 групп из неродственных самок), заметно снизилась интенсивность размножения и доля успешно выкормленных детенышей по сравнению с моногамными группами. При высоких энергетических затратах на репродукцию, на одну родившую самку в полигинных группах 1 приходилось значительно меньше выкормленных детенышей, чем в моногамных группах, что предполагает отсутствие у этого подвида склонности к коммунальному размножению. Напротив, родственные самки *M. h. hartingi* успешно размножались в коммунальных группах (35 групп из сестер), демонстрируя высокую толерантность в отношениях, склонность к совместно выращиванию и кормлению детенышей и низкую детскую смертность. В полигинных группах, состоящих из неродственных самок (20 групп), их репродуктивный успех снизился из-за повышенной детской смертности. Обсуждаются возможные выгоды коммунального размножения у этого подвида, а также вероятная его связь с обитанием в условиях фрагментации биотопов и нехватки вакантных мест для расселения молодняка, что может быть важной адаптацией для *M. h. hartingi*.

Ключевые слова: коммунальное размножение, моногамия, полигиния, смертность детенышей, *Microtus hartingi*, фрагментация биотопов

DOI: 10.31857/S0044513422070145

Перспективными объектами исследования развития социальности у животных являются полевки подсемейства Arvicolinae, в котором отмечены разнообразные системы спаривания. В эволюции социальности исходно самцы и самки, по видимому, вели одиночный образ жизни (Lukas, Clutton-Brock, 2013), при этом стратегия размножения могла быть представлена промискуитетом, который отмечен у таких видов, как американская водяная (*Microtus richardsoni* (De Kay 1842)) и луговая полевка (*M. pennsylvanicus* (Ord 1815)) (Wolff, 1985). При моногамии половые партнеры формируют постоянные пары, при этом вклад в заботу о потомстве вносят либо оба родителя (Getz et al., 1990, 1993; Wolff, 1985; Smorkatcheva, Smolnyakova, 2004; Waterman, 2007; Зоренко, 2013), либо только самка (Wolff, 1985; Komers, Brotherton, 1997). Формирование стабильных пар характерно для полевок в начале сезона размно-

жения (Хрущелевский, 1954; Зоренко, 1979; Getz, Carter, 1980), при низкой численности популяции и при неблагоприятных условиях (Getz, McGuire, 1993; Waterman, 2007). Эволюция жизни в парах могла быть базовой поведенческой чертой для видов, обитающих в биотопах с обедненной кормовой базой или при дисперсном распределении пищевых ресурсов (Getz et al., 1993; Getz, McGuire, 1993). Сохранение стабильных пар, по видимому, предпочтительнее в степных, а также в аридных биотопах, где кормовая база быстро истощается, например у общественных полевок подрода *Sumeriomys* (Зоренко, 2013).

У видов, обитающих в богатых ресурсами биотопах, а также при увеличении численности животных формируются полигинные отношения, проявляющиеся в двух вариантах (Emlen, Oring, 1977). В одном случае самец контролирует изолированные участки нескольких самок, постоянно

связан с ними и защищает в течение всего репродуктивного периода, например у полевки Брандта (*Lasiopodomys brandtii* (Radde 1852)) (Хрущевский, 1954; Zophel, 1999) и калифорнийской полевки (*Microtus californicus* (Peale 1848)) (Emlen, Oging, 1977). Самцы полигинных видов отличаются повышенной агрессивностью (Хрущевский, 1954; Потапов и др., 2010): после завершения размножения до 65% самцов имеют ранения средней и сильной тяжести. Во втором случае при увеличении численности и соответственно числа конкурентов происходит формирование иерархии доминирования, что уменьшает траты энергии при конкуренции между самцами. Сильнейший самец спаривается с большинством самок. В популяциях желтомордой полевки (*M. xanthognathus* (Leach 1815)) агрессивность самцов отмечена только в начале периода размножения (Wolff, 1980; Congro, Cook, 1999; Waterman, 2007). В природных популяциях китайской полевки (*Lasiopodomys mandarinus* (Milne-Edwards 1871)) полигиния преобладает (Сморкачева, Орлова, 2011). Группа включает одного взрослого самца и до пяти самок, а также не размножающихся молодых зверьков (Smorkatcheva, 1999). Сходные группы обнаружены у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* (Pallas 1778)): в луговых биотопах и на полях один самец поддерживает контакты с одной-двумя самками, тогда как в овощных буртах при зимнем размножении группа включает одного самца, до пяти размножающихся самок (Зоренко, 1979) и нескольких не размножающихся животных. Такая семейно-групповая структура широко представлена у полевковых (см. обзор Громов, 2008).

Животные, приспособившись к конкретным экологическим условиям, изменяют систему брачных отношений для поддержания оптимального репродуктивного потенциала (Kleiman, 1977). Стратегия размножения может меняться от моногамии до полигинии (Зоренко, 1979; Ostfeld, 1985; Smorkatcheva, 1999). Наблюдения показали, что весной в природной популяции *L. brandtii* самцы после жесткой конкуренции за самку образуют пары и охраняют самку, как в период беременности, так и после родов. Однако летом полевки переходят к семейно-групповому образу жизни. В состав семейной группы входит от девяти взрослых особей (из них 3–5 размножающихся самок) (Дмитриев и др., 1980) до 5–24 (Zophel, 1999). Молодые самцы в этих группах не размножаются, тогда как самки ранневесенних выводков, достигнув половой зрелости, спариваются с взрослыми самцами—основателями поселения (Liu et al., 1994; Zophel, 1999; Зоренко, Капрале, 2003) или с чужими самцами (Shi et al., 1998).

Коммунальное размножение у грызунов изучено неполно. При полигинной системе спаривания индивидуальные участки самок полно-

стью изолированы или частично перекрываются. Участки обитания родственных самок перекрываются, например у полевки *Microtus townsendii* (Bachman 1839) на 45.6%, тогда как у неродственных самок — на 12.9% (Lambin, Krebs, 1991). Однако самки могут переходить к совместному обитанию в одной норе, обустроивая общее гнездо. Коммунальные группы имеют ряд преимуществ в виде совместной защиты от хищников, более эффективного обеспечения группы кормом и более значительного вклада в потомство (Hayes, 2000). Совместное выращивание потомства может обеспечивать защиту от конспецифичного инфантицида, увеличивает количество успешно выращенного потомства, которое после завершения молочного питания имеют большую массу тела и лучше приспособлено к дальнейшему существованию (Manning et al., 1995). Однако объединение в коммунальные группы может способствовать распространению болезней, усилению инбридинга и инфантицида у самок, совместно выкармливающих потомство (Hayes, 2000). Причиной инфантицида является стресс, провоцирующий повышение агрессивности самок (Berghänel et al., 2017). Вероятным следствием коммунального размножения может быть также усиление конкуренции между особями внутри группы (Bjørnstad et al., 1998; Banks et al., 2005). Хотя такой тип размножения у полевков изучен недостаточно, группы, состоящие из двух-трех самок, отмечены у *M. arvalis* (Boyce, Boyce, 1988), восточноевропейской (*M. rossiaemeridionalis* (Ognev 1924)) (Зоренко, 1994), прерийной (*M. ochrogaster* (Wagner 1842)) (Getz, McGuire, 1997; Hodges et al., 2002; Hayes, Solomon, 2004) и китайской полевки (Smorkatcheva, 1999). Причины перехода к коммунальному размножению не всегда ясны. Повидимому, сокращение свободных мест для расселения молодняка при фрагментации биотопов может способствовать перестройке системы размножения, в частности переходу к коммунальному размножению (Bjørnstad et al., 1998; Ims, Andreassen, 1999). Особенно это важно для малых популяций, в которых могут меняться демографическая и генетическая структуры (Lambin, Krebs, 1991).

