

## Взаимодействия партнеров в семейных парах и забота о потомстве у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в лабораторных условиях

В. С. ГРОМОВ

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

### АННОТАЦИЯ

В лабораторных условиях изучали взаимодействия партнеров в семейных парах и родительское поведение степной пеструшки. Установлено, что взаимодействия между самцами и самками в семейных парах этих грызунов, как правило, нейтральные или миролюбивые, однако не исключены и агонистические контакты. У их взрослых особей в отличие от ряда других видов грызунов с семейно-групповым образом жизни частота и продолжительность взаимных чисток невелики, что свидетельствует об относительно слабых парных связях. Вместе с тем самцы проводят в гнезде с детенышами больше времени по сравнению с самками, хотя значительно уступают последним по таким показателям, как чистка (вылизывание) детенышей и доставка гнездового материала. Сравняются характеристики родительского поведения *Lagurus lagurus* с другими видами подсемейства Microtinae.

**Ключевые слова:** степная пеструшка, парные связи, родительское поведение, груминг.

В последние десятилетия обнаруживается растущий интерес зоологов, этологов и физиологов к изучению родительского поведения грызунов, в особенности представителей сем. Cricetidae – хомяков, песчанок и полевок [1–9]. Этот интерес, в частности, объясняется активным поиском проксимальных (поведенческих и гормональных) механизмов и эволюционных факторов, способствующих укреплению парных связей и формированию сложных семейных группировок в популяциях грызунов [10–13]. Проведено значительное число исследований, посвященных различным видам с семейно-групповым образом жизни: *Meriones unguiculatus*, *Microtus ochrogaster*, *M. pinetorum*, *M. socialis*, *M. guentheri*, *Lasiopodomys mandarinus*, *L. brandti*, *Peromyscus californicus*, *P. eremicus*, *P. polionotus*, *Lagurus lagurus* [1, 3, 6, 8, 9, 11,

14–20]. Однако до сих пор в этой области знаний существуют пробелы, поскольку далеко не все исследования выполнены с необходимой полнотой. Кроме того, результаты разных исследований не всегда поддаются сравнению из-за существенных различий в условиях содержания зверьков, методиках наблюдения и регистрации данных.

Настоящая работа продолжает серию исследований автора, посвященных изучению родительского поведения грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры [18–23]. В этих исследованиях используется единообразная методика наблюдений и содержания зверьков для обеспечения корректного сравнения и интерпретации данных, поскольку, как известно, экспериментальные условия существенно влияют на проявление родительского поведения грызунов, в особенности у самцов [24, 25]. Что касается степной пеструшки, являющейся

объектом настоящего исследования, то поведение этого вида, занесенного в Красные книги ряда регионов Российской Федерации, до сих пор слабо изучено даже в лабораторных условиях. Ареал степной пеструшки начиная с плейстоцена неуклонно сокращается, и это, по-видимому, связано с высокой степенью инбридинга [20], влияние которого может сказываться и на поведении. Важность изучения родительского поведения объясняется также предпосылками к образованию моногамных пар [20], и в этом плане степную пеструшку интересно сравнить с другими видами, ведущими семейно-групповой образ жизни и склонными к моногамии.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Под наблюдением находились зверьки 7–8-го поколения, родившиеся в неволе от производителей, отловленных в Новосибирской области, и содержащиеся в виварии Научно-экспериментальной базы “Черноголовка” ИПЭЭ РАН. Для исследования отобрали 10 пар, составленных из особей в возрасте 3–4 мес с минимальной степенью родства (взятых из разных семейных групп) и ранее не приносивших потомства. Пары содержали в пластиковых клетках размером 60 × 35 × 20 см с древесными опилками и деревянными гнездовыми домиками. В каждой паре самец находился с самкой на всем протяжении беременности.

Подготовку к наблюдениям и собственно наблюдения проводили в летние месяцы (июнь–август). Режим освещения в лабораторных помещениях был естественным (нерегулируемым), а средняя температура – (20 ± 3) °С. Всех зверьков обеспечивали в достатке зерновой смесью (овес с семенами подсолнечника), сочными кормами (капуста, морковь, свекла, яблоки) и водой.

