

## Забота о потомстве и влияние присутствия самца на формирование родительского поведения у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) в лабораторных условиях

В. С. ГРОМОВ

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

### АННОТАЦИЯ

Изучали проявление родительской заботы у самцов и самок обыкновенной полевки, выращенных в полных (с двумя особями-родителями) и неполных семейных группах (без взрослого самца). Выяснено, что отсутствие взрослого самца в семейных группах обыкновенной полевки, снижающее уровень прямой заботы о потомстве, прежде всего тактильной стимуляции детенышей, негативно отражается на прочности парных связей и формировании родительского поведения у молодых самцов.

**Ключевые слова:** обыкновенная полевка, родительское поведение, тактильная стимуляция.

Известно, что родительский вклад самцов может быть фактором, существенно влияющим на поведение потомства по достижении им половой зрелости. В частности, установлено, что самцы *Microtus pennsylvanicus*, выращенные приемными родителями другого вида (*M. ochrogaster*), характеризующегося семейно-групповым образом жизни и отличающегося высоким родительским вкладом, начинают проявлять заботу о потомстве, которая в норме для них не характерна [1]. Опыты с перекрестным выращиванием детенышей у особей из разных популяций *M. ochrogaster* показали, что приемное потомство наследует поведенческие характеристики самцов, а не самок [2]. Возникает вопрос: какое влияние может оказать отсутствие взрослого самца на поведение потомства на ранних стадиях постнатального развития у видов с семейно-групповым образом жизни? Ответ на него получен в экспериментах с монгольскими пес-

чанками *Meriones unguiculatus* [3], в которых выявлено, что у самцов, выращенных в неполных семейных группах (без отца), существенно снижаются показатели родительского поведения, связанные с тактильной стимуляцией детенышей (скупивание с детенышами в гнезде и продолжительность их вылизывания). Монгольская песчанка относится к видам с прочными парными связями и структурированными семейными группами [4, 5], однако существуют виды с относительно слабыми парными связями и слабо консолидированными семейными группами, как, например, обыкновенная полевка *Microtus arvalis* [5], у которой связь самцов с самками считается непостоянной [6–8]. В условиях неволи самцы обыкновенной полевки проявляют заботу о потомстве [9], однако степень их участия в воспитании потомства по сравнению с самками до сих пор не оценена, как не оценена и степень влияния присутствия

взрослого самца на формирование родительского поведения потомства по достижении половой зрелости. В связи с этим возникает необходимость изучения родительского поведения обыкновенной полевки как представителя видов со слабо консолидированными семейными группами, а также проведения экспериментов с воспитанием молодняка в неполных семейных группах, аналогичных тем, что проведены с монгольской песчанкой [3], с последующим сравнительным анализом полученных данных. Эта задача и была поставлена в настоящей работе, продолжающей серию исследований автора [3, 10–14], посвященных сравнительному изучению родительского поведения грызунов с разными типами пространственно-этологической структуры [4, 5], в которых использована единая методика наблюдений, позволяющая проводить межвидовое сравнение, поскольку экспериментальные условия оказывают заметное влияние на родительское поведение грызунов [15–18], и корректный сравнительный анализ нередко оказывается невозможным при разных условиях содержания и методических подходах.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использованы особи 3–4-го поколения, являющиеся потомками зверьков, отловленных в Саратовской области (форма *obscurus*). Наблюдения проводили за двумя группами полевок. В первую (контрольную) отобрали особей, отсаженных в возрасте 1 мес. от родительских пар. До 2,5–3 мес. их содержали поодиночке в стеклянных террариумах, разделенных на две половины сетчатой перегородкой (в каждом террариуме содержали по паре разнополых зверьков), а затем сформировали 12 пар, подбирая для каждой пары партнеров из разных террариумов с минимальной степенью родства (из разных семей). После рождения детенышей семейные пары в контрольной группе находились под наблюдением (см. ниже). Во вторую группу (экспериментальную) включили 12 семейных пар, подобранных из особей в возрасте 2,5–3 мес. с минимальной степенью родства, которых содержали в тех же условиях, что и контрольную группу. В экспери-