Полевка Хартинга *Microtus hartingi* (Barret-Hamilton 1903) относится к группе “guentheri” подрода *Sumeriomys*. Еще недавно группа была представлена одним видом *Microtus guentheri* (Danford et Alston 1880). Молекулярные исследования гена цитохрома *b* (Kryštufek et al., 2009) разделили ранее принятый вид на два сестринских: южный *M. guentheri* и западный *M. hartingi*. Ареал полевки Хартинга представлен двумя блоками популяций (азиатским и европейским). В настоящем исследовании мы столкнулись с проблемой обозначения изученных таксонов, поскольку валидность описываемых подвидов *M. hartingi* недо-

статочно обоснована (Yigit, Çolak, 2002; Yigit et al., 2017). Поэтому для родопской популяции было использовано название *M. h. hartingi* в связи с ее территориальной близостью к типовой местности (Ларисса, Греция). Азиатская форма была описана как подвид полевки Гюнтера (Ellerman, Morrison-Scott, 1951), поэтому мы использовали название *M. h. lydius* (Blackler 1916). Изучение цитохрома *b* показало, что разделение популяций Тракии и западной Анатолии могло произойти около 0.73 млн лет назад (Yigit et al., 2017). Изоляция возникла в результате исчезновения моста между континентами. В отличие от азиатских, европейские популяции полевки Хартинга обитают в условиях фрагментированных ареала и биотопов (Markov, Dimitrov, 2010; Kryštufek et al., 2018). При расселении полевков на Балканах в последние 10 тысяч лет исходные степные биотопы постепенно исчезли, в результате уменьшалась площадь для успешного расселения (Kryštufek et al., 2018). Фрагментация биотопов привела к образованию небольших участков, существенно удаленных друг от друга, в результате связь между ними нарушалась (Markov, Dimitrov, 2010).

Исследований по размножению *M. hartingi* в естественных биотопах крайне мало, поэтому о системе спаривания можно судить только по косвенным данным, полученным при изучении экологии вида или в экспериментальных условиях. В природе *M. h. lydius* образует небольшую группу, состоящую из пары половозрелых животных и ее потомства (Çolak et al., 1998). В начале периода размножения (сентябрь) соотношение полов близко к 1 : 1 (Kryštufek, Vohralik, 2005), что косвенно указывает на парные отношения. Сходная тенденция отмечена у общественной полевки (*M. socialis* (Pallas 1773)). Установлено (Кохия, 1952), что соотношение полов в популяции подвида *M. s. goriensis* определяет интенсивность размножения. Чем ближе их соотношение к 1 : 1, тем активнее размножение; при отклонении соотношения в сторону самцов или самок, уровень размножения снижается. В основе пространственной структуры *M. s. astrachanensis* лежит распределение по парам взрослых животных, активно охраняющих территорию норы (Щипанов, Касаткин, 1996; Касаткин и др., 1998). На участках пары полевков недолго обитают молодые особи, рано покидающие родительскую нору (Щипанов, Касаткин, 1996). О преобладании моногамных отношений у этого подвида *M. socialis* свидетельствуют и лабораторные исследования (Зоренко, 2013). Наши наблюдения в Родопах показали, что в апреле в каждой норе *M. h. hartingi* отлавливались самец и беременная или кормящая самка. В конце мая на территории пары уже присутствовали молодые самцы и самки в возрасте 25–45 дней (Зоренко, неопубликованные данные). У обоих подвидов отмечено сходное среднее чис-

ло эмбрионов: у *M. h. lydius* 5.6 (Çolak et al., 1998) и у *M. h. hartingi* 5.5 (Ondrias, 1965). Однако в гнездах *M. h. hartingi* были обнаружены большие выводки из 13 детенышей (Ondrias, 1965), что указывает на вероятность коммунального размножения самок в природе, что не отмечено у *M. h. lydius* (Çolak et al., 1998) и *M. socialis* (Касаткин и др., 1998). Поэтому полевка Хартинга является удобным объектом для изучения вероятного изменения системы брачных отношений в разных экологических условиях.

Цель исследования – сравнить способность самок азиатского и европейского подвидов *M. hartingi* к формированию коммунальных групп в условиях эксперимента, оценить влияние коммунального обитания на успешность размножения и выкармливания потомства. Мы выдвинули гипотезу, что европейские популяции *M. hartingi*, из-за сокращения площадей для расселения, могли изменить репродуктивную стратегию и перейти к коммунальному размножению.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основатели лабораторной популяции *M. hartingi* были отловлены в двух популяциях: *M. h. hartingi* (10 особей, Восточные Родопы, с. Мандрица, Болгария: 41.41° с.ш., 26.12° в.д.) и *M. h. lydius* (8 особей, провинции Кыршехир, центральная Анатолия, Турция: 39.08° с.ш., 34.09° в.д.). Для формирования местной колонии из Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) были получены 7 самцов и 7 самок *M. h. lydius*. В исследовании участвовали полевки *M. h. hartingi* второго-третьего поколений и *M. h. lydius* 10-го поколения. Исследование проведено в лаборатории этологии Латвийского университета. Все процедуры, выполненные в этом исследовании, соответствовали европейским (директива № 2010/63/EU) и латвийским (Латвийский совет науки 2018) правилам, вытекающим из этой директивы. Соблюдены международные принципы по уходу и использованию животных (Guillé, 2017).

Животных содержали в стандартных лабораторных клетках разного размера (см. ниже). В качестве подстилки использовали древесные опилки, в качестве гнездового материала – сено. Овощи, яблоки, зерновая смесь и сено составляли основу кормления полевков. Весной и летом животные получали также траву. В течение года поддерживали температуру в помещении $20 \pm 2^\circ\text{C}$ и световой режим 12 ч света и 12 ч темноты.

В течение 17 мес., с августа 2017 г. по декабрь 2018 г., было сформировано по 90 групп полевков каждого подвида: по 35 групп, состоящих из самца и самки (моногамная группа, МГ), 35 групп, состоящих из самца и двух самок-сестер из одного помета (полигинная группа, ПГ1), и по

20 групп из самца и двух неродственных друг другу самок (полигинная группа, ПГ2). В эксперименте участвовали половозрелые самцы в возрасте 75–90 дней и самки в возрасте 60–75 дней без предварительного полового опыта. Особей моногамных групп содержали в пластмассовых клетках (400 × 350 × 200 мм), особей полигинных групп – в клетках большего размера (700 × 360 × 400 мм). Трех животных, предназначенных для эксперимента, изолировали по одному на два дня. Предварительно было проверено, что полевки помнят запах родственников не менее 7 дней. Затем животных ссаживали вместе на два месяца. Первые три дня от начала эксперимента проводили наблюдения за формированием группы (в первый день сразу после ссаживания животных в течение трех часов; далее два часа в день), фиксируя проявление ритуализованной агрессии в виде писков, стоек и избегания контакта между особями, постройку гнезда и первое скучивание. При наблюдениях спаривания самца с конкретной самкой отмечали дату этого эпизода. Если в группе одна из самок демонстрировала выраженную агрессию (преследование и укусы), а другая самка – неспособность противостоять первой, то эту вторую самку удаляли из группы, считая “погибшей”. Из последующего анализа этих самок исключали. В случае беременности обеих самок в предполагаемый день родов контроль группы вели в течение дня, что позволяло точно зафиксировать время и число рожденных детенышей. Самок метили выстриганием шерсти. Новорожденных детенышей метили нетоксичным пигментом с помощью цветного маркера (компания “Виварий” ООО “Эвитас”) в том случае, когда роды у самок происходили с интервалом 1–2 дня. Метка сохранялась в течение 5 дней до образования у детенышей шерстного покрова. Поскольку гибель детенышей в основном происходила в первые дни после рождения, этот способ мечения позволял точно показать, у какой из самок детеныши чаще не выживали.