Для наблюдений использовали аквариумы размером 60 × 30 × 35 см с двумя деревянными гнездовыми камерами размером 15 × 12 × 8 см, имеющими прозрачную верхнюю крышку из плексигласа. Дно аквариумов засыпали тонким слоем (2–3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки в гнездовые камеры помещали древесную стружку. В тем-

ное время суток аквариумы подсвечивали электрической лампой мощностью 25 Вт, закрепленной на высоте 1 м от верха аквариумов. Наблюдения за другими видами грызунов в подобных условиях [18, 19, 21, 26, 27] показали, что слабая электрическая подсветка в темное время суток не влияет на общую ритмику суточной активности. Семейные пары перемещали из пластиковых клеток в подготовленные для наблюдений аквариумы за 7–10 дней до наступления родов. Это позволяло зверькам заранее адаптироваться к условиям наблюдений. Все пары успешно размножались, и число выкормленных детенышей в выводках варьировало от 2 до 7 (в среднем 3,9).

Для наблюдений за парами, выкармливающими детенышей, использовали частично модифицированную методику, разработанную ранее для изучения родительского поведения китайской полевки *L. mandarinus* [8]. В соответствии с этой методикой период наблюдений, начинающийся со 2-го дня после рождения детенышей и составляющий в общей сложности 20 дней, разбивали на четыре пятидневки: 2–6, 7–11, 12–16 и 17–21-й дни. Наблюдения проводили в вечернее время (с 19:00 до 24:00, каждый раз сдвигая время начала наблюдений для исключения влияния суточного ритма активности) в течение 1–1,5 ч с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз (в сумме не менее 3 ч), а общее время наблюдений за каждой парой составляло не менее 12 ч.

Наряду с наблюдениями проводили видеосъемку с помощью видеокамеры Panasonic-M3500. Это давало возможность не беспокоить особенно пугливых особей. Во время прямых наблюдений (и при воспроизведении видеозаписи) с помощью нескольких секундомеров фиксировали суммарное время нахождения взрослых особей в гнезде (с точностью до 1 мин) и продолжительность чистки (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с). Регистрировали также доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо и число манипуляций с гнездовым материалом. Помимо этого учитывали все взаимодействия между особями-родителями. Для сравнительного анализа все показатели пересчитывали на 1 ч наблюдений.

Данные, полученные за каждую из четырех пятидневок, усредняли и анализировали с помощью методов непараметрической статистики. Для статистического анализа использовали дисперсионный анализ Kruskal-Wallis ANOVA, тест Уилкоксона (для сопряженных пар) и Мэнн-Уитни U-тест (для несопряженных пар); для установления возможной зависимости родительского поведения от величины выводка вычисляли коэффициент корреляции Спирмена R [28].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Взаимодействия между половыми партнерами.** Во всех находившихся под наблюдением семейных парах степной пеструшки взаимодействия между самками и самцами носили преимущественно миролюбивый характер. Подавляющее число социальных актов составляли назо-назальные контакты, обнюхивание партнера и скучивание с ним; зарегистрированы также единичные агонистические взаимодействия (угрожающие стойки и выпады), инициированные исключительно самками (табл. 1). Чистку (вылизывание) партнера и подставление под чистку отмечали только в гнездах с детенышами.

Инициаторами груминга (чистки партнера) были как самцы, так и самки. Груминг оценивали по двум показателям: число чисток, инициированных конкретной особью, и их продолжительность за 1 ч наблюдений. Следует отметить, что подобную форму взаимодействий партнеров в семейных парах степной пеструшки отмечали редко (см.

табл. 1). Подставление под чистку зарегистрировано только у самцов. Средняя продолжительность чисток партнера, инициированных самками ( $0,5 \pm 0,3$  с), была меньшей, чем у самцов ( $2,7 \pm 1,8$  с), однако эти различия статистически недостоверны из-за относительно малой частоты событий: Мэнн-Уитни U-тест,  $z = 0,943$ ,  $p = 0,345$ .

**Репертуар родительского поведения.** Во всех находившихся под наблюдением парах и самки, и самцы проявляли активную заботу о потомстве. У самок прямая забота выражалась в: 1) кормлении детенышей молоком (длительность которого оценить было невозможно из-за того, что в раннем возрасте не все детеныши, присосавшиеся к соскам матери, видны наблюдателю); 2) "насиживании" детенышей для их обогревания, при котором самка принимает специфическую позу, называемую кифозом (kyphosis), и скучивании с ними; 3) периодической чистке детенышей, при которой самка тщательно вылизывала область гениталий и живот каждого детеныша, слизывая мочу, позднее самка вылизывала у детенышей бока, спину, голову и др. Длительность скучивания самки с детенышами можно принять равной времени ее пребывания в гнезде, поскольку внутри гнезда самка практически все время находилась в непосредственном контакте с ними. Прямая забота о детенышах у самцов выражалась в тех же формах поведения, что и у самок, за исключением кормления молоком.