ментальной группе в первый день после рождения детенышей самцов отсадили от самок, оставив последних выкармливать потомство в одиночку. Детенышей в возрасте 1 мес. отсадили и содержали поодиночке так же, как особей контрольной группы. Особей с минимальной степенью родства, достигших возраста 2,5–3 мес. (1-я генерация), использовали для формирования семейных пар, и в каждой паре вновь отсадили самца после рождения детенышей. Процедуру формирования пар с последующим отсаживанием самцов повторяли до получения детенышей 3-й генерации, выращенных только в присутствии матери. Из этих особей, достигших возраста 2,5–3 мес., сформировали 12 семейных пар. Потомство получено лишь у восьми пар, и за ними провели серию наблюдений для изучения родительского поведения. Третье поколение особей выбрано для проведения окончательных наблюдений с тем расчетом, что ожидаемые изменения в их поведении должны быть более отчетливыми, чем у особей первого поколения [1, 3].

Условия содержания контрольной и экспериментальной групп были одинаковыми: с дополнительным искусственным освещением, длиной световой фазой (16 ч, с 4:00 до 20:00) и температурой в помещении ( $20 \pm 3$ ) °С. Все находившиеся под наблюдением зверьки получали в достатке зерновую смесь (овес с семенами подсолнечника) и сочные корма (капуста, морковь, свекла, яблоки). Для наблюдений использовали стеклянные террариумы размером 60 × 30 × 35 см, оборудованные двумя деревянными гнездовыми камерами размером 15 × 12 × 8 см с прозрачным верхом из плексигласа. Дно террариумов засыпали тонким слоем (2–3 см) древесных опилок, а в качестве подстилки использовали древесную стружку. Террариумы во время наблюдений дополнительно подсвечивали электрической лампой мощностью 25 Вт, закрепленной на высоте 1 м. Семейные пары перемещали в подготовленные для наблюдений террариумы за 7–10 дней до наступления родов у самок.

Для регистрации данных использовали ранее разработанную методику [10, 12, 19], в соответствии с которой период наблюдений, начинающийся со 2-го дня после рождения детенышей и составляющий в общей слож-

ности 20 дней, разбили на четыре фазы-пятидневки: 2–6, 7–11, 12–16 и 17–21-й дни. Наблюдения за каждой семейной парой проводили в течение 1 ч в вечернее время (с 19:00 до 24:00, каждый раз сдвигая начало наблюдений) с таким расчетом, чтобы в пределах каждой пятидневки зверьки находились под наблюдением не менее трех раз, а суммарное время за весь период наблюдений для каждой пары составляло 12 ч.

Во время наблюдений с помощью нескольких секундомеров регистрировали периоды нахождения взрослых особей в гнезде (с точностью до 1 мин), доставку гнездового материала (опилок и стружки) и корма в гнездо, манипуляции с гнездовым материалом (перекладывание древесной стружки в гнезде с места на место, рыхление подстилки), а также продолжительность груминга (вылизывания) детенышей (с точностью до 1 с). Для сравнительного анализа все количественные показатели пересчитывали на 1 ч наблюдений.

Данные, полученные в каждую из четырех пятидневок, усредняли и дальнейший анализ проводили с помощью методов непараметрической статистики. Для статистического анализа использовали дисперсионный анализ Kruskal-Wallis ANOVA, тест Уилкоксона (для сопряженных пар) и Манн – Уитни U-тест (для несопряженных пар). Для установления возможной зависимости родительского поведения от величины выводка вычисляли коэффициенты корреляции Спирмена  $R$  [20].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

**Забота о потомстве у особей, выращенных в полных семейных группах (контроль).** На рис. 1, А приведены количественные характеристики общего времени нахождения в гнезде (ОВНГ) для самок и самцов. Достоверных половых различий по показателю ОВНГ (при усреднении данных за весь период наблюдений) не обнаружено: тест Уилкоксона,  $z = 1,412$ ,  $p = 0,158$ . Судя по результатам дисперсионного анализа, влияние фазы наблюдений (пятидневки) на этот показатель отсутствует: для самок –  $H(3, N = 48) = 1,481$ ,  $p = 0,687$ ; для самцов –  $H(3, N = 48) = 0,180$ ,  $p = 0,981$ . Показатель ОВНГ не снижался на протяжении всего периода наблюдений.

