

УДК 591.1

“КОРМЯЩИЙ ОТЕЦ” – МИФ ИЛИ РЕАЛЬНОСТЬ? РОЛЬ СПЕЦИФИЧЕСКИХ КОЖНЫХ ЖЕЛЕЗ САМЦА В ВЫЖИВАНИИ ПОТОМСТВА У ХОМЯЧКА КЭМПБЕЛЛА (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905; Cricetidae, Rodentia)

© 2010 г. Н. Ю. Васильева, А. М. Хрущова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

119071 Москва, Ленинский просп., 33

e-mail: nuy1@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.08.2009 г.

На хомячке Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*), у которого самец участвует в выращивании детенышей, проверяли гипотезу, согласно которой секреты кожных желез, среднебрюшной (СБЖ) и дополнительных мешочков в устье защечных мешков (ДМ) самца-отца могут обеспечивать выживаемость детенышей подсосного возраста в отсутствие самки. Сравнивали выживаемость и темпы роста детенышей, часть которых в возрасте 7 или 8 дней оставляли с самкой-матерью, другую – с самцом-отцом. В работе использовано 128 детенышей, полученных от 26 пар хомячков, в которых у самца оперативным путем были удалены СБЖ и ДМ (группа ОП), и 189 детенышей от 37 пар с ложно оперированными самцами (группа Л/О). Проведено сравнение экспериментальных групп с контрольной, где детеныши росли в присутствии обоих родителей (28 пар, 166 детенышей). У детенышей, оставленных с отцами, в первые дни с момента начала эксперимента наблюдали снижение массы тела, более выраженное в группе ОП. Значительная часть детенышей, отсаженных в 7- и 8-дневном возрасте (92.3 и 52.6% соответственно), была возвращена к самкам (“погибшие”) из-за угрожающего жизни истощения, в то время как в группе Л/О количество “погибших” особей было значительно меньше (43.5 и 21.65% соответственно, $P < 0.001$). Полученные данные свидетельствуют о том, что наличие у самца-отца СБЖ и ДМ является фактором, определяющим выживание и рост детенышей. Очевидно, что секрет желез выступает в качестве резервного источника питательных веществ для детенышей раннего возраста, не имеющих возможности получать материнское молоко.

Реконструкция путей становления адаптаций разного уровня в процессе эволюции – одна из актуальнейших проблем биологии. Очевидно, что ее решение невозможно без оценки приспособительного значения морфофункциональных комплексов у ныне живущих форм. В этом плане представляется интересным изучение специфических кожных желез, широко представленных у млекопитающих разных таксономических групп (Соколов, 1973; Соколов и др., 1988). Несмотря на устойчивый интерес к этим органам, до настоящего времени в функциональном плане они остаются малоисследованными. Очевидно, что только имея представление о полном спектре функций этих экскреторных образований, мы сможем подойти к пониманию путей их становления и прогрессивной эволюции.

Удобной моделью для изучения функции специфических кожных желез являются хомячки рода *Phodopus*, у двух представителей которого, джун-

гарского хомячка (*Ph. sungorus* Pallas, 1773) и хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli* Thomas, 1905), помимо свойственной многим Cricetidae среднебрюшной железы (далее СБЖ) (Соколов, 1973; Воронцов, 1982) имеются и своеобразные анатомические образования – дополнительные мешочки в устье защечных мешков (далее ДМ) (Соколов и др., 1991а). Их изучение представляет интерес еще и потому, что ДМ представляют собой пример эволюционных преобразований, происходящих буквально на наших глазах. Действительно, эти структуры имеются у двух наиболее молодых видов рода *Phodopus*, в то время как у ранее отделившегося от общего корня хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) эти структуры отсутствуют (Картацев и др., 1984; Соколов и др., 1991а).