Косвенная забота о потомстве у самок и самцов выражалась в подготовке гнезда (до-

Т а б л и ц а 1

**Количество элементарных социальных актов (N) и их доля (%) за весь период наблюдений в поведении самок и самцов в семейных парах степной пеструшки**

Типы взаимодействий и элементарные акты	Самки		Самцы	
	N	%	N	%
Миролюбивые:				
назо-назальные контакты	11	3,5	23	8,4
обнюхивание партнера	132	41,6	98	35,9
скучивание с партнером	154	48,6	113	41,4
чистка партнера	6	1,9	17	6,3
подставление под чистку	0	0	11	4,0
Агонистические	7	2,2	0	0
Прочие	7	2,2	11	4,0
Всего	317	100	273	100

Усредненные показатели родительской заботы самок и самцов степной пеструшки,  $M \pm m$ , за 1 ч наблюдений

Показатели родительской заботы	Самки	Самцы
Общее время нахождения в гнезде, мин	47,1 ± 1,2	55,6 ± 1,0
Нахождение в гнезде без партнера, мин	3,4 ± 0,9	12,1 ± 1,2
Чистка (вылизывание) детенышей, с	85 ± 13	18 ± 2
Число манипуляций с гнездовым материалом	8,8 ± 1,2	5,6 ± 1,4
Частота доставки гнездового материала	12,6 ± 2,2	3,3 ± 1,5

ставка подстилочного материала в гнездовые камеры) и его устройстве (в виде манипуляций с гнездовым материалом и рыхления подстилки). Доставку корма в гнездо, которая характеризует поведение особей-родителей у некоторых видов грызунов, у степной пеструшки отмечали редко.

**Прямая забота о потомстве.** Находясь в гнезде, “насиживая” детенышей и сгучиваясь с ними, семейная пара согревает потомство собственным теплом и обеспечивает длительные тактильные контакты с детенышами, крайне необходимые для их нормального физического и социального развития. Поэтому общее время нахождения в гнезде (ОВНГ) в расчете на 1 ч наблюдений служит важной количественной характеристикой прямой родительской заботы.

В табл. 2 и на рис. 1, А приведены соответствующие количественные данные, свидетельствующие о существовании половых различий по показателю ОВНГ (при усреднении данных за весь период наблюдений), при этом самцы проводили в гнезде достоверно больше времени, чем самки (тест Уилкоксона,  $z = 2,803$ ,  $p = 0,005$ ). Судя по результатам дисперсионного анализа, влияние фазы наблюдений (пятидневки) на этот показатель отсутствует: для самок –  $H(3, N = 40) = 1,226$ ,  $p = 0,747$ ; для самцов –  $H(3, N = 40) = 0,351$ ,  $p = 0,950$ . Следует особо подчеркнуть, что на протяжении всего периода наблюдений этот показатель у самок и особенно у самцов почти не снижался.

Существенные половые различия обнаружены и по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (см. рис. 1, Б, табл. 2), при этом самцы оставались в гнезде значительно дольше, чем самки (тест Уилкок-

сона для усредненных данных,  $z = 2,666$ ,  $p = 0,008$ ). Судя по результатам дисперсионного анализа, фазы наблюдений (пятидневки) не влияли на регистрируемые данные: для самок –  $H(3, N = 40) = 0,247$ ,  $p = 0,970$ ; для самцов –  $H(3, N = 40) = 1,209$ ,  $p = 0,751$ .

В течение 1-й и 2-й пятидневок детеныши оставались в гнезде одни в среднем около 1 мин за 1 ч наблюдений (рис. 2, А), а в течение следующих двух пятидневок – около 2 мин за 1 ч наблюдений, однако эти различия статистически недостоверны. Влияние фазы наблюдений (пятидневок) на этот показатель было незначительным: Kruskal-Wallis ANOVA,  $H(3, N = 40) = 1,628$ ,  $p = 0,653$ .

