

Выживаемость и темпы роста детенышей в выводках обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в зависимости от присутствия самца

В. С. ГРОМОВ

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: vsгромов@mail.ru

Статья поступила 24.09.15

Принята к печати 11.04.16

АННОТАЦИЯ

Под наблюдением в лабораторных условиях находились две группы выводков, полученных от особей, отловленных в природе. В одной группе самки выкармливали потомство в отсутствие самцов, в другой выводки воспитывались двумя родителями. Установлено, что присутствие самцов, в особенности тех, которые отличаются повышенной агрессивностью, негативно отражается на выживаемости и темпах роста детенышей. Таким образом, репродуктивный успех самцов обыкновенной полевки снижается, если они входят в состав семейных групп, и зависит от особенностей их поведения, прежде всего, от склонности к проявлению агрессии.

Ключевые слова: *Microtus arvalis*, репродуктивный успех, темпы роста, индивидуальная приспособленность.

Самцы большинства видов млекопитающих, в том числе грызунов, добиваются максимального репродуктивного успеха, спариваясь по возможности с наибольшим числом самок и уклоняясь от выполнения родительских обязанностей [Trivers, 1972]. Альтернативная репродуктивная стратегия самцов – проявление заботы о потомстве – отмечается у относительно небольшого числа видов [Kleiman, 1977], и отцовское поведение в этом случае рассматривается как эволюционный компромисс (trade-off), обеспечивающий улучшение условий выживания потомства, но ограничивающий свободу спариваний и конкурентоспособность самцов [Trivers,

1972; Werren et al., 1980]. В наибольшей степени отцовское поведение выражено у видов с прочными парными связями и семейно-групповым образом жизни [Hartung, Dewsbury, 1979; McGuire, Novak, 1984; Громов, 2013а]. Полагают, что у этих видов преимущества, связанные с воспитанием потомства, перевешивают возможные потери самцов от ограничения свободы спариваний [Gubernick et al., 1993]. Это предположение лежит в основе гипотезы, объясняющей эволюцию родительского поведения самцов (the male care hypothesis) [Kleiman, 1977; Werren et al., 1980; Wittenberger, Tilson, 1980], согласно которой участие самцов в воспитании детенышей

должно обеспечивать лучшую выживаемость потомства и тем самым способствовать повышению репродуктивного успеха. Эту гипотезу неоднократно подвергали экспериментальной проверке, чтобы установить, в частности, каким образом присутствие самцов влияет на выживание и темпы роста детенышей [Dudley, 1974; Elwood, Broom, 1978; Gerling, Yahr, 1979; Gubernick et al., 1993; Wynne-Edwards, Lisk, 1989]. Результаты этих экспериментов противоречивы, поэтому для окончательного прояснения вопроса требуются дополнительные исследования.

Объектом настоящего исследования является обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pallas, 1778) – вид, принадлежащий к числу немногих, у которых конкурентные отношения среди самцов, выражающиеся в иерархии доминирования, сочетаются с проявлением заботы о потомстве [Башенина, 1962; Зоренко, 1979; De Jonge, 1983; Громов, 2013а]. Результаты ранее проведенных наблюдений и экспериментов [Громов, 2013б; Громов, Вознесенская, 2013] свидетельствуют о том, что степень участия самцов в воспитании детенышей зависит от социального статуса и уровня секреции андрогенов: самцы-доминанты, отличающиеся более высоким уровнем секреции тестостерона и, соответственно, повышенной агрессивностью, уступают в проявлениях родительской заботы менее агрессивным самцам-субординантам с пониженной секрецией андрогенов. Следует отметить, что забота о потомстве, проявляемая взрослым самцом, является важным фактором эпигенетического “программирования” поведенческих реакций детенышей, и отсутствие самца негативно сказывается на формировании поведения, обеспечивающего прочность парных связей и заботу о потомстве у молодых самцов по достижении ими половой зрелости [Громов, 2013б].