Традиционно роль специфических желез кожи рассматривается в контексте коммуникативного, в частности маркировочного, поведения, прочие функциональные аспекты остаются до сих пор

мало изученными (Ralls, 1971; Johnston, 1973; Шилов, 1997). О важности маркировочного поведения в поддержании социальной структуры и его энергетической стоимости можно судить, очевидно, только по косвенным признакам. Так, прямыми наблюдениями в природе было показано, что, покидая дневочную нору, самцы хомячка Кэмпбелла начинают не кормиться и собирать пищу, как можно было бы ожидать для грызуна с массой около 25 г, а обходят и метят участок обитания в течение первых часов наземной активности (Соколов, Васильева, 1993). Энергозатраты на маркировку чрезвычайно высоки не только потому, что сопровождаются перемещениями на значительные расстояния, но определяются и продукцией значительных количеств секрета (до 0.2% от массы тела), содержащего помимо низкомолекулярных соединений жиры и воск (Apfelbach et al., 2001; Burger et al., 2001a,b; Литвинова, Васильева, 2004б). Очевидно, что такое “расточительство” не могло бы быть подхвачено отбором, если бы не “окупалось” повышением конечной приспособленности особи, одной из составляющих которой является репродуктивный успех. Последний в свою очередь зависит от многих факторов, в том числе от оптимальной для конкретной экологической обстановки скорости созревания детенышей – параметра, несомненно вносящего весомый вклад в демографическую структуру популяций. Действительно, результаты исследований последних лет, проведенных на представителях *Cricetinae* и *Gerbellinae*, показали, что секреты специфических кожных желез являются источником праймер-феромонов, регулирующих развитие половой системы молодых особей (Соколов и др., 1989; 1991б; Кузнецова, Васильева, 2003; Хрущова и др., 2006; Sokolov et al., 1992; Vasilieva, 1995).

Эффективность размножения особи и в конечном счете ее репродуктивный успех зависят также от выживаемости потомства, которая определяется в числе прочих факторов родительской заботой, в частности отцовскими качествами самца. Традиционно хомячок Кэмпбелла рассматривается как один из немногих видов грызунов, у которых самец принимает самое активное участие в выращивании детенышей (Wynne-Edwards, Lisk, 1989). Наблюдая в течение ряда лет за лабораторной колонией хомячка Кэмпбелла, мы неоднократно отмечали, что детеныши раннего подсосного возраста (6–8 дней) выживали в случае гибели самки, если самец проявлял хорошие отцовские качества. При этом мы отмечали, что детеныши активно вылизывали как область расположения ДМ, так и СБЖ последних. Кроме того,

анализ литературных данных свидетельствует о том, что в условиях дефицита влажного корма и воды выживаемость детенышей раннего возраста у хомячка Кэмпбелла возрастает почти вдвое в присутствии самца-отца (Wynne-Edwards, 1987). Эти факты позволили нам выдвинуть предположение о том, что помимо отцовской заботы выживание детенышей раннего возраста в отсутствие самки возможно за счет секретов СБЖ и ДМ самца, которые служат источником питательных веществ. Это предположение кажется тем более обоснованным, что секреторная активность этих анатомических образований значительно возрастает у родителей обоих полов в период выкармливания детенышей (Соколов и др., 1993).

Цель данной работы – проверка предположения о том, что секреты кожных желез самца-отца могут обеспечивать выживаемость детенышей подсосного возраста в отсутствие самки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проведена на хомячке Кэмпбелла лабораторной линии, особи-основатели которой были пойманы в 1985 г. на северо-востоке Монголии и любезно предоставлены нам В.М. Малыгиным. Экспериментальных животных содержали при инвертированном световом режиме (14С : 10Т) в пластиковых садках размером 25 × 25 × 25 см, при температуре 23 ± 1 °С. Животные получали комбикорм для крыс и мышей (НПО Сельхозтехнологии), крупяные каши, пророщенный овес и воду в избытке. Дополнительно к стандартной диете все животные экспериментальных групп получали творог, размоченный в молоке хлеб, свежие овощи (капуста, морковь).