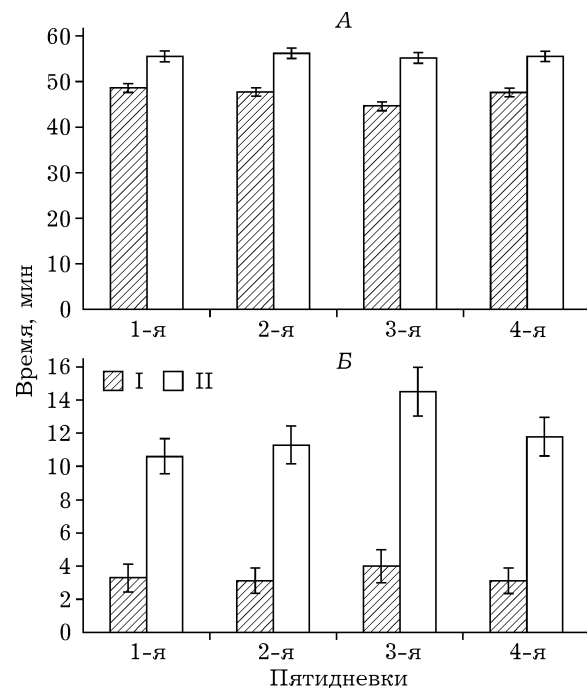


Рис. 1. Общее время пребывания в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б): самок (I), самцов (II),  $M \pm m$ , за 1 ч наблюдений

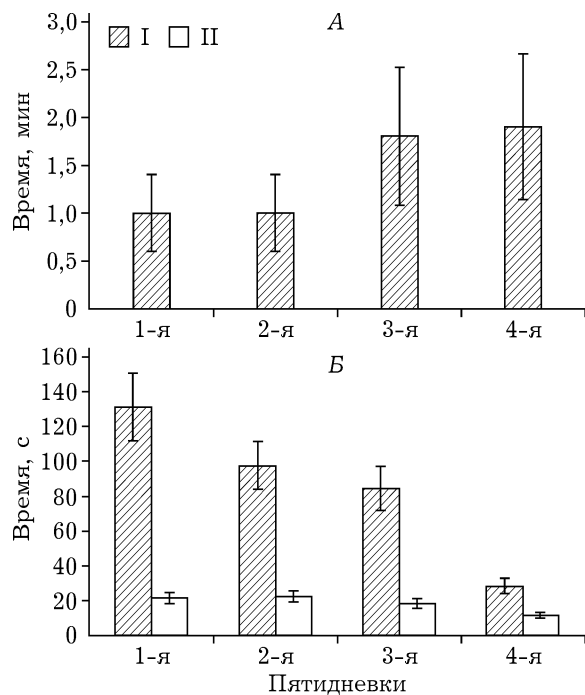


Рис. 2. Суммарная продолжительность: А – периодов, в течение которых детеныши остаются в гнезде одни, Б – чисток (вылизывания) детенышей самками (I) и самцами (II)

Выявлены существенные половые различия, связанные с продолжительностью груминга (вылизывания) детенышей, при этом самки уделяли чистке детенышей значительно больше времени, чем самцы (тест Уилкоксона для усредненных данных,  $z = 2,666$ ,  $p = 0,008$ ). Дисперсионный анализ свидетельствует, что фазы наблюдений достоверно влияют на значение этого показателя у самок:  $H(3, N = 40) = 15,283$ ,  $p = 0,002$ . Продолжительность чистки детенышей самками была максимальной в 1-й пятидневке (в среднем  $132 \pm 19$  с за 1 ч), а к концу наблюдений значительно сократилась (в среднем  $28 \pm 9$  с за 1 ч, рис. 2, Б). На протяжении всего периода наблюдений продолжительность чистки детенышей самцами варьировала слабо и влияние фазы наблюдений на регистрируемый показатель отсутствовало:  $H(3, N = 40) = 6,658$ ,  $p = 0,084$ .

**Косвенная забота о потомстве.** Манипуляции с подстилкой в гнезде (МПП) регулярно отмечали и у самок, и у самцов на протяжении всего периода наблюдений (рис. 3, А). Чаще всего наблюдали рыхление подстилки, изредка – перекладывание отдельных частиц подстилочного материала с места на

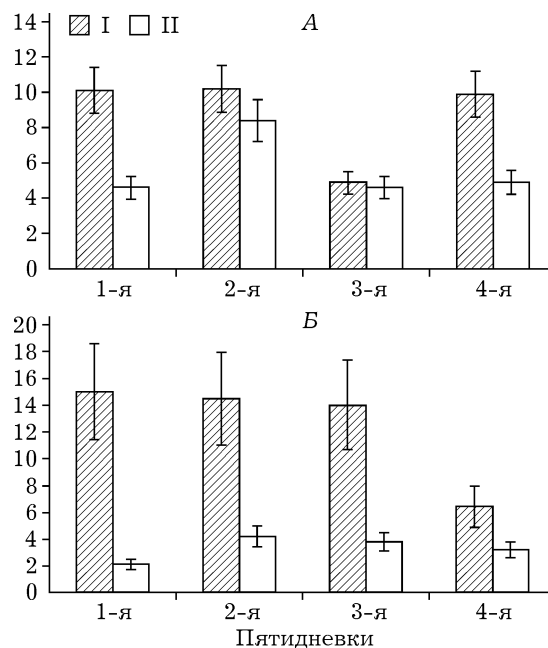


Рис. 3. Доставка гнездового материала (А) и манипуляции с гнездовым материалом (Б) самок (I) и самцов (II),  $M \pm t$ , число за 1 ч наблюдений