Цель настоящего исследования – установить, влияет ли (и если влияет, то каким образом) присутствие самца и его социальный статус на выживаемость и темпы роста детенышей в выводках обыкновенной полевки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Условия длительного разведения грызунов в неволе оказывают существенное влия-

ние на родительское поведение самцов [Hartung, Dewsbury, 1979; Громов, 2013а], поэтому в настоящем исследовании под наблюдением находились выводки, полученные в лабораторных условиях от особей, изъятых из природной популяции. Отлов полевок проводили в мае – июне 2015 г. в окрестностях Научно-экспериментальной базы (НЭБ) “Черноголовка” ИПЭЭ РАН (Московская обл.) на одном из заброшенных сельскохозяйственных полей с помощью сетчатых живоловок с приманкой (хлеб с растительным маслом). Отловленных зверьков содержали парами (для формирования пар использовали исключительно взрослых особей весом более 30 г) в виварии НЭБ “Черноголовка” в пластиковых клетках размером 60 × 35 × 20 см с древесными стружками, используемыми в качестве подстилки, и сеном для обустройства гнезда. Режим освещения в виварии был естественным (нерегулируемым), а температура – 20 ± 2 °С. Зверьки получали в достатке зерновую смесь (овес с семенами подсолнечника и очищенным грецким орехом), сочные корма (свежие листья одуванчика, морковь, свеклу и яблоки) и воду. Через 15 дней после формирования пар проводили ежедневный осмотр самок, чтобы вовремя зафиксировать беременность и рождение детенышей. Пары успешно размножались, число детенышей в выводках варьировало от четырех до семи.

Под наблюдением находились две группы выводков (I и II), в которых насчитывалось в общей сложности 143 детеныша. В группе I ($n = 12$, 72 детеныша) самки выкармливали потомство в отсутствие самцов, которых отсаживали за 3–5 суток до рождения детенышей, а в группе II ($n = 12$, 71 детеныш) выводки воспитывались обоими родителями. В этой группе у половины самок вследствие послеродового эструса и спаривания с самцами наступила вторая беременность. Новорожденных детенышей из вторых выводков удаляли во избежание возможного негативного влияния на рост молодых особей из первых выводков.

Темпы роста детенышей оценивали путем взвешивания в первые сутки после рождения, а также в возрасте 12, 21 и 30 дней. Указанные периоды являются ключевыми для многих видов полевок: 12 дней – прозревание, начало потребления твердых кормов,

выход молодых особей из нор; 21 день – полное прекращение молочного вскармливания и начало периода полового созревания самок; 30 дней – возраст, при котором молодые особи полностью готовы к расселению и самостоятельному существованию [Башенина, Мейер, 1994; Башенина и др., 1994].

Взвешивание детенышей проводили на лабораторных весах CAS-MWP-300 с точностью до 0,1 г. Каждого детеныша перед этим помещали в небольшую пластиковую камеру, изготовленную из непрозрачного материала, и взвешивали вместе с камерой. Массу тела детеныша определяли путем вычитания массы камеры из общего результата. Взвешивание проводили в одно и то же время суток – с 12:00 до 13:00.

Для оценки относительного социального статуса самцов на 5–7-е сутки после рождения детенышей проводили их тестирование с парным ссаживанием на “нейтральной территории” по ранее разработанной методике [Gromov et al., 2001]. Для ссаживания подбирали пары самцов, чьи детеныши оказались приблизительно одного возраста (с разницей по срокам рождения не более трех дней). Действия самцов при тестировании записывали на видеокамеру Panasonic-M3500 в течение 10 мин, и при последующем просмотре видеозаписей подсчитывали миролюбивые и агрессивные акты, защитные (оборонительные) стойки и избегание контактов с партнером. Особь, инициировавшую большее число агрессивных и меньшее число оборонительных актов, считали доминирующей, а ее партнера относили к категории субординантов.

Для оценки достоверности различий между выборками по размеру выводков и массе тела детенышей и молодых особей использовали *t*-критерий Стьюдента и дисперсионный анализ (one-way ANOVA), а различия в частотах инициированных самцами социальных актов оценивали по критерию Уилкоксона (для сопряженных пар).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Среднее число детенышей в выводках в группе I (без самцов) составляло $6,0 \pm 0,2$, а в группе II (с самцами) – $5,9 \pm 0,3$; разли-

чия статистически недостоверны: $t = 0,233$; $df = 22$; $p = 0,818$. Масса тела новорожденных детенышей в обеих группах оказалась практически одинаковой и составляла в среднем $2,1 \pm 0,1$. Таким образом, существенных различий в массе тела новорожденных детенышей и размерах выводков в сравниваемых выборках не выявлено.