В ходе эксперимента фиксировали следующие показатели размножения: период от ссаживания до первых родов (в днях), число рожденных и число выкормленных детенышей в выводке до 20-го дня. В первые три дня ежедневно проверяли число выживших детенышей. Для каждого варианта групп, а также отдельно для первой и второй самки в ПГ рассчитывали долю успешно выкормленных детенышей (%), число детенышей и число выводков, приходящихся на одну родившую самку за 60 дней. Для определения доли родивших самок учитывали всех самок, в том числе нерожавших, при расчете других показателей только родивших самок. Группы формировали по мере появления молодых особей подходящего возраста; в весенне-летнем периоде проведено 60%, а в осенне-зимнем – 40% экспериментов. Обычно в

каждый момент времени под наблюдением находилось около 20 МГ и 20 ПГ. Группы формировали одновременно у двух подвидов. Для оценки репродуктивного успеха полевки двух подвидов проводили попарное сравнение МГ и ПГ1, МГ и ПГ2, а также ПГ1 и ПГ2 по отмеченным выше показателям. Кроме того, оценка репродуктивного успеха каждой самки была проведена в ПГ, в которых размножались обе самки. Для *M. h. lydius* 9 ПГ1 и 9 ПГ2 и для *M. h. hartingi* – 35 ПГ1 и 10 ПГ2. Впоследствии определяли различия между самкой, родившей первой (первая самка), и самкой, родившей второй (вторая самка), по таким показателям репродуктивного успеха, как число детенышей в первом выводке, число выкормленных детенышей и среднее число детенышей, приходящихся на одну родившую самку за 60 дней. Для оценки значимости различий использовали критерий Стьюдента (*t*-тест). Уровень значимости 0.05–0.001. Сравнение долей родивших самок и выкормленных детенышей проводили с помощью двустороннего критерия Фишера (статистически достоверное отличие от нулевой гипотезы при $p = 0.05–0.01$) с использованием R программы (version 4.4).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Агрессивность самок

В моногамных и полигинных группах двух подвидов, состоящих из сестер, агрессивности не было ни между самками, ни между самками и самцом. После активного ознакомления с новой обстановкой, уже через 60 мин от начала эксперимента полевки строили общее гнездо, несмотря на наличие нескольких убежищ. Однако в ПГ2 в первые три дня от начала эксперимента наблюдалась прямая агрессия между неродственными самками. “Гибель” самок зафиксирована в 10% групп у *M. h. lydius* (в среднем через 1.5 ± 0.5 дня с момента формирования пары) и в 30% групп *M. h. hartingi* (1.8 ± 0.5 дня). Различия показателей латентности до гибели и доле погибших самок между подвидами не отмечены ($F_{(2,08)} = 1.63, p = 0.24$). Только в двух группах *M. h. hartingi* одна из самок проявила агрессию в более поздние сроки: на 12-й день при наступлении эструса у второй самки и на 22-й день перед родами первой самки.

Размножение самок в моногамных группах Самки обоих подвидов успешно размножались в моногамных парах. Пары *M. h. lydius* начинали размножение позднее, чем *M. h. hartingi* в среднем на 5.6 дней, и по всем показателям их репродуктивный успех был достоверно ниже (табл. 1). В целом, за период наблюдений у *M. h. lydius* родилось на 29% меньше детенышей, чем у *M. h. hartingi*.

Таблица 1. Показатели размножения в экспериментальных моногамных и полигинных группах двух подвидов *M. hartingi*

Показатель	<i>M. h. lydius</i>	<i>M. h. hartingi</i>	Критерий, <i>p</i>
Моногамные группы			
Доля родивших самок за 60 дней, %*	35/35 (100)	35/35 (100)	HP**
Число детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	4.5 ± 0.26 2–8	5.4 ± 0.21 3–9	df = 68, $t = 2.73$, $p < 0.01$
Число выживших детенышей в выводке, $x \pm se/lim$	4.2 ± 0.23 2–7	5.2 ± 0.23 3–9	df = 68, $t = 3.03$, $p < 0.01$
Период от ссаживания до первых родов, дни, $x \pm se/lim$	31.2 ± 1.29 23–49	26.2 ± 0.58 21–32	df = 68, $t = 3.15$, $p < 0.01$
Число выводков на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se/lim$	1.3 ± 0.08 1–2	1.7 ± 0.09 1–3	df = 68, $t = 3.33$, $p < 0.001$
Число выкормленных детенышей на одну самку за 60 дней, $x \pm se$	5.7 ± 0.44	8.3 ± 0.52	df = 68, $t = 3.82$, $p < 0.001$
Доля успешно выкормленных детенышей за 60 дней, %	200/220 (91)	300/310 (97)	$F_{(1,15)} = 2.06$, $p = 0.01$
Полигинные группы (родственные самки)			
Доля родивших самок за 60 дней, %	38/70 (54)	70/70 (100)	$F_{(2,07)} = 7.17$, $p = 0.01$ *** HP****
Число детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	4.3 ± 0.24 2–7	4.7 ± 0.16 2–7	df 71, $t = 1.4$, $p > 0.1$ df = 103, $t = 2.65$, $p < 0.01$
Число выживших детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	2.6 ± 0.31 0–6	4.3 ± 0.18 2–7	df = 71, $t = 4.14$, $p < 0.001$ df = 103, $t = 3.1$, $p < 0.01$
Период от ссаживания до первых родов, дни $x \pm se/lim$	36.4 ± 1.65 25–52	30.1 ± 0.96 22–53	df = 71, $t = 2.1$, $p < 0.05$ df = 103, $t = 3.45$, $p < 0.001$
Число выводков на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se/lim$	1.2 ± 0.06 0–2	1.3 ± 0.06 1–2	HP df = 103, $t = 3.64$, $p < 0.001$
Число выкормленных детенышей на одну самку за 60 дней, $x \pm se$	3.0 ± 0.36	5.5 ± 0.32	df = 71, $t = 4.73$, $p < 0.001$ df = 103, $t = 4.59$, $p < 0.001$
Доля успешно выкормленных детенышей за 60 дней, %	123/195 (63)	404/440 (92)	$F_{(1,28)} = 3.254$, $p = 0.01$ $F_{(1,15)} = 2.060$, $p = 0.01$
Полигинные группы (неродственные самки)			
Доля родивших самок за 60 дней, %	28/38 (74)	30/34 (88)	$F_{(1,64)} = 1.732$, $p = 0.001$ *** $F_{(1,35)} = 1.960$, $p = 0.054$ ****
Число детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	3.4 ± 0.28 1–7	4.2 ± 0.22 2–6	df = 63, $t = 2.89$, $p < 0.01$ df = 61, $t = 4.00$, $p < 0.001$
Число выживших детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	1.6 ± 0.30 0–5	2.3 ± 0.37 0–6	df = 63, $t = 4.32$, $p < 0.001$ df = 61, $t = 6.59$, $p < 0.001$
Период от ссаживания до первых родов, дни, $x \pm se/lim$	35.0 ± 2.14 25–55	31.9 ± 1.56 26–50	df = 63, $t = 3.43$, $p < 0.001$ df = 61, $t = 3.54$, $p < 0.001$
Число выводков на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se/lim$	1.3 ± 0.09 0–2	1.4 ± 0.09 1–2	HP df = 61, $t = 2.30$, $p < 0.02$
Число выкормленных детенышей на одну самку за 60 дней, $x \pm se$	3.4 ± 0.60	4.0 ± 0.57	df = 63, $t = 3.10$, $p < 0.001$ df = 63, $t = 5.51$, $p < 0.001$
Доля успешно выкормленных детенышей за 60 дней, %	112/187 (60)	121/192 (63)	$F_{(1,28)} = 3.209$, $p = 0.01$ $F_{(1,28)} = 2.587$, $p = 0.01$

Примечания. * В числителе – число родивших самок, в знаменателе – общее число самок (исключая погибших). ** Сравнение моногамных групп между *M. h. lydius* и *M. h. hartingi*; *** сравнение моногамных и полигинных групп для *M. h. lydius*; **** сравнение моногамных и полигинных групп для *M. h. hartingi*; HP – нет различий.

