УДК 577.95:591.552:591.56:599.323.4

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ И РЕПРОДУКТИВНЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ У МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ (RODENTIA, MYOMORPHA)

В. С. Громов

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

Поступила в редакцию 18.11.2018 г., после доработки 22.04.2019 г., принята 14.06.2019 г.

Громов В. С. Взаимосвязь между социальной структурой и репродуктивным потенциалом у мышевидных грызунов (Rodentia, Myomorpha) // Поволжский экологический журнал. 2020. № 1. С. 15 – 30. DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-15-30>

Во многих систематических группах млекопитающих эволюция социальности ведет к образованию крупных группировок (group-size evolution). Однако у грызунов к наиболее социальным относятся виды с семейными группами, объединяющими относительно небольшое число особей. Семейно-групповой образ жизни у наземных беличьих (Sciuridae) и некоторых видов серых полёвок (*Microtus*) приводит к тому, что уменьшается доля участвующих в размножении самок, сокращается число детенышей в выводках, а также увеличивается возраст самок, впервые приступающих к размножению. Статистический анализ литературных данных, проведенный в настоящем исследовании, показал, что переход к семейно-групповому образу жизни приводит к падению репродуктивного потенциала у многих видов мышевидных грызунов: самки приносят меньше выводков и, соответственно, меньше детенышей за сезон размножения. Однако у видов с семейно-групповой социальной организацией показатели успешности размножения могут повышаться за счет задержки расселения молодняка, который переживает суровый зимний период в составе семейных групп, а также широко развитой кооперации, связанной с защитой территории, фуражированием, охраной кормовых запасов и воспитанием потомства. Можно полагать, что виды с семейно-групповой социальной организацией производят на свет меньше молодняка, но «лучшего качества». В конечном итоге совокупная приспособленность у социальных видов грызунов может оказаться более высокой, чем у видов, относящихся к категории условно одиночных.

Ключевые слова: мышевидные грызуны, социальная организация, репродуктивный потенциал.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-15-30>

ВВЕДЕНИЕ

Согласно существующим представлениям эволюция сообществ идет по пути обеспечения определенных преимуществ особям, объединяющимся в группы (Alexander, 1974). Иными словами, групповой образ жизни, неизбежно связанный с такими негативными факторами, как обострение внутривидовой конкуренции и повышение риска распространения инфекционных и паразитарных заболеваний,

тем не менее, должен быть сопряжен с повышением индивидуальной приспособленности (fitness), мерилom которой, как известно, служит репродуктивный успех (Wolff, Sherman, 2007).

Во многих систематических группах млекопитающих, в том числе у приматов, хищных и копытных, эволюция социальности направлена в сторону образования крупных группировок (group-size evolution) (Lee, 1994; Grove, 2012). Однако у грызунов к наиболее социальным относятся виды с семейными группами, объединяющими, как правило, относительно небольшое число особей (Громов, 2013, 2017). Семейно-групповой образ жизни большинства видов грызунов характеризуется прочными парными связями, активным участием самцов в воспитании потомства и сложной социальной организацией, выражающейся в иерархической системе отношений, распределении поведенческих ролей, дифференциации размножения и широко развитой кооперации. Иными словами, эволюция социальности у грызунов тесно связана с процессом формирования сложной социальной структуры и социальной организации (Blumstein, Armitage, 1998).

Однако усложнение социальной организации, как показывают некоторые исследования (в частности, на наземных беличьих Sciuridae), отрицательно сказывается на индивидуальной приспособленности, поскольку у наиболее социальных видов снижается репродуктивный потенциал: уменьшается пропорция участвующих в размножении взрослых самок, сокращается число детенышей в выводках, а также увеличивается возраст самок, впервые приступающих к размножению (Blumstein, Armitage, 1998; Armitage, 2007). Снижение числа детенышей в выводках отмечено и у некоторых видов полёвок рода *Microtus* (*M. pinetorum*, *M. ochrogaster*), для которых характерен семейно-групповой образ жизни (Innes, 1978). Возникает вопрос: не является ли снижение репродуктивного потенциала следствием перехода к семейно-групповому образу жизни и у других видов грызунов?

Анализ литературных данных показывает, что, кроме крупных наземных беличьих (*Synomys* spp., *Marmota* spp.), а также ряда видов трибы Hystricomorpha, семейно-групповой образ жизни характерен и для некоторых представителей мышевидных грызунов (Громов, 2008). Ранее никто не проверял, существует ли взаимосвязь между социальной структурой и репродуктивным потенциалом у этих грызунов. В связи с этим в настоящем исследовании предпринята попытка сравнения репродуктивного потенциала у ряда видов Myomorpha, относящихся к разным категориям социальности, или, иными словами, с разными типами пространственно-этологической структуры (ПЭС) (Громов, 2008). У грызунов можно выделить четыре основных типа ПЭС: тип I (сообщества особей-одиночек), тип II (система агрегаций взрослых разнополых особей), тип III (сообщества со слабоконсолидированными семейными группами) и тип IV (сообщества со структурированными семейными группами). Согласно этой классификации, виды с ПЭС типа IV характеризуются наиболее сложной социальной структурой и, следовательно, находятся на вершине социальности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили литературные данные о репродуктивном потенциале 45 видов мышевидных грызунов (табл. 1 и 2), а именно сред-

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

нее число выводков, приходящихся на одну взрослую самку за сезон размножения, и среднее число детенышей в выводке. В связи с неоднородностью опубликованных данных (число выводков, равно как и число детенышей в выводке варьирует в разных источниках), за основу для статистического анализа брали среднее арифметическое учитываемых показателей (приведено в скобках в табл. 1, 2). На основе этих данных вычисляли дополнительный показатель: среднее число детенышей, приносимых самкой за сезон размножения, определяемый как произведение двух величин – среднего числа детенышей в выводке и среднего числа выводков. Полученные данные обрабатывали статистическими методами дисперсионного (one-way ANOVA) и регрессионного анализов с использованием коэффициента корреляции Пирсона (Sokal, Rohlf, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Дисперсионный анализ данных, приведенных в табл. 1, 2, позволяет утверждать, что между типами ПЭС (и, соответственно, социальной структурой) и такими показателями размножения, как среднее число выводков и общее число детенышей, рожденных самкой за сезон размножения, имеется хорошо выраженная взаимосвязь: для первого показателя $F = 6.568$, $df = 3, 41$, $p < 0.001$; для второго – $F = 6.803$, $df = 3, 41$, $p < 0.001$.