Выживаемость детенышей в группе I составила 100 %, тогда как в группе II в двух выводках отмечена гибель пяти детенышей в возрасте менее 12 дней. Следовательно, присутствие взрослого самца может отрицательно сказываться на выживаемости детенышей в выводках обыкновенной полевки.

Существенных различий в массе тела детенышей, воспитываемых самками в группе II, в зависимости от того, наступала ли у самок вторая беременность в результате послеродового эструса, не обнаружено ни в одной возрастной подгруппе: $3,462 > F > 0,760$; $df = 1/64$; $0,064 < p < 0,387$.

На рис. 1 приведены графические данные, характеризующие темпы роста детенышей в экспериментальных группах I и II. Существенных различий в массе тела детенышей, достигших возраста 12 дней, не обнаружено. Следующее взвешивание (в 21 день) показало, что детеныши в группе I отличались большей массой тела (в среднем $15,3 \pm 0,1$ г) в сравнении с группой II (в среднем $14,7 \pm 0,2$ г): различия статистически достоверны, $F = 6,80$; $df = 1/132$; $p = 0,010$. В возрасте 30 дней различия проявились еще более отчетливо: масса тела детенышей в группе I составляла в среднем $19,3 \pm 0,3$ г, а в группе II – $18,2 \pm 0,2$ г ($F = 8,18$; $df = 1/132$; $p = 0,005$). Наи-

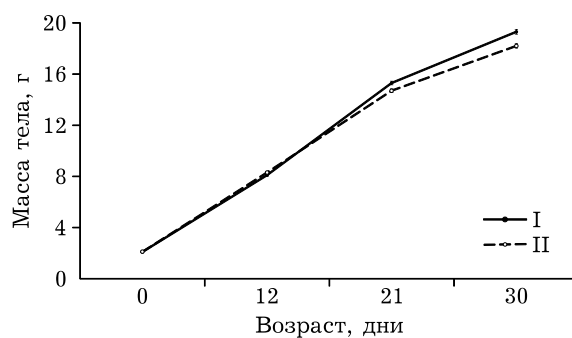


Рис. 1. Увеличение массы тела детенышей ($M \pm m$) с возрастом в экспериментальных группах I (без самца) и II (с самцом)

Взаимодействия, инициированные доминирующими и подчиненными самцами в тестах парного ссаживания
(число актов за 10 мин, $M \pm SE$)

| Статус | Обследование партнера | Агрессивные акты | Защитные стойки | Избегание контактов |
|--------------|-----------------------|------------------|-----------------|---------------------|
| Доминанты | 21,1 ± 3,8 | 1,4 ± 0,8 | 0 | 0 |
| Субординанты | 9,1 ± 1,9 | 0 | 13,0 ± 3,4 | 7,8 ± 2,3 |
| <i>p</i> | 0,047 | 0,109 | 0,028 | 0,034 |

Примечание. *p* – по результатам теста Уилкоксона.

большой вклад в выявленные различия внесли молодые самцы: в возрасте 30 дней у них обнаружена наибольшая разница в средней массе тела – $19,8 \pm 0,5$ г ($n = 38$) и $18,5 \pm 0,3$ г ($n = 34$) соответственно (различия достоверны, $F = 5,069$; $df = 1/67$, $p = 0,028$), тогда как масса тела молодых самок в обеих выборках оказалась примерно одинаковой – $18,8 \pm 0,3$ г ($n = 34$) и $18,3 \pm 0,4$ г ($n = 32$), соответственно ($F = 1,011$; $df = 1/63$; $p = 0,319$).

Таким образом, темпы роста детенышей, воспитываемых самками без участия самцов, оказались более высокими, чем у детенышей в семейных группах с двумя родителями. Присутствие взрослого самца негативно отражалось, в первую очередь, на темпах роста детенышей того же пола.

По результатам тестов парного ссаживания самцам из экспериментальной группы II присвоены условные ранги доминантов (подгруппа IIa, $n = 6$) и субординантов (подгруппа IIб, $n = 6$). Результаты тестирования суммированы в таблице: самцы-доминанты чаще инициировали обследование партнера (подходы, назо-назальные контакты, обнюхивание) и проявляли агрессию, а самцы-субординанты демонстрировали защитные стойки (подчинение) и избегание контактов. Статистически достоверные различия обнаружены по трем из четырех типов взаимодействий (см. таблицу). Частота агрессивных актов, инициированных исключительно самцами-доминантами, была низкой, поэтому выявленные различия оказались невелики и не превысили порогового уровня ($p > 0,05$).