Всего в эксперименте были использованы 63 пары хомячков, имевших до начала экспериментов 1–2 выводка, в которых самцы демонстрировали хорошие отцовские качества (грели, чистили, переносили детенышей). У 26 самцов были удалены СБЖ и ДМ, 37 самцов были ложно оперированы. При этом родительские пары были подобраны таким образом, что в группах с оперированными и ложно оперированными животными самцы и самки были представлены сибсами. Возраст хомячков к моменту проведения операций составлял 4–5 мес. Удаление СБЖ и ДМ в этом возрасте не отражается на морфометрических параметрах половой системы, уровне потребления пищи и воды (Соколов, Васильева, 1995; Хрущова, 2007). В работе использовали выводки, рожденные не менее чем через месяц после оперирования самцов.

В первой части работы использовали 23 пары хомячков, в 10 из которых самцы были лишены СБЖ и ДМ (группа I ОП), а в 13 – самец был ложно оперирован (группа I Л/О). На седьмые сутки после рождения детенышей половину из них оставляли с самкой, остальных – с самцом. Перед началом эксперимента детенышей взвешивали. В последующие три дня отмечали массу тела, во все последующие дни вплоть до достижения хомячками возраста 1 мес – только состояние детенышей (характер стула, состояние кожных покровов). В случае угрозы для жизни детенышей (отрицательная динамика массы тела в первые дни опыта, сопровождающаяся выраженными признаками истощения и дегидратации) опыт прекращали, подкладывая их к кормящей самке. Таких детенышей рассматривали как условно погибших (далее “погибшие” детеныши).

В группе I ОП (с оперированным самцом) получено 53 детеныша, из которых 30 были оставлены с самкой-матерью и 23 – с самцом-отцом. Группу I Л/О составили 68 детенышей, из которых 40 были оставлены с самкой и 28 – с самцом-отцом. Данные о размере экспериментальных групп здесь и далее приведены в таблице.

Основная часть исследования выполнена с использованием 40 пар хомячков, из которых в 16 у самцов были удалены СБЖ и ДМ (группа II ОП), а 24 самца были ложно оперированы (группа II Л/О). В отличие от первой части работы, детенышей распределяли между самкой и самцом в возрасте 8 дней и взвешивали ежедневно до достижения хомячками возраста одного месяца.

В группе II ОП получено 75 детенышей, из которых 40 были оставлены с самкой-матерью и 35 – с самцом-отцом. В группе II Л/О проанализирован 121 детеныш, из которых 74 находились с самкой и 47 – с самцом.

При анализе выживаемости детенышей использованы также данные по 9 выводкам, оставшимся по разным причинам, не связанным с гибелью самок вследствие болезни, без матери в возрасте 8 дней. Взвешивание этих выводков, 4 из которых остались с самцами без СБЖ и ДМ (22 детеныша; группа III ОП) и 5 выводков – с интактными отцами (27 детенышей, группа III), не проводили.

Для получения представления о динамике массы тела детенышей хомячка Кэмпбелла в норме проведены наблюдения за 28 нативными выводками (контроль, 166 детенышей). Животные содержались на стандартной диете.

Удаление СБЖ и ДМ проводили под эфирным наркозом. СБЖ удаляли с участком прилегающей

Количество детенышей в начале эксперимента ($X \pm m$), абсолютное (n) и относительное число погибших детенышей (%) в разных экспериментальных группах

Группы (возраст детенышей к моменту начала эксперимента, дни) и пол родителя, с которым оставлены детеныши		Количество детенышей (выводков) в опыте	Количество “погибших” детенышей (n/%)
Контроль	♀ и ♂	166 (28)	7 (4.2)
I ОП (7)	♀	30 (10)	0
I Л/О (7)	♀	40 (13)	1 (3.3)
II ОП (8)	♀	40 (16)	2 (5.0)
II Л/О (8)	♀	74 (24)	3 (4.1)
I ОП+I Л/О+ II ОП+II Л/О	♀	184 (63)	6 (3.3)

I ОП (7)	♂	28 (13)	26 (92.3)
I Л/О (7)	♂	23 (10)	10 (43.5)
I ОП+I Л/О (7)	♂	51 (26)	36 (70.5)
II ОП (8)	♂	35 (16)	14 (40)

III ОП (8)	♂	22 (4)	16 (72.7)
II ОП+III ОП (8)	♂	57 (20)	30 (52.6)

II Л/О (8)	♂	47 (24)	12 (25.5)
III (8)	♂	27 (5)	2 (7.4)
II Л/О+III (8)	♂	74 (29)	16 (21.6)

Примечание. ОП – оперированный ♂; Л/О – ложно оперированный ♂; I – детеныши отсажены в возрасте 7 дней, II – 8 дней, III – 8 дней, самцы с железами – интактные.