Размножение самок в полигинных группах

M. h. lydius. Размножение в течение двух месяцев не началось в 17% групп ПГ1 (6 из 35) и в 5% групп ПГ2 (1 из 20). В 57% групп ПГ1 (20 из 35) размножалась одна самка, тогда как у обеих самок размножение наблюдалось только в 26% групп (9 из 35). В общем в ПГ1 не размножались 32 самки. Самки в ПГ1 значительно уступали самкам в МГ по таким показателям репродуктивного успеха, как доля родивших самок и доля успешно выкормленных детенышей (табл. 1). Хотя общее число родившихся детенышей сходно в МГ и ПГ1 (соответственно 220 и 195), но смертность их в ПГ1 выше на 28%. Число детенышей, приходящихся на одну родившую самку за 60 дней наблюдений, в 1.9 раз ниже в ПГ1, чем в МГ (табл. 1). При размножении обеих самок интервал между родами составлял от 1 до 8 (в среднем 3.8 ± 0.77) дней; только в одной группе самки родили детенышей в один день с интервалом 7 ч. Отношения между самками в ПГ2 складывались сходно с ПГ1. При этом самки размножались на 20% чаще, чем в ПГ1. По числу выживших детенышей два варианта ПГ мало различались (3%), тогда как этот показатель в 1.8 раз ниже, чем в МГ (табл. 1). Первые выводки в ПГ двух вариантов отмечались в среднем на 4–5 дней позже, чем в МГ (табл. 1). Интервал между родами двух самок в ПГ2 варьировал от 1 до 18 дней (6.9 ± 2.77), что могло свидетельствовать о задержке эструса у одной самки или то, что первое спаривание у нее не привело к беременности. Тип ПГ заметно влиял на долю родивших самок ($F_{(3,44)} = 7.61, p = 0.01$) и долю выкормленных детенышей ($F_{(1,57)} = 2.38, p = 0.05$).

M. h. hartingi. Размножение наблюдалось у обеих самок во всех ПГ1, детская смертность была низкой, лишь на 5% больше, чем в МГ (табл. 1). В ПГ1 отличия зафиксированы для периода появления первых выводков (на 3.9 дня позднее, чем в МГ), средней величины первых выводков и числа выкормленных детенышей (табл. 1). Однако МГ и ПГ1 не различались по медиане двух последних показателей (5.0). В 25 ПГ1 роды у двух самок происходили в течение одного-двух дней, со средним интервалом 1.5 ± 0.30 дня. Только в 10 группах средний интервал между родами двух самок составлял 16.4 ± 1.53 дней. Если размножение *M. h. hartingi* в ПГ1 происходило успешнее, чем у *M. h. lydius*, то в ПГ2 репродуктивный успех у этого подвида также заметно снизился: уменьшились доля родивших самок, число выкормленных детенышей и число детенышей, приходящихся на одну самку, как по сравнению с МГ, так и ПГ1 (табл. 1). Среднее число детенышей, приходящихся на одну самку, различалось в зависимости от того, одна или две самки размножались. В 50% ПГ2 при размножении обеих самок на одну родившую самку за 60 дней приходилось $3.6 \pm$

0.60 выкормленных детеныша, в 20% ПГ2 с одной размножающейся самкой — 4.3 ± 1.11 детеныша, тогда как в 30% моногамных пар, образовавшихся после “гибели” второй самки, 5.8 ± 1.56 . Отмечена тенденция к увеличению количества выкормленных детенышей в моногамных парах, возможно, различия статистически незначимы из-за малого числа экспериментов. Только в четырех ПГ2 интервал между родами двух самок составлял один-три дня, в других группах этот показатель колебался от 10 до 22 дней. Средний интервал между родами двух самок в ПГ2 был больше (7.4 ± 3.08 дней, $N = 10$), чем в ПГ1 (5.7 ± 1.25 дней, $N = 35$), однако различие недостоверно. Доля родивших самок ($F_{(1,31)} = 1.96, p = 0.05$) и доля выкормленных детенышей ($F_{(1,07)} = 2.58, p = 0.05$) значимо зависела от типа ПГ.

Репродуктивный успех самок в полигинных группах

В группах из родственных самок *M. h. lydius* репродуктивный успех двух самок существенно различался, что отразилось на многих показателях размножения (табл. 2). На самку, родившую первую, приходилось в 3.5 раз больше выкормленных детенышей за 60 дней, чем на самку, родившую вторую (рис. 1). У последней отмечена небольшая задержка родов, а величина выводка и доля успешно выкормленных детенышей меньше, чем у первой самки (табл. 2). Так, первая самка выкармливалась за 60 дней 5.1, а вторая — только 1.4 детеныша.

В группах из родственных самок *M. h. hartingi* размножались все самки-сестры. Из 70 самок только у 10 была задержка рождения первого выводка и больше детенышей погибало. Значимые различия между двумя самками отмечены по латентности до первых родов, среднему количеству детенышей в первом выводке и доле выкормленных детенышей (табл. 2). У второй самки выживало только на 5% меньше детенышей, чем у первой, тогда как у *M. h. lydius* вторая самка выкармливалась на 35% меньше детенышей, чем первая. Между самками отмечена высокая толерантность друг к другу. В период лактации одна самка чаще оставалась в гнезде, если вторая уходила кормиться, однако отмечены случаи, когда самок замещал самец. Обе самки совместно кормили общее потомство, что наблюдалось в группах с детенышами разного возраста; у сосков самки находили как более крупных, так и более мелких детенышей (20 эпизодов наблюдения).

В группах из двух неродственных самок *M. h. lydius* было четко выражено репродуктивное неравенство самок. 40% самок ($N = 8$) не размножались. При размножении обеих самок выводки появились у первых самок на 9.6 дней раньше, величина выводков была больше, а детская смертность ни-

Таблица 2. Показатели репродуктивного успеха самок-сестер в полигинных группах двух подвидов *M. hartingi*

Показатель	Первая самка	Вторая самка	Критерий, <i>p</i>
<i>M. h. lydius</i>			
Период от ссаживания до первых родов, дни, $x \pm se/lim$	33.3 \pm 3.25 25–50	37.9 \pm 3.60 29–54	HP* df = 16, $t = 0.93$, $p > 0.1$
Число детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	5.1 \pm 0.39 4–6	3.6 \pm 0.44 1–5	df = 16, $t = 2.54$, $p < 0.05$
Доля успешно выкормленных детенышей за 60 дней, %	44/65 (68)	15/45 (33)	$F_{(1,18)} = 4.747$, $p = 0.001$
Число выводков на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se/lim$	1.1 \pm 0.13 1–2	1.0 \pm 0.13 1	HP
Число выкормленных детенышей на одну самку за 60 дней, $x \pm se$	5.1 \pm 0.59	1.4 \pm 0.47	df = 16, $t = 4.93$, $p = 0.001$
<i>M. h. hartingi</i>			
Период от ссаживания до первых родов, дни, $x \pm se/lim$	27.4 \pm 1.03 22–50	31.9 \pm 1.52 22–50	df = 68, $t = 2.44$, $p < 0.05$
Число детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	5.4 \pm 0.18 4–8	4.1 \pm 0.23 3–7	df = 68, $t = 4.45$, $p < 0.001$
Доля успешно выкормленных детенышей за 60 дней, %	223/237 (94)	181/203 (89)	$F_{(1,57)} = 1.734$, $p < 0.05$
Число выводков на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se/lim$	1.3 \pm 0.08 1–2	1.3 \pm 0.08 1–2	HP
Число выкормленных детенышей на одну самку за 60 дней, $x \pm se$	5.9 \pm 0.52	5.0 \pm 0.36	HP (df = 68, $t = 1.43$, $p > 0.1$)

Примечания. * Сравнение показателей размножения первой и второй самок.

же (табл. 3), чем у вторых самок. На первую самку приходилось в 4.5 раза больше выкормленных за 60 дней детенышей, чем на вторую. Во время наблюдений прямая агрессия и инфантицид взрослых особей по отношению к детенышам не были зафиксированы. Из 72 погибших детенышей обнаружены только три со следами укусов в области головы, остальные детеныши не имели ран на теле.