Темпы роста детенышей в группах с самцами-доминантами оказались более низкими, чем у детенышей в группах с самцами-субординантами (рис. 2). Кроме того, гибель детенышей зафиксирована только в группах, где присутствовали самцы-доминанты. Суще-

ственные различия в массе тела проявились, когда детеныши достигли 21 дня: масса тела у особей в подгруппе IIa в среднем составляла $14,5 \pm 0,1$ г ($n = 34$), а в подгруппе IIб – $14,9 \pm 0,1$ г ($n = 32$), различия достоверны ($F = 4,362$; $df = 1/63$; $p = 0,041$). В возрасте 30 дней различия в средней массе тела детенышей в этих двух подгруппах достигли еще большей величины: $17,6 \pm 0,1$ г и $18,4 \pm 0,1$ г соответственно ($F = 31,024$; $df = 1/63$; $p < 0,001$).

Следует отметить, что в выводках, выращенных в группах с самцами-субординантами, относительно крупными, как показали результаты взвешивания молодых особей в возрасте 30 дней, оказались не только самцы ($18,1 \pm 0,1$ г против $17,3 \pm 0,3$ г; $F = 5,963$; $df = 1/36$; $p = 0,019$), но и самки ($18,9 \pm 0,2$ г против $18,2 \pm 0,2$ г; $F = 4,481$; $df = 1/24$; $p = 0,044$).

Таким образом, более высокий социальный статус и повышенная агрессивность самцов обыкновенной полевки негативно отражается как на выживаемости, так и на темпах роста детенышей обоих полов.

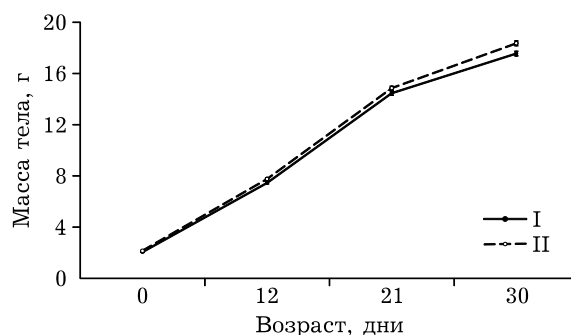


Рис. 2. Показатели роста детенышей (увеличение массы тела, $M \pm t$) в выводках с самцами-доминантами (I) и самцами-субординантами (II)

ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты проведенного исследования показали, что присутствие самцов в семейных группах обыкновенной полевки негативно отражается как на выживаемости, так и на темпах роста детенышей. Это свидетельствует о снижении репродуктивного успеха самцов, если они придерживаются стратегии, связанной с семейно-групповым образом жизни. В социозологической концепции, объясняющей эволюцию социальности (группового образа жизни) у млекопитающих, в том числе и грызунов, предусматривается существование механизмов, обеспечивающих повышение репродуктивного успеха и, соответственно, индивидуальной приспособленности при групповом образе жизни [Emlen, 1994]. Поскольку у грызунов на вершине социальности находятся виды с семейно-групповым образом жизни [Громов, 2013а; Gromov, 2014], можно ожидать повышения индивидуальной приспособленности у особей, объединяющихся в семейные пары, дающие начало семейным группам. Однако, как показывают исследования, подобные ожидания во многих случаях не оправдываются. В частности, семейно-групповой образ жизни у некоторых видов сурков (*Marmota* spp.) приводит к снижению репродуктивного потенциала [Blumstein, Armitage, 1998]. У двух других социальных видов – *Cynomys ludovicianus* и *Cynomys sociabilis* – размеры выводков уменьшаются с увеличением числа особей в группах [Hoogland, 1995; Lacey, 2004], что также указывает на снижение индивидуальной приспособленности.