Таблица 1

Репродуктивные характеристики слабо социальных видов

Виды	Среднее число выводков (на одну самку)	Среднее число детенышей в выводке (на одну самку)	Источники
1	2	3	4
Виды с ПЭС типа I (условно одиночные виды)			
<i>Cricetus cricetus</i>	2–5 (3.5)	6.5–10 (8.2)	Самош, 1975; Соколов, 1977
<i>Cricetulus migratorius</i>	2–3 (2.5)	4.8–6.0 (5.4)	Башенина, 1951; Асенов, 1988
<i>Allocricetulus evermanni</i>	3–4 (3.5)	6.9	Прокопов, 1980
<i>Mesocricetus auratus</i>	2–4 (3)	7.4	Daly, 1975
<i>Phodopus campbelli</i>	3–4 (3.5)	7–8 (7.5)	Феоктистова, 2008
<i>Phodopus sungorus</i>	3–6 (4.5)	4–8 (6)	Феоктистова, 2008
<i>Meriones tamariscinus</i>	2–3 (2.5)	4.8	Ралль, 1941; собственные данные
<i>Psammomys obesus</i>	2–3 (2.5)	3–5 (4)	Иан, 1984
<i>Arvicola terrestris</i>	2–6 (4)	6.9	Кондрашкин, 1957; Тупикова, Швецов, 1957
<i>Microtus oeconomus</i>	3–4 (3.5)	6.7–7.2 (6.9)	Карасева, 1957; Швецов, 1970; Tast, 1966; Innes, 1978
<i>Microtus townsendii</i>	2–3 (2.5)	5–7 (6)	Lambin, Krebs, 1991
<i>Microtus montanus</i>	2–3 (2.5)	5.6–6.5 (6.1)	Innes, 1978; Nadeau, 1985
<i>Lemmus lemmus</i>	3–8 (5.5)	4.1–7.6 (5.8)	Кошкина, 1970; Покровский, Макаранец, 1980
Виды с ПЭС типа II (с агрегациями взрослых особей)			
<i>Peromyscus leucopus</i>	3–4 (3.5)	4.7	Соколов, 1977; Drickamer, Vestal, 1973

Окончание табл. 1

1	2	3	4
<i>Peromyscus maniculatus</i>	3–4 (3.5)	4–7 (5.5)	Соколов, 1977; Drickamer, Vestal, 1973; Myers, Masters, 1983
<i>Meriones meridianus</i>	2–4 (3)	4.0–5.7 (4.9)	Ралль, 1940; Папанян, 1966; Лапин, 1989
<i>Clethrionomys glareolus</i>	2–4 (3)	4.7–6.7 (5.7)	Башенина, 1981
<i>Clethrionomys rutilus</i>	2–3 (2.5)	5.9–8.1 (7.0)	Кошкина, 1967; Москвитина, Сучкова, 1974; Innes, 1978
<i>Clethrionomys gapperi</i>	2–4 (3)	4.3–7.3 (5.2)	Patric, 1962; Innes, 1978; Mihok, 1979
<i>Microtus pennsylvanicus</i>	2–4 (3)	5.1–6.9 (6.0)	Innes, 1978; Boonstra, Boag, 1987
<i>Lemmus sibiricus</i>	3–9 (6)	2.9–4.8 (3.9)	Покровский, Макаранец, 1980; Кузнецова и др., 1993
<i>Apodemus sylvaticus</i>	1–4 (2.5)	5.6	Bergstedt, 1965; Евтушенко, 1982
<i>Apodemus agrarius</i>	2–4 (3)	5–7 (6)	Рамазанов, 1986
<i>Mus musculus</i>	3–4 (3.5)	6–8 (7)	Asdell, 1964; Соколов и др., 1990
<i>Rattus norvegicus</i>	2.8	6.0–11.7 (8.9)	Рыльников, 2010

Результаты регрессионного анализа полностью согласуются с результатами дисперсионного анализа: в сравниваемом ряду видов при переходе от ПЭС типа I к типу IV число выводков у самок, а также общее число детенышей, рожденных самкой за сезон размножения, снижается (рис. 1, 2).

Таблица 2

Репродуктивные характеристики социальных видов

Виды	Среднее число выводков (на одну самку)	Среднее число детенышей в выводке (на одну самку)	Источники
1	2	3	4
Виды с ПЭС типа III (со слабо консолидированными семейными группами)			
<i>Peromyscus californicus</i>	2.35	1.9	Drickamer, Vestal, 1973; Gubernick, Teferi, 2000
<i>Meriones libycus</i>	3–4 (3.5)	5.5–5.6 (5.6)	Колесников, 1935; Бурделов и др., 1993
<i>Lagurus lagurus</i>	2–3 (2.5)	5.8	Крыльцов, 1955; Шевченко, 1963
<i>Microtus arvalis</i>	3–5 (4)	4.6–5.6 (5.0)	Башенина, 1962, 1994
<i>Microtus socialis</i>	2–3 (2.5)	3.1–5.1 (4.1)	Зоренко и др., 1997; Касаткин, 2002
<i>Microtus guentheri</i>	2–3 (2.5)	8.8	Cohen-Shlagman et al., 1984
<i>Microtus gregalis</i>	2–3 (2.5)	9.2	Прокопьев, Винокуров, 1986; Шубин, 1974
<i>Microtus californicus</i>	2–3 (2.5)	4.4–5.0 (4.7)	Innes, 1978; Nadeau, 1985
<i>Microtus xanthognathus</i>	1–2 (1.5)	8.0–8.8 (8.4)	Innes, 1978; Wolff, Lidicker, 1980
<i>Dicrostonyx torquatus</i>	2–3 (2.5)	6.7	Меженный, 1975; Mallory, Brooks, 1978
<i>Mus spicilegus</i>	1–5 (3)	5.4–8.5 (7.0)	Соколов и др., 1990
Виды с ПЭС типа IV (со структурированными семейными группами)			
<i>Rhombomys opimus</i>	2–3 (2.5)	6.0–6.3 (6.2)	Камбулин, 1941; Дубровский, 1978; Соколов и др., 1983
<i>Meriones unguiculatus</i>	2–3 (2.5)	4.5–6.5 (5.5)	Леонтьев, 1954; Хамаганов, 1954; Лапин, 1989
<i>Meriones vinogradovi</i>	1–3 (2)	6.2	Папанян, 1973
<i>Microtus ochrogaster</i>	1–2 (1.5)	3.6	Innes, 1978

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

Окончание табл. 2

1	2	3	4
<i>Microtus pinetorum</i>	1–2 (1.5)	1.0–3.2 (2.1)	Valentine, Kirkpatrick, 1970; Innes, 1978; Nadeau, 1985
<i>Lasiopodomys brandti</i>	2–3 (2.5)	6.1	Зоренко, Якобсоне, 1986; Chen, Shi, 2003
<i>Lasiopodomys mandarinus</i>	1–3 (2)	3.3	Зоренко и др., 1994
<i>Ellobius talpinus</i>	1–2 (1.5)	4.0–7.0 (5.5)	Евдокимов, 2001; Якименко, 2004
<i>Ondatra zibethicus</i>	1–3 (2)	6.2	Страутман, 1963; Кудряшов, Кудряшова, 1982

Уравнение регрессии для первого показателя (среднее число выводков (N) в расчете на одну самку) выражается формулой: $N = 3.952 - 0.449 \times (1 - 4)$, где 1 – 4 – тип ПЭС ($R = -0.54$, $F = 17.855$, $df = 1, 43$, $p < 0.001$).