В группах из двух неродственных самок *M. h. hartingi* между самками отмечены 6 случаев острой конкуренции, закончившейся “гибелью” одной самки. После этого оставшиеся в группах моногамные самки приступили к размножению, успешно выкормив за 60 дней 92% детенышей, что лишь на 5% меньше, чем в МГ и на 2% меньше, чем в ПГ1. Пятая часть самок ($N = 4$) в ПГ2 не размножилась, при этом размножающаяся самка выкормила 78% детенышей. В ПГ2 с двумя размножающимися самками различия репродуктивного успеха первых и вторых самок проявлялись в следующем: для вторых самок были характерны задержка родов, более высокие детская смертность и число успешно выращенных детенышей (табл. 3). При этом число выкормленных детенышей, при-

ходящихся на одну первую и одну вторую самку у *M. h. lydius* и *M. h. hartingi*, статистически не различалось (табл. 3). Репродуктивный успех самок при различных сценариях размножения показан на рис. 1.

ОБСУЖДЕНИЕ

При размножении в парах репродуктивный потенциал двух подвидов полевки Хартинга существенно различается. У *M. h. hartingi* размножение протекает интенсивнее: отмечены большие выводки, меньшая детская смертность, на каждую самку приходится больше выводков и детенышей. В моногамных группах за два месяца *M. h. hartingi* принесли и успешно выкормили на треть больше потомства, чем *M. h. lydius*. Результаты, полученные при экспериментальном моделировании полигинии, убедительно показывают, что самки полевки Хартинга двух изученных подвидов по-разному реагируют на формирование коммунальных групп. Достаточно отметить, что у *M. h. hartingi* размножались 100% сестер, высокая репродуктивная активность этого подвида сохранилась также в группах, состоящих из нерод-

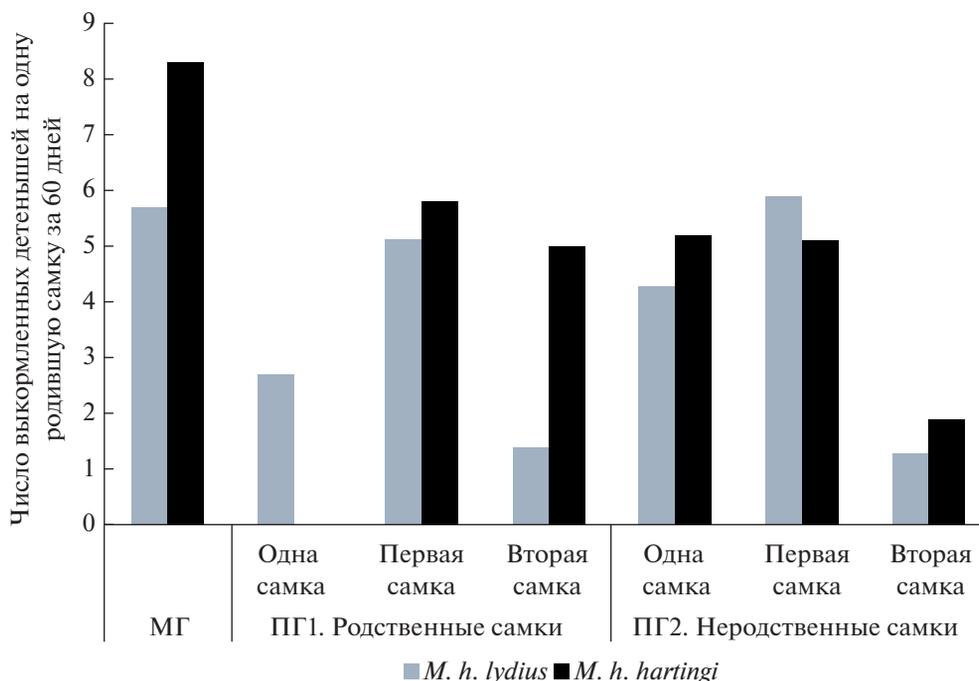


Рис. 1. Сравнение репродуктивного успеха самок (число выкормленных детенышей на одну родившую самку за 60 дней) в моногамных (МГ) и полигинных (ПГ1 и ПГ2) группах двух подвидов полевки Хартинга при различных сценариях размножения (размножается одна самка из двух в ПГ, размножаются обе самки). Первая самка родила первой, вторая самка родила второй.

ственных самок (88%). Напротив, у *M. h. lydius* размножалась только половина сестер, тогда как в ПГ2 доля участвующих в размножении самок повысилась до 74%. Объяснением этого может быть формирование соподчиненных отношений между неродственными самками, что снижает влияние стресса и положительно влияет на их размножение в группе. Однако в полигинных группах *M. h. lydius* по сравнению с моногамными группами независимо от родства самок, заметно снижается количество успешно выкормленных детенышей. Этот показатель оказывается наиболее значимым при коммунальном обитании самок в экспериментальных группах и именно по этому показателю различаются ПГ1 и ПГ2, как между собой, так и в сравнении с МГ. В ПГ2 выявлена также агрессия между самками, которая приводит к гибели взрослых особей и указывает на напряженные отношения между самками. На агрессивность самок влияет их возраст. Для *M. guentheri* (Danford et Alston 1880) из Израиля было показано, что при формировании групп из одного самца и 5–15 самок в возрасте 14–28 дней самки не проявляли драк, тогда как самки старше пяти недель демонстрировали высокую агрессию, и часть из них погибала (German, 1990). Самки успешно размножались, но детская смертность достигала 13–45%. Смертность, по-видимому, могла быть и выше, но в 15-дневном возрасте де-

тенышей отсаживали. Следует отметить, что у разных видов отношение к коммунальному размножению различно. У сосновой полевки (*M. pectoratorum*) полигинные группы в природе или вообще не встречаются, или очень редки (Fitzgerald, Madison, 1983; Solomon et al., 1998), при этом авторы указывают на высокую детскую смертность (Solomon et al., 2006). Напротив, несмотря на высокие затраты при коммунальном размножении *L. mandarinus* в экспериментальных условиях (Сморкачева, Орлова, 2011), в природной популяции полигиния преобладает (Smorkatcheva, 1999).

Основной вклад в размножение в полигинных группах вносит одна из самок *M. h. lydius* (возможно, доминирующая), которая чаще рождает детенышей и успешнее их выкармливает по сравнению со второй (табл. 2; рис. 1). Асимметрия размножения в коммунальных группах наблюдается у других видов грызунов, например у лесной мыши (*Apodemus sylvaticus* (L. 1758)) (Gerlach, Bartmann, 2002). В то же время у других видов полевок между родственными самками асимметрия отношений не возникает (Сморкачева, Орлова, 2011), инициировать ее может только разный возраст самок (Solomon et al., 2006). Самки *M. h. lydius* не приступают к размножению в каждой шестой ПГ1. Некоторые авторы объясняют этот факт неудачным подбором пар (Сморкачева, Орлова, 2011). Действительно, у многих видов полевок смена

Таблица 3. Показатели репродуктивного успеха чужих самок в полигинных группах двух подвидов *M. hartingi*

Показатель	Первая самка	Вторая самка	Критерий, <i>p</i>
<i>M. h. lydius</i>			
Период от ссаживания до первых родов, дни, $x \pm se/lim$	28.3 ± 0.85 24–33	37.9 ± 3.44 30–52	df = 16, $t = 2.71^*$, $p < 0.05$
Число детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	3.8 ± 0.55 2–7	2.2 ± 0.36 1–3	df = 16, $t = 2.46$, $p < 0.05$
Доля успешно выкормленных детенышей за 60 дней, %	53/83 (64)	12/43 (28)	$F_{(3,44)} = 3.92$, $p = 0.05$
Число выводков на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se/lim$	1.7 ± 0.17 1–2	1.3 ± 0.15 0–2	df = 16, $t = 2.17$, $p < 0.05$
Число выкормленных детенышей на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se$	5.9 ± .06	1.3 ± 0.41	df = 16, $t = 4.04$, $p < 0.001$
<i>M. h. hartingi</i>			
Период от ссаживания до первых родов, дни, $x \pm se/lim$	29.0 ± 1.01 26–35	39.1 ± 3.31 30–55	df = 18, $t = 2.92$, $p = 0.001$
Число детенышей в первом выводке, $x \pm se/lim$	4.7 ± 0.37 3–6	3.8 ± 0.36 2–6	df = 18, $t = 1.73$, $p = 0.1$
Доля успешно выкормленных детенышей за 60 дней, %	46/69 (67)	17/40 (42)	$F_{(3,44)} = 2.47$, $p = 0.05$
Число выводков на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se/lim$	1.6 ± 0.16 1–2	1.2 ± 0.12 1–2	df = 18, $t = 2.00$, $p = 0.05$
Число выкормленных детенышей на одну родившую самку за 60 дней, $x \pm se$	5.1 ± 0.89	1.9 ± 0.65	df = 18, $t = 2.91$, $p = 0.01$

Примечания. * Сравнение показателей размножения первой и второй самок.