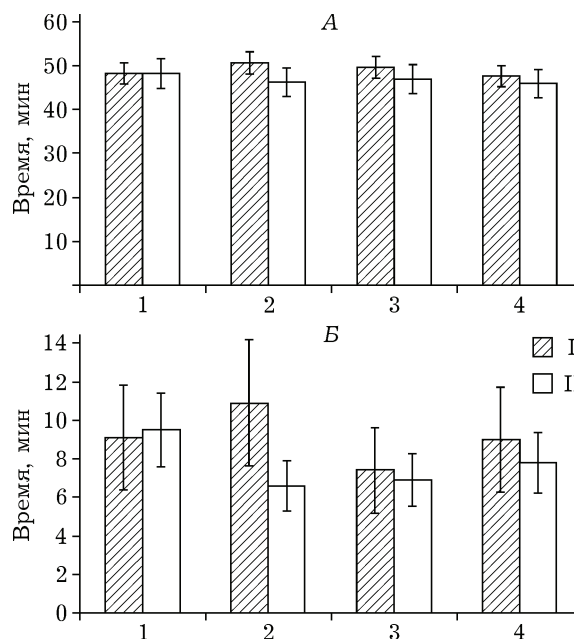


Рис. 1. Общее время пребывания в гнезде с детенышами (А) и время нахождения в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (Б): I – самок, II – самцов ( $M \pm m$ , за 1 ч наблюдений; 1–4 – номера пятидневок)

Не обнаружено существенных половых различий (при усреднении данных за весь период наблюдений) и по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (рис. 1, Б): тест Уилкоксона,  $z = 0,628$ ,  $p = 0,530$ . Дисперсионный анализ не выявил влияния фазы наблюдений (пятидневки) и на этот показатель: для самок –  $H(3, N = 48) = 0,608$ ,  $p = 0,895$ ; для самцов –  $H(3, N = 48) = 1,805$ ,  $p = 0,614$ .

Первые две пятидневки взрослые особи не покидали гнездо на длительное время (периоды отсутствия составляли в среднем 3–5 мин за 1 ч наблюдений). В третьей и четвертой пятидневках периоды их отсутствия увеличились (рис. 2) и достигли в среднем 8–9 мин за 1 ч наблюдений, однако достоверного влияния фазы наблюдений на этот показатель не обнаружено: по результатам дисперсионного анализа  $H(3, N = 48) = 5,644$ ,  $p = 0,130$ .

Половые различия, связанные с вылизыванием детенышей, оказались существенными: тест Уилкоксона,  $z = 2,934$ ,  $p = 0,003$  (при усреднении данных за весь период на-

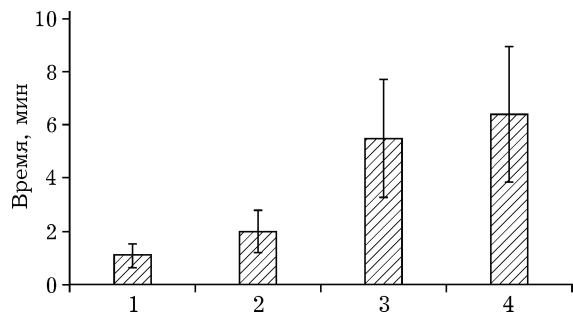


Рис. 2. Суммарная продолжительность периодов, в течение которых детеныши остаются в гнезде одни; обозначения как на рис 1

блюдений). Влияние фаз наблюдений (пятидневок) на этот показатель, судя по результатам дисперсионного анализа, было значительным: для самок –  $H(3, N = 48) = 22,083, p = 0,0001$ ; для самцов –  $H(3, N = 48) = 12,141, p = 0,007$ . Продолжительность чисток детенышей сокращалась со 2-й пятидневки, при этом общая тенденция изменений поведения самок и самцов была одинаковой (рис. 3). Во вторую пятидневку суммарная длительность чисток была максимальной, а к концу наблюдений значительно сократилась.