Уравнение регрессии для второго показателя (общее число детенышей (N), рожденных самкой за сезон размножения) выражается формулой: $N = 24.974 - 3.431 \times (1 - 4)$, где 1 – 4 – тип ПЭС ($R = -0.56$, $F = 20.061$, $df = 1, 43$, $p < 0.001$).

На основе произведенных расчетов можно утверждать, что у слабо социальных видов с ПЭС типа I самки за сезон размножения приносят в среднем 3.5 выводка, в которых насчитывается в среднем 21.5 детеныша. У социальных видов с ПЭС типа IV эти показатели составляют 2.2 и 11.3 соответственно.

Таким образом, переход к семейно-групповому образу жизни у мышевидных грызунов действительно сопряжен с падением репродуктивного потенциала: самки приносят меньшее число выводков и, соответственно, меньшее число детенышей за сезон размножения.

Возникает вопрос: следует ли рассматривать выявленную закономерность как свидетельство снижения индивидуальной приспособленности при переходе к семейно-групповому образу жизни? С одной стороны, падение репродуктивного потенциала с формальной точки зрения неизбежно говорит о снижении индивидуальной приспособленности. Однако на это обстоятельство можно взглянуть и с другой стороны. Потомство особей, относящихся к слабо социальным видам, расселяется в короткие сроки по окончании периода молочного вскармливания (Anderson, 1989), при этом значительная часть молодняка гибнет в процессе расселения (Wolff, 1994; Solomon,

Рис. 1. Зависимость между типами пространственно-этологической структуры и средним числом выводков, приносимых самками за сезон размножения, у мышевидных грызунов. Типы ПЭС: 1 – сообщества особей-одиночек, 2 – система агрегаций взрослых разнополых особей, 3 – сообщества со слабоконсолидированными семейными группами, 4 – сообщества со структурированными семейными группами. Пунктирными линиями выделен 95%-ный доверительный интервал

2003; Nunes, 2007; Solomon, Keane, 2007). Часть успешно расселившихся самок приносит потомство (как правило, только один выводок) в конце текущего сезона размножения, остальные – после зимовки, которую к тому же благополучно переживают далеко не все особи. Таким образом, у слабо социальных видов доля успешно размножившихся молодых особей, появившихся в течение одного репродуктивного периода, в конечном итоге оказывается невысокой. Более точные расчеты этого показателя произвести крайне сложно. Во всяком случае, для мышевидных грызунов подобных данных в доступных литературных источниках не обнаружено.

Рис. 2. Зависимость между типами пространственно-этологической структуры и общим числом детенышей, рожденных самками за сезон размножения, у мышевидных грызунов. Пунктирными линиями выделен 95%-ный доверительный интервал

(Громов, 2013; Solomon, Keane, 2007). В этих условиях смертность молодняка сводится к минимуму, и, соответственно, повышается совокупная приспособленность особей-производителей.

У многих видов с семейно-групповой социальной организацией расселение большей части молодняка происходит только после первой зимовки, а у некоторых видов сурков (*Marmota* spp.) и бобров (*Castor* spp.) – на третьем или даже четвертом году жизни (Сунцов, 1981; Дежкин и др., 1986; Barash, 1974; Armitage, 2007). В этом случае молодые особи подготовлены к расселению и самостоятельному существованию гораздо лучше, чем у видов с ранним расселением молодняка. Можно, таким образом, утверждать, что виды с семейно-групповой социальной организацией производят на свет меньше молодняка, но «лучшего качества». Низкий уровень смертности молодых особей в семейных группах и поздние сроки их расселения, несомненно, улучшают показатели индивидуальной приспособленности. И в конечном итоге совокупная приспособленность (inclusive fitness) (Hamilton, 1964) у социальных видов может оказаться более высокой, чем у видов, относящихся к категории условно одиночных. Однако для подтверждения этого необходимы специальные исследования.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Асенов Г. А. К экологии серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) в Каракалпакии // Грызуны : тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Свердловск : УрО АН СССР, 1988. Т. 2. С. 6 – 7.
- Башенина Н. В. Экология серого хомячка (*Cricetulus migratorius* Pall.) Европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. 1951. Вып. 4. С. 157 – 183.
- Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М. : Изд-во МГУ, 1962. 307 с.
- Башенина Н. В. Европейская рыжая полевка. М. : Наука, 1981. 352 с.
- Башенина Н. В. Размножение // Обыкновенная полевка : виды двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924. М. : Наука, 1994. С. 218 – 236.
- Бурделов А. С., Расин Б. В., Дягилев С. В., Билялов З. А., Азеев В. С. Краснохвостая песчанка в Северном Прибалхашье // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 1. С. 14 – 23.
- Громов В. С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 581 с.
- Громов В. С. Забота о потомстве у грызунов : Этологические, физиологические и эволюционные аспекты. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2013. 338 с.
- Громов В. С. Эволюция социальности у млекопитающих. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2017. 364 с.
- Дежкин В. В., Дьяков Ю. В., Сафонов В. Г. Бобр. М. : Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Дубровский Ю. А. Песчанки и природная очаговость кожного лейшманиоза. М. : Наука, 1978. 184 с.
- Евдокимов Н. Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург : УрО РАН, 2001. 142 с.
- Евтушенко Е. Х. Морфо-экологические особенности лесной мыши в Криворожье // Млекопитающие СССР : материалы III съезда Всесоюз. териол. о-ва / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова. М., 1982. Т. 1. С. 194.
- Зоренко Т. А., Якобсоне Г. Х. Особенности развития полевки Брандта (*Lasiopodomys brandti*) в постнатальном онтогенезе // Охрана, экология и этология животных. Рига : ЛГУ им. П. Стучки, 1986. С. 25 – 44.
- Зоренко Т. А., Сморгачева А. В., Аксенова Т. Г. Размножение и постнатальный онтогенез китайской полевки, *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae) // Зоол. журн. 1994. Т. 73, вып. 6. С. 120 – 129.
- Зоренко Т. А., Голенищев Ф. Н., Скиндерская И. А. Особенности поведения общественных полевок подрода *Sumeriomys* (Arvicolinae, *Microtus*) при гибридизации // Baltic J. of Laboratory Animal Science. 1997. Vol. 7, iss. 2. P. 77 – 102.
- Камбулин Е. А. Материалы по экологии большой песчанки (*Rhombomys opimus*) в Казахстане и меры борьбы с ней // Грызуны и борьба с ними. 1941. Вып. 1. С. 95 – 149.
- Карасева Е. В. Некоторые особенности биологии полевки-экономки, изученные методом мечения зверьков // Вопросы экологии. 1957. Т. 2. С. 141 – 150.
- Касаткин М. В. Особенности биологии и популяционная структура общественной полевки (*Microtus socialis*) // Сб. науч. тр. Гос. биол. музея им. К. А. Тимирязева. 2002. С. 103 – 142.
- Колесников И. И. Краснохвостая песчанка. Материалы к биологии, экономическому значению и мерам борьбы // Тр. Среднеазиат. гос. ун-та. Сер. VIIa. Зоология. 1935. Вып. 19. С. 1 – 31.
- Кондрашкин Г. А. Закономерности размножения и динамики численности водяных полевок дельты Волги // Вопросы экологии. 1957. Т. 2. С. 151 – 173.
- Кошкина Т. В. Экологическая дифференциация вида на примере красной полевки тайги Салаирского кряжа // Acta Theriologica. 1967. Vol. 12, № 11. P. 135 – 163.