Результаты, полученные в настоящем исследовании, с одной стороны, можно объяснить тем, что семейно-групповой образ жизни обыкновенной полевки еще не вполне сформировался, и ему присущи черты социальной организации видов, чьи самцы уклоняются от выполнения родительских обязанностей. Иными словами, негативный эффект присутствия самцов можно считать своеобразным “наследством” социальной организации, свойственной менее социальным видам, для которых характерны не семейные группы, а агрегации взрослых особей [Громов, 2013а]. С другой стороны, имеются данные, указывающие на то, что присутствие

самцов, действительно, может приводить к гибели детенышей и замедлению темпов их развития у видов с типичной семейно-групповой организацией [Ahroon, Fidura, 1976]. Возникает закономерный вопрос: если семейно-групповой образ жизни негативно отражается на репродуктивном потенциале вида и индивидуальной приспособленности, то какова природа факторов, благоприятствующих формированию семейно-групповой социальной организации в процессе эволюции?

Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо указать на основные особенности семейно-группового образа жизни грызунов, который характеризуется, прежде всего, прочными парными связями, толерантными отношениями между членами семейных групп, заботой о потомстве, которую проявляют не только оба родителя, но и подрастающие молодые особи, а также кооперацией в различных сферах деятельности: охране и запаховой маркировке участков обитания, рытье подземных коммуникаций, подготовке гнезд, добывании и запасании корма, заботе о детенышах [Громов, 2013а; Gromov, 2014]. Вопрос о факторах, способствующих переходу от условно одиночного образа жизни к семейно-групповому, пока остается открытым, однако не вызывает сомнений, что самцы, отличающиеся высокой агрессивностью и, соответственно, конкурентоспособностью в борьбе за самок, не склонны к поддержанию устойчивых брачных связей и проявлению заботы о потомстве. Репродуктивный успех и индивидуальная приспособленность таких самцов снижаются, если они лишаются возможности свободно спариваться с самками. Напротив, самцы, отличающиеся пониженной агрессивностью и уступающие в конкурентоспособности самкам, демонстрирующим качества доминантов, более склонны к выбору постоянных брачных партнеров и проявлению заботы о потомстве. Результаты настоящего исследования показывают, что индивидуальная приспособленность самцов-субординантов, выражающаяся в ускоренных темпах роста их детенышей (в сравнении с потомством самцов-доминантов), оказывается более высокой, поскольку известно, что молодые особи с большей массой тела, набранной к концу периода молочного вскармливания, выживают успешнее своих более

мелких собратьев [Solomon, 1991]. Кроме того, более крупные молодые особи, становясь взрослыми, также отличаются большей массой тела и более привлекательны как партнеры для спаривания [Solomon, 1993].

Следовательно, родительский вклад и, соответственно, репродуктивный успех самцов, демонстрирующих качества субординантов, повышаются при переходе к семейно-групповому образу жизни. Самцы, обладающие качествами субординантов (пониженная агрессивность, повышенная толерантность, склонность к проявлению родительского поведения), становятся более подходящими половыми партнерами для самок, если социальная организация вида трансформируется, приобретая черты семейно-групповой.

Однако нельзя не признать, что репродуктивный потенциал многих видов, характеризующихся семейно-групповой организацией, действительно более низок в сравнении с родственными им видами, относящимися к категории условно одиночных или слабо социальных. В качестве примера можно указать на сосновую и прерийную полевку (*Microtus pinetorum* и *M. ochrogaster*), в выводках которых насчитывается в среднем 2,3 и 3,6 детеныша соответственно, тогда как у пенсильванской полевки (*Microtus pennsylvanicus*) среднее число детенышей в выводках значительно больше – 5,1 [Innes, 1978]. Эти различия обычно связывают с влиянием среды обитания: у видов, существующих в стабильных экологических условиях, формируется сложная семейно-групповая социальная организация (такая, как, например, у *M. pinetorum* и *M. ochrogaster*) на фоне тенденции снижения репродуктивного потенциала; напротив, у видов, обитающих в нестабильных условиях, социальная организация менее сложна, а темпы размножения существенно выше, как, например, у пенсильванской полевки [Eisenberg, 1965].

Необходимо, однако, признать, что негативное влияние на выживаемость и темпы роста детенышей грызунов оказывают и другие факторы, в том числе присутствие взрослого самца. И если снижение репродуктивного потенциала – неизбежный результат перехода к семейно-групповому образу жизни, то должны существовать компенсатор-

ные механизмы, повышающие индивидуальную приспособленность косвенным путем (indirect fitness). К таковым, на мой взгляд, следует отнести кооперацию.