Самцы и особенно самки занимались устройством гнезда преимущественно до рождения детенышей. После начала наблюдений доставку гнездового материала отмечали крайне редко. Лишь в 4-ю пятидневку самки начинали активно заниматься устройством гнезда (рис. 4, А), и это, по-видимому, было связано с приближением очередных родов (во всех 12 семейных группах по окончании наблюдений родились вторые выводки). Половые различия по этому показателю (при усреднении данных за весь период наблюдений) были существенными: тест Уилкоксона,  $z = 2,366, p = 0,018$ . Влияния фаз наблюдений (пятидневок) на этот показатель не обнаружено: по результатам дисперсионного анализа для самок –  $H(3, N = 48) = 1,942, p = 0,584$ ; для самцов –  $H(3, N = 48) = 2,043, p = 0,563$ .

Манипуляции с подстилкой в гнезде (МПГ) отмечали регулярно на протяжении всего периода наблюдений и у самок, и у самцов (рис. 4, Б). Среди таковых чаще всего наблюдали рыхление подстилки и изредка – перекладывание отдельных частиц подстилочного материала в гнезде с места на место.

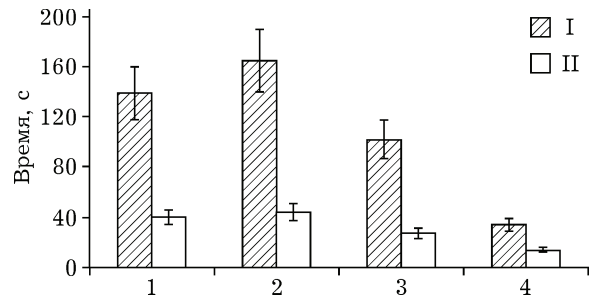


Рис. 3. Суммарная продолжительность чисток (вылизывания) детенышей: I – самками, II – самцами; звездочкой указаны достоверные различия,  $p < 0,05$ ; остальные обозначения как на рис. 1

Обнаружены достоверные половые различия: у самок частота манипуляций с подстилкой была существенно выше, чем у самцов, тест Уилкоксона,  $z = 2,824, p = 0,005$ . Влияния фаз наблюдений (пятидневок) на этот показатель, судя по результатам дисперсионного анализа, не было: для самок –  $H(3, N = 48) = 3,435, p = 0,329$ ; для самцов –  $H(3, N = 48) = 0,277, p = 0,964$ .

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

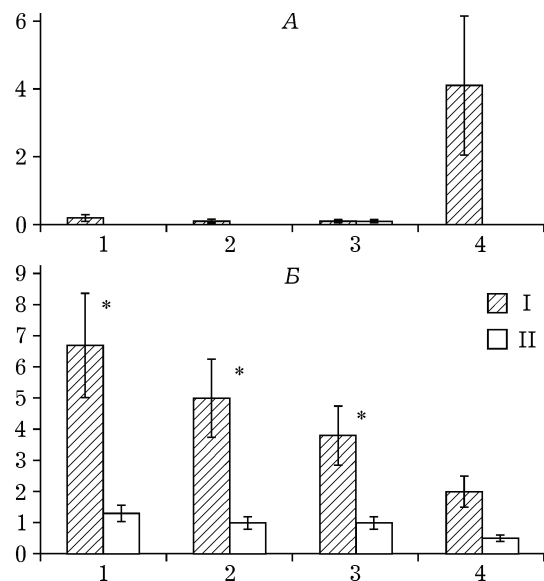


Рис. 4. Частота доставки гнездового материала (А) и число манипуляций с гнездовым материалом (Б) у самок (I) и самцов (II). Остальные обозначения как на рис. 3

**Взаимосвязь между числом детенышей и родительским поведением.** Число детенышей в выводках варьировало от 2 до 6. Корреляционный анализ не выявил статистически достоверной зависимости между величиной выводка и количественными показателями, характеризующими родительское поведение ( $0,18 < R < 0,51$ ,  $0,200 < p < 0,932$ ), за единственным исключением: частота доставки подстилочного материала в гнездовую камеру у самок имела заметно выраженную зависимость от числа детенышей ( $R = 0,67$ ,  $t_{(n-2)} = 2,552$ ,  $p = 0,034$ ). Иными словами, самки с крупными выводками чаще доставляли подстилочный материал (древесную стружку) в гнездо.