место. Достоверных половых различий в показателе МПП при сравнении данных, усредненных за весь период наблюдений, не обнаружено (тест Уилкоксона,  $z = 1,659$ ,  $p = 0,097$ ). Влияния фаз наблюдений на этот показатель также не выявлено: для самок –  $H(3, N = 40) = 4,770$ ,  $p = 0,189$ ; для самцов –  $H(3, N = 40) = 0,980$ ,  $p = 0,806$ .

Доставку гнездового материала (древесной стружки) также регистрировали на протяжении всего периода наблюдений (рис. 3, Б). Половые различия оказались достоверными при сравнении средних величин (см. табл. 2) за весь период наблюдений (тест Уилкоксона,  $z = 2,191$ ,  $p = 0,028$ ). Влияние фаз наблюдений (пятидневок) на этот показатель отсутствовало: для самок –  $H(3, N = 40) = 2,349$ ,  $p = 0,503$ ; для самцов –  $H(3, N = 40) = 1,059$ ,  $p = 0,787$ .

Доставку корма в гнездо отмечали относительно редко, при этом у самок эта форма поведения зарегистрирована в 14 случаях, а у самцов – лишь в трех эпизодах. Обычно и взрослые особи, и детеныши, начинающие выходить из гнезда в возрасте 11–12 дней, кормились овощами и зерном вне пределов гнездовой камеры.

В целом по такому показателю, как время нахождения в гнезде с детенышами, сам-

цы степной пеструшки превосходят самок, но по продолжительности груминга (вылизывания) детенышей и показателям косвенной заботы о потомстве существенно уступают им.

**Число детенышей в выводке и показатели родительской заботы.** Корреляционный анализ не выявил статистически достоверной зависимости между числом детенышей в выводках и количественными показателями, характеризующими родительское поведение взрослых особей: коэффициент корреляции Спирмена  $-0,42 < R < 0,53$ ,  $0,142 < p < 0,954$ . Иными словами, характеристики родительского поведения самок и самцов существенно не меняются при увеличении числа детенышей в выводке.

В лабораторных условиях при наличии выбора из двух гнездовых камер самцы и самки степной пеструшки, составляющие семейную пару, предпочитают находиться в одном гнезде с детенышами. Однако парные связи у этого вида, по-видимому, менее прочные, чем у других представителей подсемейства Microtinae с семейно-групповым образом жизни, как, например, у *L. brandti* или *M. socialis* [23]. Это выражается прежде всего в периодических агонистических контактах между взрослыми разнополыми особями, а также в редких и непродолжительных взаимных чистках (для сравнения: суммарное время, затрачиваемое на чистку партнера, у самок и самцов *L. brandti* составляет в среднем 8,4 и 9,1 с за 1 ч [18], что многократно превышает соответствующие показатели у *L. lagurus*).

Наши наблюдения за семейными группами степной пеструшки в лабораторных условиях свидетельствуют, что агонистические конфликты могут возникать, например, после кратковременного отсаживания самца от самки. Нередко обостряются отношения между взрослым самцом и подростками детенышами, особенно молодыми самцами, в результате чего отмечается гибель молодых зверьков. Можно ожидать, что в естественных условиях молодняк выселяется из родительской норы в период наступления половой зрелости, а возможно, и ранее, не дожидаясь обострения отношений с взрослыми особями. Вместе с тем полевые данные указывают на существование в поселениях степной пеструшки сложных семейных групп с разновозрастными детенышами [20]. Проти-

воречивость этих сведений объясняется, по-видимому, недостатком наблюдений за семейными группами этого вида в полевых условиях или хотя бы в вольерах, которые крайне необходимы для полноты суждений о социальной организации.

Наблюдения за семейными парами в неволе показывают, что оба родителя проявляют активную заботу о потомстве, выражающуюся, прежде всего, в скучивании с детенышами, обеспечивая последних необходимым для нормального развития теплом [29]. Время нахождения в гнезде является важной характеристикой родительского поведения, поскольку взрослые особи находятся в тесном тактильном контакте не только с новорожденными, но и с подростками детенышами, уже не нуждающимися в дополнительном тепле. В последнем случае скучивание можно рассматривать как одну из важных форм социального поведения, выполняющего консолидирующую функцию у видов с семейно-групповым образом жизни. По показателю ОВНГ самцы степной пеструшки сближаются с самцами другого вида с семейно-групповым образом жизни – полевки Брандта [18], которые также проводят в гнезде с детенышами больше времени, чем самки.