Кошкина Т. В. О факторах динамики численности леммингов // Фауна и экология грызунов. 1970. Вып. 9. С. 11 – 61.

Крыльцов А. И. О подснежном размножении мышевидных грызунов в Северном Казахстане // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1955. Т. 60, вып. 2. С. 1 – 8.

Кудряшов В. С., Кудряшова Л. М. Особенности размножения ондатры в Окской пойме // Млекопитающие СССР : материалы III съезда Всесоюз. териол. о-ва / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова. М., 1982. Т. 1. С. 230 – 231.

Кузнецова Н. А., Мамина В. П., Карасева О. В. Биология размножения и степень репродуктивной изоляции настоящих леммингов (*Lemmus*, Rodentia, Cricetidae) Дальнего Востока // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 12. С. 138 – 145.

Лапин В. А. Размножение и постнатальное развитие песчанок // Песчанки – важные грызуны аридной зоны СССР : материалы III Всесоюз. совещ. Ташкент : Фан, 1989. С. 118 – 123.

Леонтьев А. Н. К экологии когтистой песчанки в БМАССР // Изв. Иркут. науч.-исслед. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1954. Т. 16. С. 78 – 84.

Меженный А. А. Материалы по экологии мелких грызунов тундры и лесотундры Северной Якутии // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск : Наука. Сиб. отд-ние, 1975. С. 53 – 118.

Москвитина Н. С., Сучкова Н. Г. О некоторых популяционных особенностях размножения красной полевки в условиях Западно-Сибирской равнины // Тр. НИИ Биологии и биофизики при Том. гос. ун-те. 1974. Т. 4. С. 51 – 55.

Папанян С. Б. К экологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus dahli*) в Армянской ССР // Биол. журн. Армении. 1966. Т. 19, № 5. С. 68 – 80.

Папанян С. Б. К экологии песчанки Виноградова (*Meriones vinogradovi*) в Армянской ССР // Биол. журн. Армении. 1973. Т. 26, № 4. С. 65 – 73.

Покровский И. В., Макаранец И. А. Экспериментальные данные по разведению, размножению и гибридизации евразийских видов рода *Lemmus* // Грызуны : материалы V Всесоюз. совещ. М. : Наука, 1980. С. 259 – 260.

Прокопов К. П. Материалы по экологии хомяка Эверсмана в Зайсанской котловине // Грызуны : материалы V Всесоюз. совещ. М. : Наука, 1980. С. 260 – 261.

Прокопьев Н. П., Винокуров В. Н. Узкочерепная полевка в Центральной Якутии. Якутск : ЯФ СО АН СССР, 1986. 144 с.

Ралль Ю. М. Введение в экологию полуденных песчанок *Pallasiomys meridianus* Pall. II. Размножение // Вестн. микробиологии, эпидемиологии и паразитологии. 1940. Т. 18, № 1 – 2. С. 139 – 167.

Ралль Ю. М. Очерк экологии гребенщиковой песчанки *Meriones tamariscinus* // Грызуны и борьба с ними. 1941. Вып. 1. С. 179 – 207.

Рамазанов Х. М. К экологии полевой мыши в Дагестане // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва : тез. докл. / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова. М., 1986. Т. 1. С. 328.

Рыльников В. А. Серая крыса. М. : Ин-т пестменеджмента, 2010. 366 с.

Самош В. М. Материалы по размножению и плодовитости обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) // Экология. 1975. № 5. С. 97 – 98.

Соколов В. Е. Систематика млекопитающих. Отряды : зайцеобразных, грызунов. М. : Высш. шк., 1977. 495 с.

Соколов В. Е., Исаев С. И., Павлова Е. Ю. Некоторые особенности полового созревания и размножения большой песчанки *Rhombotus opimus* в экспериментальных условиях // Зоол. журн. 1983. Т. 62, вып. 3. С. 418 – 424.

Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домового и курганчиковой мышей. М. : Наука, 1990. 208 с.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

- Страутман Е. И. Ондатра в Казахстане. Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1963. 232 с.
- Сунцов В. В. Территориальная структура популяции и внутривидовые отношения тарбаганов (*Marmota sibirica*) в Туве // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 9. С. 1394 – 1405.
- Тупиков Н. В., Швецов Ю. Г. Размножение водяной крысы в Волго-Ахтубинской пойме // Вопросы экологии. 1957. Т. 2. С. 174 – 181.
- Феоктистова Н. Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2008. 413 с.
- Хамаганов С.А. К биологии когистой песчанки в районе Торейских озер // Изв. Иркут. науч.-исслед. противочум. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1954. Т. 12. С. 150 – 155.
- Швецов Ю. Г. К экологии полевки-экономки в дельте р. Селенги // Фауна и экология грызунов. 1970. Вып. 9. С. 218 – 230.
- Шевченко В. Л. Размножение и изменение численности степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) в Уральской области // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 1. С. 114 – 125.
- Шубин И. Г. Влияние плотности популяции на размножение некоторых грызунов (Rodentia) в степной и полупустынной зонах Казахстана // Териология. М. : Наука, 1974. Т. 2. С. 271 – 280.
- Якименко Л. В. О географической изменчивости плодовитости обыкновенных слепушенок *Ellobius talpinus* sensu lato // Млекопитающие как компонент аридных экосистем (ресурсы, фауна, экология, медицинское значение и охрана) : тез. междунар. совещ. / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Саратов, 2004. С. 166 – 167.
- Alexander R. D. The Evolution of Social Behavior // Annual Review of Ecology and Systematics. 1974. Vol. 5. P. 325 – 383.
- Anderson P. K. Dispersal in Rodents : A Resident Fitness Hypothesis. Provo, UT : American Society of Mammologists, 1989. 264 p.
- Armitage K. B. Evolution of Sociality in Marmots : It Begins with Hibernation // Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective / eds. J. O. Wolff, P. W. Sherman. Chicago : Chicago Univ. Press, 2007. P. 356 – 367.
- Asdell S. A. Patterns of Mammalian Reproduction. 2nd ed. New York : Comstock, 1964. 248 p.
- Barash D. P. The Evolution of Marmot Societies : A General Theory // Science. 1974. Vol. 185. P. 415 – 420.
- Bergstedt B. Distribution, Reproduction, Growth and Dynamics of the Rodent Species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in Southern Sweden // Oikos. 1965. Vol. 16. P. 132 – 160.
- Blumstein D. T., Armitage K. B. Life History Consequences of Social Complexity : A Comparative Study of Ground-dwelling Sciurids // Behavioral Ecology. 1998. Vol. 9. P. 8 – 19.
- Boonstra R., Boag P. T. A Test of the Chitty Hypothesis: Inheritance of Life-history Traits in Meadow Voles *Microtus pennsylvanicus* // Evolution. 1987. Vol. 41. P. 929 – 947.
- Chen G., Shi D. The Reproductive Parameters in the Marked Populations of Brand's Vole // Acta Theriologica Sinica. 2003. Vol. 23. P. 220 – 224.
- Cohen-Shlagman L., Yom-Tov Y., Hellwing S. The Biology of the Levant Vole, *Microtus guentheri*, in Israel. I. Population Dynamics in the Field // Mammalian Biology. 1984. Vol. 49. P. 135 – 147.
- Daly M. Behavioral Development in Three Hamster Species // Developmental Psychobiology. 1975. Vol. 9. P. 315 – 323.
- Drickamer L. C., Vestal B. M. Patterns of Reproduction in a Laboratory Colony of *Peromyscus* // J. Mammalogy. 1973. Vol. 54. P. 523 – 528.
- Grove M. Space, Time, and Group Size : a Model of Constraints on Primate Social Foraging // Animal Behaviour. 2012. Vol. 83. P. 411 – 419.
- Gubernick D. J., Teferi T. Adaptive Significance of Male Parental Care in Monogamous Mammals // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2000. Vol. 267. P. 147 – 150.