**Забота о потомстве у особей, выращенных в неполных семейных группах (эксперимент).** В экспериментальной группе в отличие от контроля обнаружены достоверные половые различия по усредненному показателю ОВНГ (см. таблицу): тест Уилкоксона,  $z = 2,380$ ,  $p = 0,017$ . Дисперсионный анализ также свидетельствует о влиянии фаз наблюдений (пятидневок) на этот показатель у самок (его величина к концу наблюдений снизилась на 20 %):  $H(3, N = 32) = 7,904$ ,  $p = 0,048$ ; у самцов подобного влияния не обнаружено:  $H(3, N = 32) = 2,139$ ,  $p = 0,544$ .

Обнаружены существенные половые различия (при усреднении данных за весь период наблюдений) и по такому показателю, как время нахождения взрослых особей в гнезде с детенышами в отсутствие партнера (см. таблицу), при этом самки проводили в гнезде втрое больше времени, чем самцы: тест Уилкоксона,  $z = 2,380$ ,  $p = 0,017$ . Дисперсион-

ный анализ не выявил влияния фазы наблюдений (пятидневки) на этот показатель: для самок –  $H(3, N = 32) = 4,469$ ,  $p = 0,215$ ; для самцов –  $H(3, N = 32) = 3,239$ ,  $p = 0,356$ .

Половые различия, связанные с вылизыванием детенышей (см. таблицу), также оказались существенными: тест Уилкоксона,  $z = 2,521$ ,  $p = 0,012$ . Влияние фаз наблюдений (пятидневок) на этот показатель, судя по результатам дисперсионного анализа, было значительным: для самок –  $H(3, N = 32) = 14,418$ ,  $p = 0,002$ , отражая существенное сокращение времени вылизывания к концу наблюдений, но не для самцов –  $H(3, N = 32) = 4,607$ ,  $p = 0,203$ .

Показатели поведения, связанного с косовой заботой о потомстве (доставка гнездового материала и манипуляции с подстилкой) и половые различия в экспериментальной группе были приблизительно такими же, как и в контрольной, при этом самки демонстрировали более высокую активность, чем самцы (см. таблицу).

**Сравнение экспериментальной и контрольной групп.** Качественных различий в репертуаре родительского поведения зверьков в экспериментальной группе по сравнению с контролем не обнаружено.

Что касается количественных различий, то самцы в экспериментальной группе существенно меньше времени проводили в гнезде с детенышами, чем в контрольной группе (см. таблицу): Манн – Уитни U-тест,  $z = 2,932$ ,  $p = 0,003$ . Самки в экспериментальной группе, напротив, достоверно дольше оставались в гнезде с детенышами без партнера в сравнении с контролем: Манн – Уитни

**Усредненные показатели родительского поведения самок и самцов обыкновенной полевки в зависимости от условий выращивания: в полных (контроль) и неполных (опыт) семейных группах ( $M \pm m$ , за 1 ч наблюдений)**

Регистрируемый показатель	Самки		Самцы	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Общее время нахождения в гнезде, мин	49,1 ± 1,7	48,1 ± 1,4	46,9 ± 2,8	32,8 ± 3,6
Нахождение в гнезде без партнера, мин	9,1 ± 2,0	22,7 ± 3,3	7,7 ± 1,2	7,2 ± 1,1
Продолжительность чистки (вылизывания) детенышей, с	110 ± 14	101 ± 15	31 ± 5	33 ± 7
Доставка гнездового материала (частота событий)	1,1 ± 0,7	2,4 ± 0,9	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1
Манипуляции с гнездовым материалом (частота событий)	4,4 ± 1,4	3,4 ± 0,5	0,9 ± 0,4	0,7 ± 0,3