Не менее важная форма проявления родительской заботы – регулярное вылизывание детенышей, также обеспечивающее высокий уровень тактильной стимуляции, необходимой для нормального развития потомства [29]. В этом отношении самцы степной пеструшки существенно уступают самкам, как и у других видов, живущих семейными группами [6, 8,9, 15, 18, 19], однако совместные действия пары взрослых особей дают высокий суммарный эффект, отсутствующий у так называемых одиночных видов, у которых о потомстве заботятся только самки, например у пенсильванской и горной полевки [3, 15, 30].

Как показал корреляционный анализ, количественные характеристики родительского поведения самцов и самок не зависят от числа детенышей в выводках. Это относится как к прямой, так и к косвенной заботе о потомстве. Иными словами, число детенышей в выводке не является ключевым фактором, определяющим степень выраженности родительского поведения. Ранее подобная зако-

номерность установлена для полевок Гюнтера [9] и Брандта [18].

Сравнение показателей родительского поведения степной пеструшки с литературными данными по другим видам подсемейства *Microtinae*, в первую очередь рода *Microtus*, оказывается затруднительным из-за использования разных методик наблюдения. К примеру, в исследованиях, посвященных североамериканским видам (*M. pennsylvanicus*, *M. ochrogaster*, *M. montanus* и *M. pinetorum*), периоды наблюдений были короткими (15 или 30 мин), а родительское поведение оценивали преимущественно в баллах [3, 15, 30]. Кроме того, условия содержания зверьков также были различными [3, 6, 9, 30]. Единственный показатель, по которому можно относительно корректно сравнивать степную пеструшку, например, с моногамной прерийной полевкой *M. ochrogaster* [6], – это общее время нахождения взрослых особей в гнезде: в процентном выражении этот показатель ниже у самок *L. lagurus* (79 %) в сравнении с самками *M. ochrogaster* (96 %), тогда как у самцов соответствующие характеристики близки – 93 и 92 %.

Единая методика регистрации наблюдений использована при изучении родительского поведения китайской полевки *L. mandarinus* [8], полевки Брандта *L. brandti* [18], общественной полевки *M. socialis* [19] и степной пеструшки в настоящем исследовании. Все четыре вида характеризуются семейно-групповым образом жизни и участием обоих партнеров в воспитании потомства, при этом самцы заметно уступают самкам по большинству показателей. В особенности это касается груминга (вылизывания) детенышей. Однако наряду со сходством обнаруживаются и межвидовые различия. У степной пеструшки и полевки Брандта время нахождения в гнезде у самцов достоверно выше, чем у самок, тогда как у общественной и китайской полевок, а также у моногамной прерийной полевки половые различия по этому показателю незначительны и недостоверны. Хотя самцы степной пеструшки дольше самок находятся в гнезде, они проявляют существенно меньше заботы, связанной с вылизыванием детенышей (в среднем  $(18 \pm 2)$  с), уступая в несколько раз самцам *M. socialis* ( $(87 \pm 19)$ с) и *L. mandarinus* ( $(65 \pm 14)$  с) и лишь вдвое –

самцам *L. brandti* ( $(38 \pm 8)$  с). Еще одним отличием родительского поведения степной пеструшки является более выраженная косвенная забота о потомстве, в особенности у самцов. Так, среднее число манипуляций с подстилкой у самцов трех других видов варьирует от 0,3 до 2,1, а частота доставки гнездового материала составляет в среднем 0,6–0,8, что в несколько раз ниже показателей, зарегистрированных у самцов *L. lagurus* (см. табл. 2).