- Hamilton W. D. The Genetical Evolution of Social Behavior // J. of Theoretical Biology. 1964. Vol. 7. P. 1 – 52.
- Ilan M. Aspects of the Biology and Ecology of the Fat Sand Rat (*Psammomys obesus*) in Israel : M. Sc. degree thesis. Tel-Aviv, 1984. 28 p.
- Innes D. G. L. A Reexamination of Litter Size in Some North American Microtines // Canadian J. of Zoology. 1978. Vol. 56. P. 1488 – 1496.
- Lambin N., Krebs C. J. Spatial Organization and Mating System of *Microtus townsendii* // Behavioral Ecology and Sociobiology. 1991. Vol. 28. P. 353 – 363.
- Lee P. C. Social Structure and Evolution // Behavior and Evolution / eds. P. J. B. Slater, T. R. Halliday. Cambridge : Cambridge Univ. Press, 1994. P. 266 – 303.
- Mallory F.F., Brooks R.J. Infanticide and Other Reproductive Strategies in the Collared Lemming, *Dicrostonyx groenlandicus* // Nature. 1978. Vol. 273. P. 144 – 146.
- Mihok S. Behavioral Structure and Demography of Subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus* // Canadian J. of Zoology. 1979. Vol. 57. P. 1520 – 1535.
- Myers P., Masters L. I. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: Size and Compromise // J. Mammalogy. 1983. Vol. 64. P. 1 – 18.
- Nadeau J. H. Ontogeny // Biology of New World *Microtus* / ed. R. H. Tamarin. Shippensburg, PA : American Society of Mammalogists, 1985. P. 254 – 285.
- Nunes S. Dispersal and Philopatry // Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective / eds. J. O. Wolff, P. W. Sherman. Chicago : Chicago Univ. Press, 2007. P. 150 – 162.
- Patric E. F. Reproductive Characteristics of Red-backed Mouse During Years of Different Population Densities // J. Mammalogy. 1962. Vol. 43. P. 200 – 205.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. 3rd ed. New York : W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Solomon N. G. A Reexamination of Factors Influencing Philopatry in Rodents // J. Mammalogy. 2003. Vol. 84. P. 1182 – 1197.
- Solomon N. G., Keane B. Reproductive Strategies in Female Rodents // Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective / eds. J. O. Wolff, P. W. Sherman. Chicago : Chicago Univ. Press, 2007. P. 42 – 56.
- Tast J. The Root Vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an Inhabitant of Seasonally Flooded Lands // Annales Zoologici Fennici. 1966. Vol. 3. P. 127 – 171.
- Valentine G. L., Kirkpatrick R. L. Seasonal Changes in Reproductive and Related Organs in the Pine Vole, *Microtus pinetorum*, in South Western Virginia // J. Mammalogy. 1970. Vol. 51. P. 553 – 560.
- Wolff J. O. More on Juvenile Dispersal in Mammals // Oikos. 1994. Vol. 71. P. 349 – 352.
- Wolff J. O., Lidicker W. Z., Jr. Population Ecology of the Taiga Vole, *Microtus xanthognathus*, in Interior Alaska // Canadian J. of Zoology. 1980. Vol. 58. P. 1800 – 1820.
- Wolff J. O., Sherman P. W. Rodent Societies as Model Systems // Rodent Societies : An Ecological & Evolutionary Perspective / eds. J. O. Wolff, P. W. Sherman. Chicago : Chicago Univ. Press, 2007. P. 3 – 7.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

Relationship Between the Social Structure and Potential Reproductive Success in Muroid Rodents (Rodentia, Myomorpha)

Vladimir S. Gromov, <https://orcid.org/0000-0002-6193-4857>; vsgromov@mail.ru

A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

Received 18 November 2018, revised 22 April 2019, accepted 14 June 2019

Gromov V. S. Relationship Between the Social Structure and Potential Reproductive Success in Muroid Rodents (Rodentia, Myomorpha). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2020, no. 1, pp. 15–30 (in Russian). DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-15-30>

In many systematic groups of mammalian species, the evolution of sociality leads to the formation of large social groups (group-size evolution). In rodents, however, the most social species live in family groups consisting, as a rule, of not numerous individuals. The family-group lifestyle of some ground-dwelling sciurids (Sciuridae) and voles (*Microtus*) results in fewer breeding adult females, a decreased litter size, and a longer time till first reproduction. Statistical analysis of published data has been conducted in the present study and has shown that transition to the family-group lifestyle leads to a decreased potential reproductive success in many muroid rodents: females produce fewer litters and, consequently, fewer pups during the reproduction season. However, the potential reproductive success in muroid rodents with a family-group lifestyle could be increased due to delayed offspring dispersal (who spend the severe winter period in family groups) and extensive cooperation in foraging, defending their territory and food stores, as well as in care-giving activities. One can suggest that females of these species produce fewer offspring, but of “better quality”. Ultimately, social rodent species may gain inclusive fitness benefits because of the higher fitness of their offspring as compared to solitary dwellers and gregarious species.

Keywords: muroid rodents, social organization, potential reproductive success.