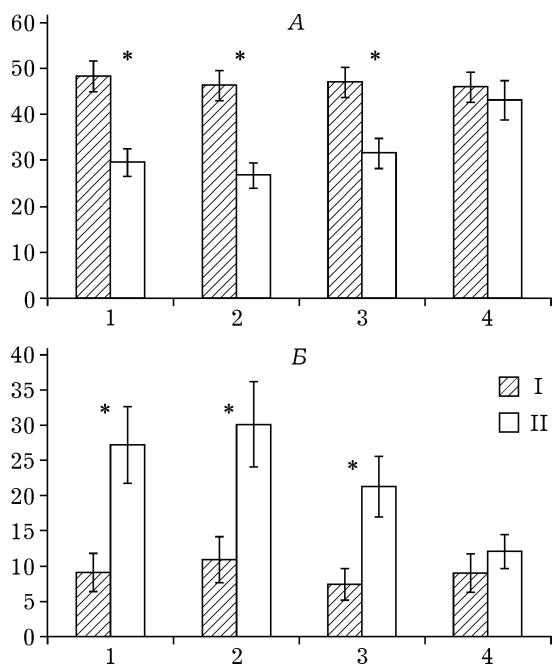


Рис. 5. Общее время пребывания в гнезде с детенышами самцов (А) и самок в отсутствие партнера (Б) в контрольных (I) и экспериментальных (II) семейных группах; звездочкой указаны достоверные различия,  $p < 0,05$ ; остальные обозначения как на рис. 1

U-тест,  $z = 2,855$ ,  $p = 0,003$ . Сравнительная динамика изменений этих показателей в контрольной и экспериментальной группах отражена на рис. 5. В 4-й пятидневке, когда детеныши подросли, поведение самцов в экспериментальной группе нормализовалось и различия в величине показателя ОВНГ по сравнению с контролем стали минимальными и статистически недостоверными.

Достоверных количественных различий в поведении, связанном с вылизыванием детенышей, ни у самок, ни у самцов в экспериментальной группе по сравнению с контролем не обнаружено (см. таблицу).

Отметим, что в четырех семейных парах, в которых самцы были наименее заботливыми, самки активно заставляли их находиться в гнезде с детенышами. Во многих случаях, когда самец покидал гнездо, самка следовала за ним и, схватив за бок или заднюю часть туловища, затаскивала в гнездо, либо другим способом заставляла вернуться к детенышам. Самки особенно заботились о том, чтобы самцы находились в гнезде, когда сами были вынуждены покинуть его, чтобы покормиться. Ни в одной из 12 семейных пар, со-

ставленных из особей, выращенных в полных семейных группах, подобное поведение самок не отмечено.

В лабораторных условиях при возможности выбора из двух гнездовых камер самцы и самки обыкновенной полевки, составлявшие семейные пары, в норме предпочитали находиться в одном гнезде. Оба родителя проводили в нем приблизительно равное количество времени и проявляли заботу о потомстве, которая выражалась в том, что они постоянно находились в тесном контакте, скучившись с детенышами. Следует отметить, что взрослые особи регулярно скучиваются и с подростками детенышами, не нуждающимися в дополнительном тепле, поэтому скучивание является важной формой тактильной стимуляции, способствующей консолидации членов семейной группы.

Не менее важная форма проявления родительской заботы связана с периодическим вылизыванием детенышей, также обеспечивающим высокий уровень тактильной стимуляции, необходимой для нормального психофизиологического развития потомства [21–23]. В этом отношении самцы обыкновенной полевки существенно уступают самкам, однако совместные действия взрослой пары гораздо эффективнее, чем у так называемых одиночных видов, у которых заботу о потомстве проявляют только самки.

Характеристики родительского поведения взрослых особей у обыкновенной полевки, за редким исключением, не зависят от числа детенышей в выводке. Иными словами, размер выводка не является ключевым фактором, определяющим степень выраженности родительского поведения самцов и самок, как и у некоторых других видов полевок [10, 24].