*** Достоверность отличий от ложно оперированного самца той же группы; $P < 0.001$;

*** Достоверность отличий от группы I ОП; $P < 0.001$.

кожи шириной около 0.5 мм; края раны стягивали в двух-трех местах стерильными нитками. ДМ иссекали с небольшим количеством прилегающих к нему мягких тканей (шириной до 0.5 мм), в том числе кожи углов рта, окружающей устье мешочка. Раневые поверхности присыпали стрептоцидом. Так как края раны после удаления ДМ смыкаются, то не требуется даже наложения швов. Обе операции практически бескровны, а полное заживление раневых поверхностей происходит уже на третьи сутки после хирургического вмешательства.

У ложно оперированных самцов экспериментальной группы II Л/О и самцов такого же воз-

раста из лабораторной популяции, не использованных в эксперименте, имеющих детенышей разного возраста, определяли массу содержимого СБЖ и ДМ. Секрет брали только единожды. При этом у половины самцов его собирали, когда детеныши были в возрасте 2–6 дней, у остальных – когда детенышам было 8–14 дней. Секрет ДМ собирали пластиковым шпателем, легко надавливая на область расположения мешочка в направлении от дистальной части к его устью. Секрет СБЖ собирали шпателем из карманообразного углубления железы.

Для сравнительной оценки поведения детенышей, связанного с возможным употреблением секрета ДМ и СБЖ родителей, с момента начала эксперимента до достижения детенышами возраста 14–15 дней проводили ежедневные сканирующие наблюдения за всеми экспериментальными группами. При этом от одного до пяти раз в период активности животных с интервалом в 1 ч фиксировали факт вылизывания детенышами оральной области и/или места расположения среднебрюшной железы или его отсутствие.

Оценку выживаемости детенышей разных экспериментальных групп и поведения, связанного с возможным употреблением секрета ДМ и СБЖ родителей, проводили с помощью метода χ^2 . Сравнение массы тела и прироста массы тела детенышей разного пола, выращенных самками, оперированными и ложно оперированными самцами, а также росших в контрольных выводках, проводили с использованием *t*-критерия Стьюдента. Для оценки массы секрета СБЖ и содержимого ДМ использовали тест Манна–Уитни. Во всех случаях при сравнении более чем двух групп между собой вводили поправку Бонферрони. Обработка проведена в программе STATISTICA 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Данные по выживаемости детенышей, оставленных с самками и самцами в разных экспериментальных и контрольной группах, представлены в таблице. Как видно, гибель детенышей из числа оставленных с матерями невелика и не отличается от этого показателя в контроле. Интересно, что у пяти из шести погибших детенышей, оставленных с самками, размер желудков, хорошо видных через тонкую кожу, значительно превышал обычные, а кишечник был вздут. Это дает основание рассматривать здесь в качестве наиболее вероятной причины смертности детенышей переизбыток и, как следствие, несварение и закупорку кишечника.

Смертность среди детенышей, оставленных с самцами, значительно превышала этот показатель как у хомячков, росших с самками, так и в контрольной группе (таблица; $P \ll 0.001$). При этом выживаемость детенышей зависела как от возраста, в котором их отнимали от матери, так и от наличия у отца СБЖ и ДМ.

Из 23 детенышей, оставленных с ложно оперированными отцами с семидневного возраста (группа I Л/О), выжило 13, в то время как 10 были возвращены к самкам из-за признаков прогрессирующего истощения. При этом смертность детенышей, оставленных с оперированными отцами (группа I ОП), была значительно выше: из 28 детенышей “погибли” 26 ($\chi^2 = 14.83$, $P = 0.0001$) (таблица).