В общей динамике показателей родительской заботы у четырех сравниваемых видов полевок обнаруживается значительное сходство: время нахождения взрослых особей в гнезде практически не меняется на протяжении всего периода выкармливания детенышей, в том числе и в отсутствие партнера. В этом проявляется существенное отличие от поведения самок пенсильванской *M. pennsylvanicus*, сосновой *M. pinetorum* и горной *M. montanus* полевок [3, 30], у которых время нахождения в гнезде сокращается по мере роста и развития детенышей. При этом у перечисленных видов самки заботятся о детенышах без участия самцов и детеныши рано переходят к самостоятельной жизни (фактически по окончании периода молочного вскармливания), тогда как у видов с семейными группами, таких как *M. socialis*, *L. brandti*, *L. mandarinus*, *L. lagurus*, тесная связь между родителями и потомством устанавливается на более длительный срок и время пребывания взрослых особей в гнезде не сокращается по мере подрастания детенышей. Относительное постоянство этого показателя характеризует прочность парных связей у видов с семейно-групповым образом жизни: оставаясь в гнезде в отсутствие самки и даже детенышей (которые в возрасте 10–12 дней начинают выходить из гнездовой камеры, а к концу третьей недели проводят вне гнезда значительное количество времени), самцы тем самым демонстрируют привязанность к самке и своему потомству. То же самое можно сказать и о поведении самок, которые, в отличие от условно одиночных видов, демонстрируют более высокую привязанность к половому партнеру. Иными словами, у видов, живущих семейными группами, постоянство пребывания взрослых особей в гнезде на протяжении всего периода выкармливания детенышей определяется не

экологическими, а социальными факторами. По этому показателю парные связи у *L. lagurus* не менее прочны, чем у *M. socialis*, *L. brandti* или *L. mandarinus*, но значительно слабее, как это отмечено, по продолжительности груминга партнера.

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

Сходный временной тренд характерен и для косвенной заботы о потомстве, связанной с обустройством гнезда. Он одинаков у многих видов грызунов, независимо от их образа жизни, с одной лишь поправкой: если у самок отмечается послеродовой эструс и второй выводок рождается в конце периода выкармливания первого, то активность самок, а иногда и самцов, направленная на устройство гнезда, в конце последней пятидневки не только не снижается, но, напротив, существенно возрастает [8]. Степная пеструшка от изученных видов и в этом отношении отличается: доставку гнездового материала самками, а также манипуляции с подстилкой у самцов отмечали на протяжении всего периода выкармливания детенышей, без существенных изменений в уровне активности взрослых особей. Приемлемого объяснения этому феномену пока не найдено.

Таким образом, у степной пеструшки обнаруживается определенное сходство с полевкой Брандта по ряду показателей, характеризующих прочность парных связей и прямую заботу о детенышах, но уровень косвенной заботы о потомстве, связанной с обустройством гнезда, значительно более высок, чем у других представителей подсемейства *Microtinae* с семейно-групповым образом жизни.

Причины выявленных различий, возможно, следует искать в филогенетических корнях сравниваемых видов, но они могут быть связаны и с влиянием внешних факторов в процессе эволюционного формирования образа жизни каждого конкретного вида. Во всяком случае, для объяснения существующих межвидовых различий в прочности парных связей и дифференцированном родительском вкладе у разных представителей подсемейства *Microtinae* требуются дальнейшие сравнительные исследования.

Автор выражает признательность сотрудникам ИСиЭЖ СО РАН М. А. Потапову и О. Ф. Потаповой за предоставление зверьков для проведения исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 07–04–00142) и Программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов” (подпрограмма “Биоразнообразие”, проект 6.1.2).

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Elwood R. W. Paternal and maternal behaviour in the Mongolian gerbil // *Anim. Behav.* 1975. Vol. 23. P. 766–772.
2. Hartung T. G., Dewsbury D. A. Paternal behavior of six species of muroid rodents // *Behav. Neural Biol.* 1979. Vol. 26. P. 446–478.
3. McGuire B., Novak M. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*) // *Anim. Behav.* 1984. Vol. 32. P. 1132–1141.
4. Wynne-Edwards K. E. Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: Pup survival under different parenting conditions // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1987. Vol. 20. P. 427–437.
5. Wynne-Edwards K. E. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*) // *Anim. Behav.* 1995. Vol. 50. P. 1571–1585.
6. Solomon N. G. Comparison of parental behaviour in male and female prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *Can. J. Zool.* 1993. Vol. 71. P. 434–437.
7. Clark M. M., Desousa D., Vonk J., Galef B. G. Parenting and potency: alternative routes to reproductive success in male Mongolian gerbils // *Anim. Behav.* 1997. Vol. 54. P. 635–642.
8. Smorkatcheva A. V. Parental care in the captive mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus* // *Can. J. Zool.* 2003. Vol. 81. P. 1339–1345.
9. Libhaber N., Eilam D. Parental investment in social voles varies and is relatively independent of litter size // *J. Mammal.* 2004. Vol. 85. P. 748–755.
10. Wingfield J. C., Hegner R. E., Dufty A. M., Jr., Ball G. F. The ‘challenge hypothesis’: Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // *Am. Nat.* 1990. Vol. 136. P. 829–846.