В экспериментах с перекрестным выкармливанием детенышей у полевок *M. pennsylvanicus* и *M. ochrogaster* [1, 2] молодые самцы “наследовали” стереотип родительского поведения отца, и если последний проявлял повышенную заботу о потомстве, у молодых особей того же пола впоследствии проявлялся тот же стереотип поведения “заботливого родителя”. В наших наблюдениях за особями, выращенными в неполных семейных группах (без взрослого самца), получен обратный и вполне ожидаемый эффект: молодые самцы, не имевшие контактов с отцом,

по достижении половой зрелости меньше времени проводили в гнезде с детенышами, и, следовательно, их родительский вклад был редуцированным. Несмотря на то что различия в продолжительности чисток у взрослых особей из контрольной и экспериментальной групп отсутствовали, детеныши в последней, несомненно, испытывали дефицит тактильной стимуляции, поскольку один из родителей меньше времени находился в гнезде и реже сучивался с ними.

У самок, выращенных в неполных семьях, существенных отклонений в родительском поведении по сравнению с контролем не обнаружено, и это можно объяснить, с одной стороны, более выраженным консерватизмом материнского поведения, формирование которого в онтогенезе зависит преимущественно от внутренних (гормональных) факторов, а с другой – меньшим влиянием самцов на формирование родительского поведения самок. Присутствие самца не является необходимым условием для развития нормального материнского инстинкта, и это доказывается, в частности, тем фактом, что у подавляющего большинства видов млекопитающих, в том числе грызунов, заботу о потомстве проявляют исключительно самки.

Совершенно иная ситуация складывается у самцов: у особей этого пола для формирования родительского поведения, связанного с прямой заботой о потомстве, присутствие взрослого самца является крайне важным и необходимым условием. И поскольку его влияние на детенышей проявляется, прежде всего, в таких формах взаимодействий, как сучивание с ними и груминг (т. е. в форме тактильных контактов), именно тактильную (соматосенсорную) стимуляцию следует рассматривать в качестве одного из проксимальных механизмов социализации, обеспечивающих формирование прочных парных связей и стереотипа поведения “заботливых отцов” [3], столь характерного для многих видов грызунов с семейно-групповым образом жизни.

В аналогичных экспериментах с монгольской песчанкой [3] следствием воспитания детенышей в неполных семейных группах оказались существенные отклонения в родительском поведении самцов-потомков, которые не только меньше времени проводили в гнезде с детенышами, как и самцы обык-

новенной полевки, но и реже вылизывали их. Отклонения в родительском поведении самцов обыкновенной полевки, выявленные в настоящем исследовании, следует признать менее выраженными, и это, скорее всего, объясняется тем, что тенденция к семейно-групповому образу жизни у обыкновенной полевки проявляется слабее, чем у монгольской песчанки, и самцы этого вида изначально являются менее заботливыми родителями, чем самцы монгольской песчанки, которые, в частности, затрачивают на вылизывание детенышей втрое больше времени [3].

Особо следует отметить необычное поведение самок, выращенных в неполных семейных группах и принуждавших самцов находиться в гнезде с детенышами. Подобную реакцию самок, отмеченную также в семейных группах полевки Брандта [10], можно рассматривать в качестве специфического компенсаторного механизма, направленного на минимизацию негативных последствий для развития детенышей при пассивности самцов, уклоняющихся от выполнения родительских обязанностей. Присутствие самца в гнезде не только обеспечивает дополнительный уход за детенышами, но и позволяет самке покидать гнездо (например, для кормежки) без какого-либо ущерба для развития потомства. Периоды отсутствия взрослых особей не должны быть слишком продолжительными, поскольку это угрожает физическому благополучию детенышей и может привести к их гибели, например при проникновении в гнездо чужака или мелкого хищника. Поэтому поведение самок, принуждавших самцов дольше находиться в гнезде, следует признать вполне адаптивным, поскольку оно способствует выживанию потомства.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. McGuire B. Effects of cross-fostering on parental behaviour of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // J. Mammal. 1988. Vol. 69. P. 332–341.
2. Roberts R. L., Williams J. R., Wang A. K., Carter C. S. Cooperative breeding and monogamy in prairie voles: Influence of the sire and geographic variation // Anim. Behav. 1998. Vol. 55. P. 1131–1140.
3. Громов В. С. Взаимодействия партнеров в семейных парах, забота о потомстве и роль тактильной стимуляции в формировании родительского поведения монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) в лабораторных условиях // Изв. РАН. Сер. биол. 2009. № 5. С. 569–579.