партнера может стимулировать размножение (Зоренко, 2013). Однако это объяснение недостаточно в случае с *M. h. lydius*. Размножение отмечено у всех моногамных самок и у одной или обеих самок в ПГ2. Отсутствие размножения в ПГ1 может быть связано со сходной реакцией двух генетически родственных самок на социальный стресс, который подавляет половую активность и который самкам не удается преодолеть в течение двух месяцев. Следует отметить, что социальный стресс влияет также на размножающихся самок, увеличивая детскую смертность (табл. 2–3). Число детенышей, приходящееся на первую, возможно доминирующую самку, сходно с таковым у моногамных самок. Только у вторых самок репродуктивный успех крайне низкий, что может указывать, несмотря на установление соподчиненных отношений, на их угнетенное состояние.

Резюмируя, можно отметить, что отношение *M. h. lydius* к формированию коммунальных групп независимо от родства негативно, поскольку не обеспечивает успешного выращивания потомства и понижает приспособленность обеих самок. При высоких энергетических затратах на репродукцию число детенышей на одну самку значи-

тельно ниже, чем в моногамных группах (табл. 1). Кроме того, стресс, испытываемый самками в полигинных группах, нарушает исследовательское и социальное поведение их потомства (Brajon et al., 2017; Zorenko, Atanasov, 2018), вызывая гиперсекрецию гормонов и изменения гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы (Исмаилова и др., 2007). По-видимому, основной стратегией размножения у *M. h. lydius* является образование пар, что определяют семейно-групповую структуру популяции. Этот вывод поддержан наблюдениями в природных популяциях *M. h. lydius* (Çolak et al., 1998). Сохранение моногамии может быть адаптацией к условиям степей Центральной Анатолии с выраженными колебаниями климата, которые влияют на пищевую базу, продолжительность репродуктивного сезона и демографию полевков (Çolak et al., 1998; Kryštufek, Vohralik, 2005).

Иная ситуация отмечена у *M. h. hartingi*. Родственные самки этого таксона успешно размножаются в коммунальных группах (табл. 1–2). На каждую самку приходится практически одинаковое число детенышей и выводков, различие по доле выкормленных детенышей составляет только 5% (табл. 2). Небольшая задержка рождения

первого выводка и меньшие по величине выводки, вероятно, объясняются незначительным напряжением в отношениях между самками в первой части эксперимента. Менее успешно происходит формирование полигинных групп, состоящих из неродственных самок; в этих группах между самками возможна агрессия, приводящая к “гибели” одной из них. В ПГ2 по сравнению с ПГ1 уменьшается доля размножающихся самок и отмечена тенденция к снижению доли выкормленных детенышей. В этих группах отмечен разный репродуктивный успех двух самок, что особенно ярко проявляется по такому показателю, как число выкормленных детенышей, приходящихся на одну самку (табл. 3, рис. 1). Сходная ситуация отмечена у прерийной полевки, у которой от коммунального размножения страдают лишь неродственные друг другу самки, но не сестры (Hodges et al., 2002; Hayes, Solomon, 2004), а также у степной пеструшки (*Lagurus lagurus* (Pallas 1773)) (Streltsov, Smorkatcheva, 2021). Такие особенности полевков как высокая толерантность родственных самок, большие выводки, склонность к совместному выращиванию и кормлению детенышей, низкая смертность детенышей способствуют быстрому росту популяции (Lambin, Krebs, 1991), особенно в неблагоприятных по какому-либо фактору условиях. Как уже отмечалось во введении, в отличие от *M. h. lydius*, европейские популяции полевки Хартинга обитают в условиях фрагментированных биотопов (Markov, Dimitrov, 2010; Krušufek et al., 2018); в результате образуются небольшие участки (по нашим наблюдениям от 0.3 до 0.9 га), обычно занятые не подходящими для полевков биотопами (Markov, Dimitrov, 2010). В Родопах и Фессалии (Греция) размножение *M. h. hartingi* активно протекает с апреля по июль, когда отмечены наибольшие пищевые ресурсы и больше мест для расселения (Ondrias, 1965; Bontzolos, 2009; наши наблюдения). Уже с июня уменьшается площадь вакантных мест для дисперсии молодняка. Мы предполагаем, что рожденные весной самки-сестры, не найдя подходящих мест для расселения, возможно, вынуждены объединяться в общей норе для последующего размножения. Результаты проведенного исследования показывают, что моногамные самки дают больше потомков, чем полигинные. Однако при недостатке мест для расселения многие самки не смогут занять подходящую территорию и участвовать в последующем размножении. Поэтому способность к образованию коммунальных групп позволяет родственным самкам размножаться, обеспечивая увеличение совокупной доли выкормленных детенышей и, как следствие, рост численности популяции. Кроме того, совместное выкармливание детенышей (при нехватке молока у одной самки), а также кормление сирот, оставшихся при гибели одной из самок, коррелятивно

повышает выгоду от коммунального размножения. Кормящие самки, особенно родившие одновременно, по-видимому, не различают своих и чужих детенышей, что было показано у других видов (McShea, Madison, 1984; Stubbe, Janke, 1994). Роль этого фактора предполагается для *L. mandarinus* (Сморкачева, Орлова, 2011). Поэтому коммунальное размножение повышает среднюю совокупную приспособленность членов коммунальной группы.