Кооперация при рытье подземных коммуникаций, коллективная охрана и запаховая маркировка участков обитания, совместное запасание корма и воспитание детенышей (biparental care, alloparenting) характерны для многих видов грызунов с семейно-групповой социальной организацией [Громов, 2013а]. Благодаря кооперации, совокупный вклад самца и самки в выращивание потомства у социальных видов оказывается более высоким, чем у видов, относящихся к категории слабо социальных, у которых о детенышах заботятся исключительно самки. Кооперация при ухаживании за детенышами, пожалуй, важнее любой другой, поскольку без нее у грызунов не образуется самых сложных социальных группировок. Кроме того, благодаря участию самцов в воспитании потомства у молодых особей того же пола формируются поведенческие стереотипы “заботливого партнера” и “заботливого отца” [Громов, 2013а; Громов, 2014], что чрезвычайно важно для поддержания семейно-групповой социальной организации. Принимая во внимание эти обстоятельства, можно утверждать, что у видов с семейно-групповым образом жизни индивидуальная приспособленность повышается именно за счет кооперации, и поэтому последнюю следует рассматривать в качестве ведущего фактора эволюции социальности у грызунов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Присутствие взрослых самцов в семейных группах обыкновенной полевки в целом негативно отражается как на выживаемости, так и на темпах роста детенышей. Однако эффект присутствия самца зависит от особенностей его поведения. Самцы, отличающиеся повышенной агрессивностью, демонстрирующие качества доминантов – менее заботливые родители: у их детенышей замедляются темпы роста, и некоторые из них не доживают до окончания периода молочного вскармливания. Напротив, потомство самцов-субординантов, не проявляющих агрессивно-

сти, выживает успешнее и отличается более высокими темпами роста. Самцы-субординанты – более заботливые партнеры и родители и демонстрируют более высокий уровень индивидуальной приспособленности за счет снижения смертности детенышей, а также благодаря более высоким темпам их роста. Поведение самцов-субординантов в большей степени соответствует семейно-групповой социальной организации. Эволюция социальной организации у грызунов (переход к семейно-групповому образу жизни) идет по пути феминизации поведения самцов и развития кооперации, но во многих случаях это сопряжено с падением репродуктивного потенциала вида.

Автор выражает благодарность Ю. М. Ковальской за кариологическое подтверждение видового статуса использованных в данном исследовании полевок. Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант 15-04-00819).

ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1962. 307 с.
- Башенина Н. В., Мейер М. Н. Постнатальный период Рост // Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М.: Наука, 1994. С. 242–245.
- Башенина Н. В., Мейер М. Н., Зоренко Т. А. Развитие // Там же. С. 253–266.
- Громов В. С. Забота о потомстве у грызунов: этологические, физиологические и эволюционные аспекты. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2013а. 338 с.
- Громов В. С. Забота о потомстве и влияние присутствия самца на формирование родительского поведения у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в лабораторных условиях // Сиб. экол. журн. 2013б. Т. 20, № 3. С. 431–438 [Gromov V. S. Care of young and the effect of the presence of a male on parental behavior of the common vole (*Microtus arvalis*) in captivity // Contemporary Problems of Ecol. 2013. Vol. 6, N 3. P. 330–335].
- Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов грызунов: корреляционный анализ // Изв. РАН. Сер. биол. 2013. № 5. С. 583–591.
- Зоренко Т. А. Структура поселений обыкновенной полевки *Microtus arvalis* Pall. // Динамика популяций и поведение позвоночных животных в Латвийской ССР. Рига, 1979. С. 79–101.
- Ahroon J. K., Fidura F. G. The influence of the male on maternal behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Animal Behaviour. 1976. Vol. 24. P. 372–375.
- Blumstein D. T., Armitage K. B. Life history consequences of social complexity: a comparative study of ground-dwelling sciurids // Behavioral Ecol. 1998. Vol. 9. P. 8–19.
- De Jonge G. Aggression and group formation in the voles *Microtus agrestis*, *M. arvalis* and *Clethrionomys glareolus* in relation to intra- and interspecific competition // Behaviour. 1983. Vol. 84. P. 1–73.
- Dudley D. Contributions of parental care to the growth and development of the young *Peromyscus californicus* // Behavioral Biol. 1974. Vol. 11. P. 155–156.
- Eisenberg J. F. The social organization of mammals // Handbook Zool. 1965. Vol. 8. P. 1–191.
- Elwood R. W., Broom D. M. The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups // Animal Behaviour. 1978. Vol. 26. P. 438–454.
- Emlen S. T. Benefits, constraints and the evolution of the family // Trends Ecol. Evolution. 1994. Vol. 9. P. 282–284.
- Gerling S., Yahr P. Effect of the male parent on pup survival in Mongolian gerbils // Animal Behaviour. 1979. Vol. 27. P. 310–311.
- Gromov V. S. Complicated social structure and the evolution of sociality in rodents: Cooperation as the main promoting factor // Social Behavior: Evolutionary Pathways, Environmental Influences and Impairments / ed. P. Watson. N.Y.: Nova Science Publishers, 2014. P. 71–119.
- Gromov V. S., Krasnov B. R., Shenbrot G. I. Behavioural correlates of spatial distribution in Wagner's gerbil *Gerbillus dasyurus* (Rodentia, Gerbillinae) // Mammalia. 2001. Vol. 65. P. 111–120.
- Gubernick D. J., Wright S. L., Brown R. E. The significance of father's presence for offspring survival in the monogamous California mouse, *Peromyscus californicus* // Animal Behaviour. 1993. Vol. 46. P. 539–546.
- Hartung T. G., Dewsbury D. A. Paternal behavior of six species of muroid rodents // Behavioral Neural Biol. 1979. Vol. 26. P. 446–478.
- Hoogland J. L. The black-tailed prairie dog: Social life of a burrowing mammal. Chicago: Chicago Univ. Press, 1995. 234 p.
- Innes D. G. L. A reexamination of litter size in some North American microtines // Canad. Journ. Zool. 1978. Vol. 56. P. 1488–1496.
- Kleiman D. G. Monogamy in mammals // Quarterly Rev. Biol. 1977. Vol. 52. P. 39–69.
- Lacey E. A. Sociality reduces individual direct fitness in a communally breeding rodent, the colonial tuco-tuco (*Ctenomys sociabilis*) // Behavioral Ecol. Sociobiol. 2004. Vol. 56. P. 449–457.
- McGuire B., Novak M. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*) // Animal Behaviour. 1984. Vol. 32. P. 1132–1141.
- Solomon N. G. Current indirect fitness benefits associated with philopatry in juvenile prairie voles // Behavioral Ecol. Sociobiol. 1991. Vol. 29. P. 277–282.
- Solomon N. G. Body size and social preferences of male and female prairie vole, *Microtus ochrogaster* // Animal Behaviour. 1993. Vol. 45. P. 1031–1033.
- Trivers R. L. Parental investment and sexual selection // Sexual selection and descent of man / ed. B. Campbell. Chicago: Aldine, 1972. P. 139–179.

Werren J. H., Gross M. R., Shine R. Paternity and the evolution of male parental care // *J. Theoretical Biol.* 1980. Vol. 82. P. 619–631.

Wittenberger J. F., Tilson R. L. The evolution of monogamy: Hypotheses and evidence // *Ann. Rev. Ecol. Systems.* 1980. Vol. 11. P. 197–232.

Wynne-Edwards K. E., Lisk R. D. Differential effects of paternal presence on pup survival in two species of Dwarf hamster (*Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*) // *Physiol. & Behavior.* 1989. Vol. 45. P. 465–469.

Reproductive Success and Fitness of Male Common Voles (*Microtus arvalis*)

V. S. GROMOV

*A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
119071, Moscow, Leninsky ave., 33
E-mail: vsgromov@mail.ru*

Pup survival and growth were monitored to determine whether paternal care potentially contributed to reproductive success. The subjects were 143 pups from 24 litters obtained from adult voles trapped in the wild. One group of litters ($n = 12$, 72 pups) was raised by adult females without sires, and the other group of litters ($n = 12$, 71 pups) was raised by both parents. Pup survival and growth rate were found to decrease in the presence of the sires especially those ones exhibiting a higher level of aggressiveness. These findings indicate a decrease of fitness of male common voles living in family groups.

Key words: *Microtus arvalis*, reproductive success, growth rate, fitness.