4. Громов В. С. Типы пространственно-этологической структуры популяций грызунов // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 8. С. 1003–1014.
5. Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2008. 582 с.
6. Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во МГУ, 1962. 308 с.
7. Зоренко Т. А. Этология // Обыкновенная полевка: виды-двойники. М.: Наука, 1994. С. 299–320.
8. Frank F. Beitrage zur Biologie der Feldmause *Microtus arvalis* (Pallas). Teil I. Gehegeversuche // Zool. Jahrb. Abt. 3. 1954. Bd. 82. S. 354–404.
9. Громов В. С., Вознесенская В. В. Забота о потомстве, агрессивность и секреция тестостерона у самцов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) и степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) // Докл. РАН. 2010. Т. 431, № 1. С. 139–141.
10. Gromov V. S. Parental care in captive Brandt vole (*Lasiopodomys brandti*) // Rus. J. Theriol. 2005. Vol. 4 (2). P. 137–145.
11. Gromov V. S., Surov A. V., Ryurikov G. B. Maternal care in captive grey hamster *Cricetulus migratorius* // Rus. J. Theriol. 2006. Vol. 5 (2). P. 73–77.
12. Громов В. С. Родительское поведение общественной полевки в лабораторных условиях (*Microtus socialis*) // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 11. С. 1001–1009.
13. Громов В. С. Забота о потомстве у красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в лабораторных условиях // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 3. С. 467–473.
14. Громов В. С. Взаимодействия партнеров в семейных парах и забота о потомстве у степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в лабораторных условиях // Там же. Т. 17, № 1. С. 181–189.
15. 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.
16. Hartung T. G., Dewsbury D. A. Paternal behavior of six species of muroid rodents // Behav. Neural Biol. 1979. Vol. 26. P. 446–478.
17. McGuire B., Novak M. A comparison of maternal behaviour in the meadow vole (*Mictotus pennsylvanicus*), prairie vole (*M. ochrogaster*) and pine vole (*M. pinetorum*) // Anim. Behav. 1984. Vol. 32. P. 1132–1141.
18. Xia X., Millar J.S. Paternal behavior by *Peromyscus leucopus* in enclosures // Can. J. Zool. 1988. Vol. 66. P. 1184–1187.
19. Smorkatcheva A. V. Parental care in the captive mandarin vole, *Lasiopodomys mandarinus* // Can. J. Zool. 2003. Vol. 81. P. 1339–1345.
20. Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry. 3rd Ed. N. Y.: Plenum Press, 1995. 887 p.
21. Dudley D. Contributions of paternal care to the growth and development of the young in *Peromyscus californicus* // Behav. Biol. 1974. Vol. 11. P. 155–166.
22. Elwood R. W. Paternal care in rodents // Parental Behaviour of Rodents / Ed. by R. W. Elwood. New York: John Wiley & Sons, 1983. P. 441–455.
23. Gonzalez A., Lovic V., Ward G. R., Wainwright P. E., Fleming A. S. Intergenerational effects of complete maternal deprivation and replacement stimulation on maternal behaviour and emotionality in female rats // Develop. Psychobiol. 2001. Vol. 38. P. 11–32.
24. 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.

## Care of Young and the Effect of Male Presence on the Parental Behaviour of Common Vole (*Microtus arvalis*) in captivity

V. S. GROMOV

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

Care of young in males and females of the common voles reared by both parents (complete families, the control group) or by females only (incomplete families, the experimental group) was studied under laboratory conditions. In the control group, there were no significant sex differences in nest attendance, but females licked pups for a longer time. As for the experimental group, nest-residence in males was shortened by 29.9 % in average, compared with the control group. In females, the nest-residence without the male mates averaged 22.7 min against 9.1 min in the control group. The present findings show that the absence of the male in the family group leading to the reduction of the care of young (mainly of tactile stimulation) negatively affects pair-bonding and subsequent parental activities in male offspring.

**Key words:** common vole, parental behaviour, tactile stimulation.