В небольших популяциях (как в Родопах) для вида может быть выгодно перейти к коммунальному размножению, особенно при быстром насыщении среды уже в начале лета. Поэтому недостаток вакантных мест для расселения в биотопах малых размеров и пониженная дисперсия молодых животных может быть важным фактором в образовании коммунальных групп у *M. h. hartingi*. Для этого подвида адаптивной может быть кооперация членов группы при копании, снижающая энергетические затраты каждой особи (Ebensperger, Vozinovic, 2000; Сморкачева, Орлова, 2011), а также обеспечение в норной системе необходимого уровня влажности и оптимальной температуры (Reichman, Smith, 1987). Известно, что многие поколения общественных полевков используют одни и те же норы, лишь обновляя их к сезону размножения (Касаткин и др., 1998; отмечено у полевки Хартинга в горах Странджа и Родопах: наши неопубликованные данные). Однако влияние этих факторов требует специального изучения. Хотя часто считают, что коммунальное размножение может служить защите детенышей от инфантицида со стороны чужих особей (König, 1994; Manning et al., 1995; Hodges et al., 2002; Solomon et al., 2006), по полевке Хартинга таких данных нет. В проведенном исследовании также не удалось выяснить вероятность инфантицида в полигинных группах. Повышенную смертность детенышей *M. h. hartingi* в коммунальных группах, состоящих из неродственных самок, а также в группах *M. h. lydius* независимо от родства можно объяснить другими механизмами. Повышение концентрации окситоцина в крови самки обеспечивает секрецию молока и совместно с пролактином повышает интенсивность материнского поведения. Социальный стресс может прервать или снизить секрецию молока, поэтому возможно, что детеныши гибнут от голода, а не инфантицида. Экспериментально доказано, что у моногамных видов больше количество рецепторов вазопрессина и окситоцина (Gromov, 2011). В заключение следует отметить, что коммунальное размножение у полевков Хартинга может становиться существенной адаптацией к быстрому размножению и выживанию в неблагоприятных условиях.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность сотруднику Зоологического института РАН Федору Голенищеву за возможность получения исходных особей *M. h. lydius* для разведения, Наско Атанасову за помощь в отлове *M. h. hartingi* в Родопах (Болгария), Руте Романос за помощь в проведении экспериментов, а также рецензентам за ценные замечания, которые помогли существенно доработать и улучшить рукопись.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Громов В.С., 2008. Пространственно-этологическая структура популяций. М.: Товарищество научных изданий КМК. 581 с.
- Дмитриев П.П., Тамир Ж., Дава Н., 1980. Характеристика стадий переживания полевки Брандта (*Microtus brandtii*) в Восточном Хангане // Зоологический журнал. Т. 59. № 2. С. 274–278.
- Зоренко Т.А., 1979. Структура поселений обыкновенной полевки // Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР. Рига. С. 79–101.
- Зоренко Т.А., 1994. Этология // Обыкновенная полевка: виды-двойники. М.: Наука. С. 299–320.
- Зоренко Т.А., 2013. Общественные полевки подрода *Sumeriotus*: систематика, биология и поведение. Saarbrücken: Palmariun Academic Publishing. 541 с.
- Зоренко Т.А., Капрале Л., 2003. Избегание инбридинга и репродуктивная стратегия у некоторых видов полевок Arvicolinae // Териологические исследования. С.-Петербург. С. 124–137.
- Исмаилова Х.Ю., Азаев Т.М., Семенова Т.П., 2007. Индивидуальные особенности поведения (моноаминергические механизмы). Баку: Нурлан. 228 с.
- Касаткин М.В., Исаев С.И., Савицкая Л.Е., 1998. Некоторые особенности экологии общественной полевки (*Microtus socialis*) в районе черных земель Калмыкии в период нарастания численности // Зоологический журнал. Т. 77. № 5. С. 582–592.
- Кохия С.С., 1952. Материалы к изучению размножения картлийской полевки (*Microtus socialis goriensis* Arg.) // Сообщ. АН Груз. ССР. Т. 13. № 5. С. 307–312.
- Потапов М.А., Потапова О.Ф., Задубровская И.В., Задубровский П.А., Кокенова Г.Т., Назарова Г.Г., Евсиков В.И., 2010. Половая привлекательность самцов и их агрессивность у грызунов с разными системами спаривания // Сибирский экологический журнал. № 5. С. 813–818.
- Сморкачева А.В., Орлова Д.В., 2011. Влияние полигинии на репродуктивный успех самок китайской полевки *Microtus mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоологический журнал. Т. 90. № 17. Р. 71–81.
- Хрущевский В.П., 1954. Материалы по экологии полевки Брандта. Возрастные закономерности и плодовитость полевки Брандта // Изд-во Иркутского гос. науч.-исслед. противочумного института Сибири и Дальнего Востока. № 12. С. 156–170.
- Щипанов Н.А., Касаткин М.В., 1996. Общественная полевка (*Microtus socialis*) в измененном ландшафте южного Дагестана: популяционный аспект выживания // Зоологический журнал. Т. 75. № 9. С. 1412–1425.
- Banks S.C., Ward S.J., Lindenmayer D.B., Finlayson G.R., Lawson S.J., Taylor A.C., 2005. The effects of habitat fragmentation on the social kin structure and mating system of the agile antechinus, *Antechinus agilis* // Molecular Ecology. V. 14. № 6. P. 1789–1801.
- Berghänel A., Heistermann M., Schülke O., Ostner J., 2017. Prenatal stress accelerates offspring growth to compensate for reduced maternal investment across mammals // Proceedings of the National Academy of Sciences. V. 114. № 50. P. 1–9.
- Bjornstad O.N., Andreassen H.P., Ims R.A., 1998. Effects of Habitat Patchiness and Connectivity on the Spatial Ecology of the Root Vole *Microtus oeconomus* // Journal of Animal Ecology. V. 67. № 1. P. 127–140.
- Bontzorlos V.A., 2009. The trophic ecology of barn owl in the agricultural ecosystems of Central Greece: its application in the distribution and abundance of its prey. Tesis doctoral. Salamanca, Universidad de Salamanca. 527 p.
- Boyce C.C.K., Boyce J.L., 1988. Population biology of *Microtus arvalis* I. Lifetime reproductive success of solitary and grouped breeding females // Journal Animal Ecology. V. 57. P. 711–722.
- Brajon S., Ringgenberg N., Torrey N., Bergon R., Deviller N., 2017. Impact of prenatal stress and environmental enrichment prior to weaning on activity and social behaviour of piglets (*Sus scrofa*) // Applied Animal Behaviour Science. V. 197. P. 15–23.
- Çolak E., Sözen M., Yiğit N., 1998. A study on ecology and biology of *Microtus guentheri* Danford and Alston, 1880 (Mammalia: Rodentia) in Turkey // Turkish Journal of Zoology. V. 22. P. 289–295.
- Conroy Ch.J., Cook J.A., 1999. *Microtus xanthognathus* // Mammalian species (American Society of Mammalogists). № 627. P. 1–5.
- Ebensperger L., Bozinovic F., 2000. Communal burrowing in the hystricognath rodent, *Octodon degus*: a benefit of sociality? // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 47. № 5. P. 365–369.
- Ellerman J.R., Morrison-Scott T.C.S., 1951. Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1756–1946. Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology. London. 810 p.
- Emlen S.T., Oring L.W., 1977. Ecology, Sexual Selection, and the Evolution of Mating Systems // Science. V. 197. № 4300. P. 215–223.
- Fitzgerald R.W., Madison D.M., 1983. Social organization of a free ranging population of pine voles, *Microtus pinetorum* // Behavioral Ecology and Sociobiology. V. 13. P. 183–187.
- Gerlach G., Bartmann S., 2002. Reproductive skew, costs, and benefits of cooperative breeding in female wood mice *Apodemus sylvaticus* // Behavioral Ecology. V. 18. P. 408–418.
- German A., 1990. Harem breeding of levant voles (*Microtus guentheri*) in the laboratory // Israel Journal Zoology. V. 37. P. 89–95.
- Getz L.L., Carter C.S., 1980. Social organization in *Microtus ochrogaster* populations // The Biologist. V. 62. P. 56–69.