DOI: <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-15-30>

REFERENCES

- Asenov G. A. To Ecology of the Gray Hamster (*Cricetulus migratorius* Pall.) in the Karakalpakia. *Gryzuny: tezisy dokladov VII Vsesoiuznogo soveshchaniia* [Rodents: Abstracts of VII All-Union Conference]. Sverdlovsk, UrO AN SSSR Publ., 1988, vol. 2, pp. 6–7 (in Russian).
- Bashenina N. V. Ecology of the Gray Hamster (*Cricetulus migratorius* Pall.) Inhabiting the European Part of the USSR. *Fauna i ekologiya gryzunov* [Fauna and Ecology of Rodents], 1951, iss. 4, pp. 157–183 (in Russian).
- Bashenina N. V. *Ekologiya obyknovЕННОй polevki i nekotorye cherty ee geograficheskoi izmenchivosti* [Ecology of the Common Vole and Some Features of its Geographic Variability]. Moscow, Izdatel'stvo Moskovskogo universiteta, 1962. 307 p. (in Russian).
- Bashenina N. V. *Evropeiskaya ryzhaia polevka* [The Bank Vole]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 352 p. (in Russian).

- Bashenina N. V. Reproduction. In: *Obyknovennaya polevka: vidy dvoyniki Microtus arvalis Pallas, 1779 i M. rossiaemeridionalis Ognev, 1924* [The Common Vole: Sibling Species *Microtus arvalis* Pallas, 1779 and *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924]. Moscow, Nauka Publ., 1994, pp. 218–236 (in Russian).
- Burdelov A. S., Rasin B. V., Dyagilev S. V., Bilyalov Z. A., Ageev V. S. The Libyan gerbil in the Northern Balkhash Region. *Bull. of Moscow Society of Naturalists, Biological Ser.*, 1993, vol. 98, iss. 1, pp. 14–23 (in Russian).
- Gromov V. S. *The Spatial-and-Ethological Population Structure in Rodents*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 2008. 581 p. (in Russian).
- Gromov V. S. *Parental Care in Rodents: Ethological, Physiological, and Evolutionary Aspects*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2013. 338 p. (in Russian).
- Gromov V. S. *The Evolution of Sociality in Mammals*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2017. 364 p. (in Russian).
- Dezhkin V. V., D'yakov Yu. V., Safonov V. G. *Bobr* [The Beaver]. Moscow, Agropromizdat Publ., 1986. 256 p. (in Russian).
- Dubrovsky Yu. A. *Peschanki i prirodnaia ochagovost' kozhnogo leishmanioza* [Gerbils and the Natural Loci of Skin Leishmaniasis]. Moscow, Nauka Publ., 1978. 184 p. (in Russian).
- Evdokimov N. G. *Populiatsionnaya ekologiya obyknovennoi slepushonki* [Population Ecology of the Mole Vole]. Ekaterinburg, UrO RAN Publ., 2001. 142 p. (in Russian).
- Evtushenko E. Kh. The Morphoecological Features of the Wood Mouse in the Krivoy Rog Region. *Mlekopitaiushchie SSSR: materialy III s'ezda Vsesoiuznogo teriologicheskogo obshchestva* [Mammals of the USSR: Proceedings of III Conference of the Theriological Society of the USSR]. Moscow, Institut evoliutsionnoi morfologii i ekologii zhivotnykh Publ., 1982, vol. 1, pp. 194 (in Russian).
- Zorenko T. A., Yakobsone G. Kh. Peculiarities of Development of the Brandt's Vole (*Lasiopodomys brandti*) During Postnatal Ontogenesis. In: *Okhrana, ekologiya i etologiya zhivotnykh* [Conservation, Ecology and Ethology of Animals]. Riga, P. Stuchka Latvian State University Publ., 1986. pp. 25–44 (in Russian).
- Zorenko T. A., Smorkatcheva A. B., Aksenova T. G. Reproduction and Postnatal Ontogenesis of the Mandarin Vole, *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae). *Zoologicheskii zhurnal*, 1994, vol. 73, iss. 6, pp. 120–129 (in Russian).
- Zorenko T. A., Golenishchev F. N., Skinderskaya I. A. The Features of Behaviour of Social Voles of Subgenus *Sumeriomy*s (Arvicolinae, *Microtus*) Under Hybridization. *Baltic J. of Laboratory Animal Science*, 1997, vol. 7, iss. 2, pp. 77–102 (in Russian).
- Kambulin E. A. Some Data on Ecology of the Great Gerbil (*Rhombomys opimus*) in Kazakhstan and how to Control it. *Rodents and the Pest Control*, 1941, iss. 1, pp. 95–149 (in Russian).
- Karaseva E. V. Some Data on Biology of the Root Vole Collected by the Capture-recapture Method. *Voprosy Ekologii*, 1957, vol. 2, pp. 141–150 (in Russian).
- Kasatkin M. V. Some Features of Biology and the Population Structure of the Social Vole (*Microtus socialis*). *Scientific Issues of K. A. Timiryazev State Biology Museum*, 2002, pp. 103–142 (in Russian).
- Kuznetsova N. A., Mamina V. P., Karaseva O. V. Reproductive biology and the Extent of the Reproductive Isolation of Lemmings (*Lemmus*, Rodentia, Cricetidae) Inhabiting the Far East. *Zoologicheskii zhurnal*, 1993, vol. 72, iss. 12, pp. 138–145 (in Russian).
- Kolesnikov I. I. The Libyan Gerbil: Some Materials to Its Biology, Economic Importance and Control. *Proceedings Middle Asian State University, Ser. VIIa. Zoology*, 1935, iss. 19, pp. 1–31 (in Russian).
- Kondrashkin G. A. Some Regularities of Reproduction and Population Dynamics of the Water Vole in the Volga River Delta. *Voprosy ekologii*, 1957, vol. 2, pp. 151–173 (in Russian).

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

Koshkina T. V. The Ecological Differentiation of a Species with the Red-backed Vole Inhabiting the Taiga of the Salair Mountains. *Acta Theriologica*, 1967, vol. 12, iss. 11, pp. 135–163 (in Russian).

Koshkina T. V. On the Factors Affecting the Population Dynamics of Lemmings. *Fauna i ekologiya gryzunov* [Fauna and Ecology of Rodents], 1970, iss. 9, pp. 11–61 (in Russian).

Kryltsov A. I. On Winter Reproduction of Muroid Rodents in the Northern Kazakhstan. *Bull. of Moscow Society of Naturalists, Biological Ser.*, 1955, vol. 60, iss. 2, pp. 1–8 (in Russian).

Kudryashov V. S., Kudryashova L. M. Some Peculiarities of the Muskrat Reproduction in the Oka River Basin. *Mlekopitaiushchie SSSR: materialy III s"ezda Vsesoiuznogo teriologicheskogo obshchestva* [Mammals of the USSR: Proceedings of III Conference of the Theriological Society of the USSR]. Moscow, Institut evoliutsionnoi morfologii i ekologii zhivotnykh Publ., 1982, vol. 1, pp. 230–231 (in Russian).