11. Carter C. S., Getz L. L. Monogamy and prairie vole // *Sci. Am.* 1993. Vol. 268. P. 100–106.
12. Emlen S. T. Benefits, constraints and the evolution of the family // *Tr. Ecol. Evol.* 1994. Vol. 9. P. 282–284.
13. Reburn C. J., Wynne-Edwards K. E. Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal // *Horm. Behav.* 1999. Vol. 35. P. 163–176.
14. Eisenberg J. F. *Biology of Peromyscus (Rodentia)* / Ed. J. A. King. Kansas. Lawrence: Amer. Soc. Mammalogists, 1968. P. 373–407.
15. Oliveras D., Novak M. A comparison of paternal behavior in the meadow vole, *Microtus pennsylvanicus*, the pine vole, *Microtus pinetorum*, and prairie vole, *Microtus ochrogaster* // *Anim. Behav.* 1986. Vol. 34. P. 519–526.
16. Gubernick D. J., Alberts J. R. The biparental care system of the California mouse, *Peromyscus californicus* // *J. Comp. Psychol.* 1987. Vol. 101. P. 169–177.
17. Wang Z. X., Novak M. A. Influence of the social environment on parental behavior and pup development of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) and prairie voles (*Microtus ochrogaster*) // *J. Comp. Psychol.* 1992. Vol. 106. P. 163–171.
18. Gromov V. S. Parental care in captive Brandt vole (*Lasiopodomys brandti*) // *Russian J. Theriol.* 2005. Vol. 4, N 2. P. 137–145.
19. Громов В. С. Родительское поведение общественной полевки в лабораторных условиях (*Microtus socialis*) // *Зоол. журн.* 2007. Т. 86, № 11. С. 1389–1397.
20. Кокеннова Г. Т. Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: ИСИАЭЖ СО РАН, 2007.
21. Gromov V. S., Surov A. V., Ryurikov G. B. Maternal care in captive grey hamster *Cricetulus migratorius* // *Russian J. Theriol.* 2006. Vol. 5, N 2. P. 73–77.
22. Громов В. С. Типы пространственно-этологической структуры популяций грызунов // *Зоол. журн.* 2005. Т. 84, вып. 8. С. 1003–1014.
23. Громов В. С. Дис. ... д-ра. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН, 2005. С. 282–379.
24. McCarty R., Southwick C. H. Patterns of parental care in two cricetid rodents, *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus* // *Anim. Behav.* 1977. Vol. 25. P. 945–948.
25. Xia X., Millar J. S. Paternal behavior by *Peromyscus leucopus* in enclosures // *Can. J. Zool.* 1988. Vol. 66. P. 1184–1187.
26. Громов В. С. Поведение полевок Брандта (*Lasiopodomys brandti* Radde, 1852) в экспериментальных группах. 1. Социальная структура семейных групп в условиях лабораторного содержания // *Зоол. журн.* 2001. Т. 80, вып. 12. С. 1501–1508.
27. Громов В. С. Социальная структура семейных групп общественной полевки (*Microtus socialis* Pall.) в условиях лабораторного и вольерного содержания // *Там же.* 2003. Т. 82, вып. 1. С. 94–103.
28. Sokal R. R., Rohlf F. J. *Biometry*. 3rd Ed. New York: Plenum Press, 1995.
29. Clutton-Brock T. Y. *Evolution of Parental Care*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1991.
30. McGuire B., Novak M. Parental care and its relation to social organization in the montane vole // *J. Mammal.* 1986. Vol. 67. P. 305–311.

## Interactions in Family Pairs and Parental Care in Captive Steppe Lemming (*Lagurus lagurus*)

V. S. GROMOV

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

In ten pairs of the steppe lemming, *L. lagurus*, rearing their first litters, both direct and indirect parental activities were estimated under laboratory conditions during the observation period (21 days from parturition) divided into 4 rearing stages: days 2–6, 7–11, 12–16 and 17–21, respectively. Interactions between adults in family pairs were revealed to be neutral or peaceful ones with rare agonistic contacts. Frequency and duration of partner grooming were found to be much lower than those ones in other vole species with family-group mode of life. These findings suggest weak pair bonding in steppe lemmings. There were pronounced sex differences in total time spent in the nest as well as in time spent by adults alone in the nest. Besides, duration of pup grooming in females was much greater than that in males. Thus, there is different parental investment in *L. lagurus* females and males. These findings are consistent with the published data concerning the use of space and social organization of the steppe lemming. Parental behaviour of *L. lagurus* is discussed in comparison with that of other microtine rodents.

**Key words:** steppe lemming, pair bonding, parental behavior, grooming.