- Getz L.L., McGuire B., 1993. A comparison of living singly and in male-female pairs in the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Ethology*. V. 94. № 4. P. 265–278.
- Getz L.L., McGuire B., 1997. Communal nesting in prairie vole (*Microtus ochrogaster*): formation, composition and persistence of communal groups // *Canadian Journal of Zoology*. V. 75. P. 525–534.
- Getz L.L., McGuire B., Pizzuto T., Hofmann J.E., Frase B., 1990. Social organization and mating system of the prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Social Systems and Population Cycles in Voles*. R.H. Tamarin et al. [eds]. Birkhauser Verlag AG. P. 69–80.
- Getz L.L., McGuire B., Pizzuto T., Hofmann J.E., Frase B., 1993. Social organization of the prairie vole (*Microtus ochrogaster*) // *Journal of Mammalogy*. V. 74. P. 44–58.
- Gromov V., 2011. Biparental care, tactile stimulation and evolution of sociality in rodents // *Journal of Evolutionary Biology Research*. V. 3. № 4. P. 33–43.
- Guillén J., 2017. Laboratory animals: regulations and recommendations for the care and use of animals in research. 2nd edition. London: Academic Press. 414 p.
- Hayes L.D., 2000. To nest communally or not to nest communally: A review of rodent communal nesting and nursing // *Animal Behaviour*. V. 59. № 4. P. 677–688.
- Hayes L.D., Solomon N.G., 2004. Costs and benefits of communal rearing to female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 56. P. 585–593.
- Hodges K.E., Mech S., Wolff J.O., 2002. Sex and the single vole: effects of social grouping on prairie vole reproductive success // *Ethology*. V. 108. P. 871–884.
- Ims R.A., Andreassen H.P., 1999. Effects of experimental habitat fragmentation and connectivity on root vole demography // *Journal of Animal Ecology*. V. 68. P. 839–852.
- Kleiman D.G., 1977. Monogamy in Mammals // *The Quarterly Review of Biology*. V. 52. № 1. P. 39–69.
- Komers P., Brotherton P.N.M., 1997. Female space use is the best predictor of monogamy in mammals // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 264. P. 1261–1270.
- König B., 1994. Components of lifetime reproductive success in communally and solitarily nursing house mice – a laboratory study // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 34. P. 275–283.
- König B., 1994. Components of lifetime reproductive success in communally and solitarily nursing house mice – a laboratory study // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 34. P. 275–283.
- Kryštufek B., Vohralík V., 2005. Mammals of Turkey and Cyprus. Rodentia I: Sciuridae, Dipodidae, Gliridae, Arvicolinae. Univerza na Primorskem, Znanstvenoraziskovalno središče Koper, Založba Annales, Zgodovinsko društvo za južno Primorsko, Ljubljana. 292 p.
- Kryštufek B., Vohralík V., Zareie R., Özkan B., 2009. Mitochondrial cytochrom b sequences into the speciation of social voles in southwest Asia // *Biological Journal of Linnaean Society*. V. 98. № 1. P. 121–128.
- Kryštufek B., Zorenko T., Bontzorlos V., Mahmoudi A., Atanasov N., Ivajnsič D., 2018. Incipient road to extinction of a keystone herbivore in south-eastern Europe: Harting's vole (*Microtus hartingi*) under climate change // *Climatic Change*. V. 149. № 3–4. P. 443–456.
- Lambin X., Krebs Ch.J., 1991. Can changes in female relatedness influence Microtinae population dynamics? // *Oikos*. V. 61. № 1. P. 126–132.
- Liu Z.L., Li Z.L., Liu L.F., Sun R.E., 1994. Intensity of male reproduction in Brandt's vole *Microtus brandtii* // *Acta Theriologica*. V. 83. № 4. P. 389–397.
- Lukas D., Clutton-Brock T.H., 2013. The evolution of social monogamy in mammals // *Science*. V. 341. № 6145. P. 526–530.
- Manning C.J., Dewsbury D.A., Wakeland E.K., Potts W.K., 1995. Communal nesting and nursing in house mice, *Mus musculus domesticus* // *Animal Behavior*. V. 50. P. 741–751.
- Markov G., Dimitrov H., 2010. Habitat fragmentation and its implications for abundance of Guenther's vole in south-eastern Bulgaria (Strandzha mountain region) // *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. V. 24. P. 679–682.
- McShea W.J., Madison D.M., 1984. Communal nursing between reproductively active females in a spring population of *Microtus pennsylvanicus* // *Canadian Journal of Zoology*. V. 62. P. 344–346.
- Ondrias O.C., 1965. Contribution to the knowledge of *Microtus guentheri hartingi* from Thebes, Greece // *Mammalia*. V. 29. P. 489–506.
- Ostfeld R.S., 1985. Limiting resources and territoriality in microtine rodents // *American Naturalist*. V. 126. P. 1–15.
- Reichman O.J., Smith S.C., 1987. Burrows and burrowing behavior by mammals // *Current Mammalogy*. V. 2. P. 197–244.
- Shi D., Hai S., Shang Z., 1998. Studies of social behavior in colonies of Brandt's vole (*Microtus brandtii*). Inter Conf. on Rodent Biology and Management. Beijing, China. P. 71.
- Smorkatcheva A.V., 1999. The social organization of the mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus*, during the reproductive period // *Zeitschrift für Säugetierkunde*. V. 64. P. 344–355.
- Smorkatcheva A.V., Smolnyakova E.S., 2004. Behavioral specialization among group members in the captive mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolidae) // *Russian Journal of Theriology*. V. 3. № 1. P. 33–42.
- Solomon N.G., Steward L.R., Ulrich K.L., 2006. Asymmetry in age suppresses reproduction in female woodland voles, *Microtus pinetorum* // *Animal Behavior*. V. 72. P. 909–915.
- Solomon N.G., Vandenbergh J.G., Sullivan W.T., 1998. Social influences on intergroup transfer by pine voles (*Microtus pinetorum*) // *Canadian Journal of Zoology*. V. 76. P. 2131–2136.
- Streltsov V., Smorkatcheva A., 2021. Social regulation of female reproduction in the steppe lemming, *Lagurus lagurus* // *Mammal Research*. <https://doi.org/10.1007/s13364-021-00573-8>
- Stubbe A., Janke S., 1994. Some aspects of social behaviour in the vole *Microtus brandtii* (Radde, 1861) // *Polosh journal of Environmental Studies*. V. 20. P. 449–457.

- Waterman J., 2007. Male mating strategies in rodents. Rodent societies: an ecological & evolutionary perspective. Wolff J.O., Sherman P.W. [eds] University Of Chicago Press. P. 27–41.
- Wolff J.O., 1980. Social organization of the taiga Vole (*Microtus xanthognathus*) // Biologist. V. 62. P. 34–45.
- Wolff J.O., 1985. Behavior. Biology of New World *Microtus* 8th. Tamarin R.H. [ed.] American Society of Mammalogists. P. 340–372.
- Yiğit N., Çetintürk D., Çolak E., 2017. Phylogenetic assessment of voles of the Guentheri Group (Mammalia: *Microtus*) in Turkish Thrace and Western Anatolia // The European Zoological Journal. V. 84. № 1. P. 252–260.
- Yiğit N., Çolak E., 2002. On the distribution and taxonomic status of *Microtus guentheri* Danford and Alston, 1880 and *Microtus lydius* Blackler, 1916 (Mammalia: Rodentia) in Turkey // Turkish Journal of Zoology. V. 26. P. 197–204.
- Zophel U., 1999. Social organization of the vole *Microtus brandtii* inhabiting steppes of Central Asia. Proc. 3rd European Congress of Mammology, Finland, May 29–June 2, 1999. P. 242.
- Zorenko T., Atanasov N., 2018. Impact of prenatal stress on the exploratory behavior of Harting's vole *Microtus hartingi* in an open-field test // Environmental and experimental biology. V. 16. P. 79–80.

COMMUNAL REPRODUCTION OF FEMALES OF TWO SUBSPECIES OF HARTING'S VOLE, *MICROTUS (SUMERIOMYS) HARTINGI* (RODENTIA, ARVICOLINAE), UNDER EXPERIMENTAL CONDITIONS

T. A. Zorenko*

Faculty of Biology, University of Latvia, 1 Jelgava's Street, Riga, LV–1004 Latvia

*e-mail: tatjana.zorenko@lu.lv

Successful reproduction of two subspecies of Harting's vole in monogamous pairs (monogamous groups, 35 pairs for each subspecies) was shown. The results obtained in modeling the experimental polygyny revealed a different attitude of females of the two subspecies to the formation of communal groups. In *M. h. lydius* polygynous groups, regardless of the relationship of the females (35 groups consisting of sisters and 20 groups of unrelated females), the intensity of reproduction and the proportion of successfully reared pups decreased significantly compared to the monogamous groups. With high energy costs for reproduction, there were significantly fewer reared pups per mother giving birth than in the monogamous groups, this suggesting the predominance of monogamy in this subspecies. On the contrary, related females of *M. h. hartingi* bred successfully in communal groups (35 groups of sisters), demonstrating high tolerance, a tendency to co-rearing and feeding the pups, and low infant mortality. In polygynous groups consisting of unrelated females (20 groups), reproductive success decreased due to increased infant mortality. Possible benefits of communal reproduction in this subspecies are discussed, as well as its probable relationship with habitat fragmentation under such conditions and with a lack of vacancies for the dispersal of young animals, which may be an important adaptation for this subspecies of voles.

Keywords: communal nesting, monogamy, polygyny, infant mortality, habitat fragmentation