Lapin V. A. Reproduction and Postnatal Development of Gerbils. *Peschanki – vazhnye gryzuny aridnoi zony SSSR: materialy III Vsesoiuznogo soveshchaniia* [Gerbils as Important Rodents of the Arid Zone of the USSR: Abstracts of III All Union Conference]. Tashkent, Fan Publ., 1989, pp. 118–123 (in Russian).

Leont'ev A. N. To the Ecology of the Mongolian Gerbil in the Buryat-Mongolian SSR. *Izvestia of Irkutsk Institute Pest Control of Siberia and Far East*, 1954, vol. 16, pp. 78–84 (in Russian).

Mezhennii A. A. Materials to Ecology of Muroid Rodents of the Tundra and Forest Tundra in the Northern Yakutia. In: *Materialy po ekologii melkikh mlekopitaiushchikh Subarktiki* [Materials to the Ecology of Small Mammals of the Subarctic Region]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1975, pp. 53–118 (in Russian).

Moskvitina N. S., Suchkova N. G. Some Population Features of Reproduction of the Red-backed Vole Under Conditions of the Western Siberian Plain. *Proceedings of the Research Institute Biology Biophysics of the Tomsk State University*, 1974, vol. 4, pp. 51–55 (in Russian).

Papanyan S. B. To the Ecology of the Midday Gerbil (*Meriones meridianus dahli*) in the Armenian SSR. *Biological J. of Armenia*, 1966, vol. 19, iss. 5, pp. 68–80 (in Russian).

Papanyan S. B. To the Ecology of the Vinogradovs Gerbil in the Armenian SSR. *Biological J. of Armenia*, 1973, vol. 26, iss. 4, pp. 65–73 (in Russian).

Pokrovsky A. V., Makarenets I. A. Experimental Data on Breeding, Reproduction, and Hybridization of Eurasian *Lemmus* species. *Gryzuny: materialy V Vsesoiuznogo soveshchaniia* [Rodents: Proceedings of V All-Union Conference]. Moscow, Nauka Publ., 1980, pp. 259–260 (in Russian).

Prokopov K. P. Materials to the Ecology of the Eversmann hamster in the Zaisan Valley. *Gryzuny: materialy 5 Vsesoiuznogo soveshchaniia* [Rodents: Proceedings of V All-Union Conference]. Moscow, Nauka Publ., 1980, pp. 260–261 (in Russian).

Prokop'ev N. P., Vinokurov V. N. *Uzkocherepnaia polevka v Tsentral'noi Yakutii* [*Microtus gregalis* in the Central Yakutia]. Yakutsk, IaF SO AN SSSR Publ., 1986. 144 p. (in Russian).

Rall Yu. M. Introduction to the Ecology of the Midday gerbil *Pallasiomys meridianus* Pall. II. Reproduction. *Vestnik mikrobiologii, epidemiologii i parazitologii*, 1940, vol. 18, iss. 1–2, pp. 139–167 (in Russian).

Rall Yu. M. To the Ecology of the Tamarisk gerbil *Meriones tamariscinus*. *Rodents and the Pest Control*, 1941, iss. 1, pp. 179–207 (in Russian).

Ramazanov Kh. M. To the Ecology of the Field Mouse in the Dagestan. *IV S"ezd Vsesoiuznogo teriologicheskogo obshchestva: tezisy dokladov* [IV Conference of the Theriological Society of the USSR: Abstracts]. Moscow, Institut evoliutsionnoi morfologii i ekologii zhivotnykh Publ., 1986, vol. 1, pp. 328 (in Russian).

- Rylnikov V. A. *Seraia krysa* [The Norway Rat]. Moscow, Institut pestmenedzhmenta Publ., 2010. 366 p. (in Russian).
- Samosh V. M. Data on Reproduction and Fertility of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*). *Ekologia*, 1975, no. 5, pp. 97–98 (in Russian).
- Sokolov V. E. *Sistematika mlekopitaiushchikh. Otriady: zaitseobraznykh, gryzunov* [Systematics of Mammals. Orders: Lagomorpha, Rodentia]. Moscow, Vysshaya Shkola Publ., 1977. 495 p. (in Russian).
- Sokolov V. E., Isaev S. I., Pavlova E. Yu. Some Features of Pubescence and Reproduction of the Great Gerbil *Rhombomys opimus* Under Experimental Conditions. *Zoologicheskii zhurnal*, 1983, vol. 62, iss. 3, pp. 418–424 (in Russian).
- Sokolov V. E., Kotenkova E. V., Lyalyukhina S. I. *Biologiya domovoi i kurganchikovoï myshei* [Biology of House and Mount-building Mice]. Moscow, Nauka Publ., 1990. 208 p. (in Russian).
- Strautman E. I. *Ondatra v Kazakhstane* [The Muskrat in Kazakhstan]. Alma-Ata, Izdatel'stvo AN KazSSR, 1963. 232 p. (in Russian).
- Suntsov V. V. The Population Territory Structure and Intra-specific Relationships of the Siberian Marmot (*Marmota sibirica*) in the Tuva Region. *Zoologicheskii zhurnal*, 1981, vol. 60, iss. 9, pp. 1394–1405 (in Russian).
- Tupikova N. V., Shvetsov Yu. G. Reproduction of the Water Vole in the Basin of the Volga and Akhtuba Rivers. *Voprosy Ekologii*, 1957, vol. 2, pp. 174–181 (in Russian).
- Feoktistova N. Yu. *Khomiachki roda Phodopus. Sistematika, filogeografiya, ekologiya, fiziologiya, povedenie, khimicheskaya kommunikatsiya* [Dwarf Hamsters of Genus *Phodopus*. Systematics, Philogeography, Ecology, Physiology, Behaviour, Chemical Communication]. Moscow, KMK Scientific Press Ltd., 2008. 413 p. (in Russian).
- Khamaganov S. A. To the Biology of the Mongolian Gerbil in the Torey Lakes Region. *Izvestia of Irkutsk Institute Pest Control of Siberia and Far East*, 1954, vol. 12, pp. 150–155 (in Russian).
- Shvetsov Yu. G. To the Ecology of the Root Vole in the Basin of the Selenga River. *Fauna i ekologiya gryzunov* [Fauna and Ecology of Rodents], 1970, iss. 9, pp. 218–230 (in Russian).
- Shevchenko V. L. Reproduction and a Change in Numbers of the Steppe Lemming (*Lagurus lagurus*) in the Urals Region. *Zoologicheskii zhurnal*, 1963, vol. 42, iss. 1, pp. 114–125 (in Russian).
- Shubin I. G. The Effect of Population Density on Reproduction of Some Rodent Species (Rodentia) in the Steppe and Semi-arid Zones of Kazakhstan. *Theriologia* [Theriology]. Moscow, Nauka Publ., 1974, vol. 2, pp. 271–280 (in Russian).
- Yakimenko L. V. On the Geographic Variability of Fecundity of the Mole Vole *Ellobius talpinus* sensu lato. In: *Mlekopitaiushchie kak komponent aridnykh ekosistem (resursy, fauna, ekologiya, meditsinskoe znachenie i okhrana): tezis mezhdunarodnogo soveshchaniia* [Mammals as a Part of Arid Ecosystems (Resources, Fauna, Ecology, Medical Value and Conservation): Abstracts of International Conference]. Saratov, Institut problem ekologii i evoliutsii im. A. N. Severtsova RAN Publ., 2004, pp. 166–167 (in Russian).
- Alexander R. D. The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1974, vol. 5, pp. 325–383.
- Anderson P. K. *Dispersal in Rodents: A Resident Fitness Hypothesis*. Provo, UT, American Society of Mammologists, 1989. 264 p.
- Armitage K. B. Evolution of Sociality in Marmots: It Begins with Hibernation. In: J. O. Wolff, P. W. Sherman, eds. *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective*. Chicago, Chicago Univ. Press, 2007, pp. 356–367.
- Asdell S. A. Patterns of Mammalian Reproduction. 2nd ed. New York, Comstock, 1964. 248 p.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ СОЦИАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

- Barash D. P. The Evolution of Marmot Societies: A General Theory. *Science*, 1974, vol. 185, pp. 415–420.
- Bergstedt B. Distribution, Reproduction, Growth and Dynamics of the Rodent Species *Clethrionomys glareolus* (Schreber), *Apodemus flavicollis* (Melchior) and *Apodemus sylvaticus* (Linné) in Southern Sweden. *Oikos*, 1965, vol. 16, pp. 132–160.
- Blumstein D. T., Armitage K. B. Life History Consequences of Social Complexity: A Comparative Study of Ground-dwelling Sciurids. *Behavioral Ecology*, 1998, vol. 9, pp. 8–19.
- Boonstra R., Boag P. T. A Test of the Chitty Hypothesis: Inheritance of Life-history Traits in Meadow Voles *Microtus pennsylvanicus*. *Evolution*, 1987, vol. 41, pp. 929–947.
- Chen G., Shi D. The Reproductive Parameters in the Marked Populations of Brand's Vole. *Acta Theriologica Sinica*, 2003, vol. 23, pp. 220–224.
- Cohen-Shlagman L., Yom-Tov Y., Hellwing S. The Biology of the Levant Vole, *Microtus guentheri*, in Israel. I. Population Dynamics in the Field. *Mammalian Biology*, 1984, vol. 49, pp. 135–147.
- Daly M. Behavioral Development in Three Hamster Species. *Developmental Psychobiology*, 1975, vol. 9, pp. 315–323.
- Drickamer L. C., Vestal B. M. Patterns of Reproduction in a Laboratory Colony of *Peromyscus*. *J. Mammalogy*, 1973, vol. 54, pp. 523–528.
- Grove M. Space, Time, and Group Size: a Model of Constraints on Primate Social Foraging. *Animal Behaviour*, 2012, vol. 83, pp. 411–419.
- Gubernick D. J., Teferi T. Adaptive Significance of Male Parental Care in Monogamous Mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2000, vol. 267, pp. 147–150.
- Hamilton W. D. The Genetical Evolution of Social Behavior. *J. of Theoretical Biology*, 1964, vol. 7, pp. 1–52.
- Ilan M. *Aspects of the Biology and Ecology of the Fat Sand Rat (Psammomys obesus) in Israel*: M. Sc. degree thesis. Tel-Aviv, 1984. 28 p.
- Innes D. G. L. A Reexamination of Litter Size in Some North American Microtines. *Canadian J. of Zoology*, 1978, vol. 56, pp. 1488–1496.
- Lambin N., Krebs C. J. Spatial Organization and Mating System of *Microtus townsendii*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 1991, vol. 28, pp. 353–363.
- Lee P. C. Social Structure and Evolution. In: P. J. B. Slater, T. R. Halliday, eds. *Behavior and Evolution*. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1994, pp. 266–303.
- Mallory F. F., Brooks R. J. Infanticide and Other Reproductive Strategies in the Collared Lemming, *Dicrostonyx groenlandicus*. *Nature*, 1978, vol. 273, pp. 144–146.
- Mihok S. Behavioral Structure and Demography of Subarctic *Clethrionomys gapperi* and *Peromyscus maniculatus*. *Canadian J. of Zoology*, 1979, vol. 57, pp. 1520–1535.
- Myers P., Masters L. I. Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: Size and Compromise. *J. Mammalogy*, 1983, vol. 64, pp. 1–18.
- Nadeau J. H. Ontogeny. In: R. H. Tamarin, ed. *Biology of New World Microtus*. Shippensburg, PA, American Society of Mammalogists, 1985. pp. 254–285.
- Nunes S. Dispersal and Philopatry. In: J. O. Wolff, P. W. Sherman, eds. *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective*. Chicago, Chicago Univ. Press, 2007, pp. 150–162.
- Patric E. F. Reproductive Characteristics of Red-backed Mouse During Years of Different Population Densities. *J. Mammalogy*, 1962, vol. 43, pp. 200–205.
- Sokal R. R., Rohlf F. J. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 3rd ed. New York, W. H. Freeman and Co., 1995. 887 p.
- Solomon N. G. A Reexamination of Factors Influencing Philopatry in Rodents. *J. Mammalogy*, 2003, vol. 84, pp. 1182–1197.

Solomon N. G., Keane B. Reproductive Strategies in Female Rodents. In: J. O. Wolff, P. W. Sherman, eds. *Rodent Societies – An Ecological & Evolutionary Perspective*. Chicago, Chicago Univ. Press, 2007, pp. 42–56.

Tast J. The Root Vole, *Microtus oeconomus* (Pallas), as an Inhabitant of Seasonally Flooded Lands. *Annales Zoologici Fennici*, 1966, vol. 3, pp. 127–171.

Valentine G. L., Kirkpatrick R. L. Seasonal Changes in Reproductive and Related Organs in the Pine Vole, *Microtus pinetorum*, in South Western Virginia. *J. Mammalogy*, 1970, vol. 51, pp. 553–560.

Wolff J. O. More on Juvenile Dispersal in Mammals. *Oikos*, 1994, vol. 71, pp. 349–352.

Wolff J. O., Lidicker W. Z., Jr. Population Ecology of the Taiga Vole, *Microtus xanthognathus*, in Interior Alaska. *Canadian J. of Zoology*, 1980, vol. 58, pp. 1800–1820.

Wolff J. O., Sherman P. W. Rodent Societies as Model Systems. In: J. O. Wolff, P. W. Sherman, eds. *Rodent Societies: An Ecological & Evolutionary Perspective*. Chicago, Chicago Univ. Press, 2007, pp. 3–7.