Среди детенышей, оставленных с ложно оперированными отцами в возрасте восьми дней (группа II Л/О), количество “погибших” детенышей достоверно не отличалось от этого показателя в группе I Л/О ($\chi^2 = 2.31$, $P = 0.129$; таблица). При включении же в анализ данных по детенышам, “погибшим” в группе III (детеныши, находившиеся с возраста 8 дней не с ложно оперированным, а с интактным самцом) (таблица), где в 5 выводках из 27 детенышей выжило 25, отличия от группы I Л/О становятся достоверными ($\chi^2 = 5.68$, $P = 0.017$).

Возраст изоляции от самки был важным фактором, оказавшим влияние на выживаемость детенышей и в группах с оперированным самцом. Так, в группе I ОП количество “погибших” детенышей было значительно выше, чем в группе II ОП ($\chi^2 = 18.75$, $P \ll 0.001$), где к самке из 35 было возвращено 14 детенышей (40%). Различия по числу “погибших” детенышей, оставленных с самцом в 7- и 8-дневном возрасте, сохраняются и при включении в анализ группы III ОП, в которой из 22 детенышей (4 выводка) “выжило” только 6 особей ($\chi^2 = 13.52$, $P = 0.0002$; таблица).

В целом из 57 детенышей, оставленных с оперированными самцами в возрасте восьми дней, “погибло” 53% (таблица). В группах с ложно оперированными (группа II Л/О) и интактными (группа III) самцами число возвращенных к самке детенышей было значительно ниже (19%, $\chi^2 = 16.41$, $P = 0.0001$). Следует отметить, что критическими днями для “выживания” детенышей, оставленных без матери, были первые дни опыта. Все из “погибших” хомячков были возвращены к самкам в первые 4 дня от начала эксперимента. При этом количество детенышей, у которых были отмечены симптомы диспепсии, было невелико

и не различалось в группах с оперированными и ложно оперированными самцами (3.5 и 2.7% соответственно; $\chi^2 = 0.08$, $P = 0.78$).

На рис. 1 представлены данные по динамике массы тела детенышей экспериментальных и контрольной групп. Ввиду отсутствия различий по массе тела хомячков, оставленных с самками при формировании групп II ОП и II Л/О, данные по ним были объединены (для детенышей, растущих в присутствии оперированного и ложно оперированного самца используются те же обозначения, что и выше, – II ОП и II Л/О соответственно). Как видно из рис. 1, к моменту начала основной части эксперимента (Д8) различия по массе тела детенышей в разных группах отсутствуют. Однако уже на следующие сутки (Д9) этот показатель у детенышей, оставленных с ложно оперированными самцами, был значительно ниже такового особей, находившихся с самками ($t = 2.91$, $df = 133$, $P = 0.0042$). Более низкие значения массы тела детенышей группы II Л/О наблюдались до возраста 19 дней ($2.15 < t < 4.10$, $48 < df < 111$, $0.000093 < P < 0.036$). Далее вплоть до окончания эксперимента масса детенышей этой группы уже не отличалась от массы особей, выращенных самкой (рис. 1). У детенышей, выросших в присутствии оперированного отца, более низкие значения массы тела по сравнению с детенышами, оставленными с самкой, отмечались значительно дольше, вплоть до возраста 27 дней ($2.55 < t < 7.18$, $45 < df < 110$, $0.000003 < P < 0.013$). При этом первые, уже начиная со второго дня (Д10) с момента начала эксперимента до возраста 26 дней, имели более низкие значения массы тела

и по сравнению с хомячками, выращивавшимися ложно оперированными самцами ($2.18 < t < 3.68$, $28 < df < 63$, $0.0004 < P < 0.04$).

Следует отметить, что все три экспериментальные группы (II ОП, II Л/О и оставленные с самкой) отличались по рассматриваемым показателям от контроля. При этом детеныши последней группы имели более низкие значения массы тела почти на всем протяжении эксперимента (за исключением Д30) по сравнению с хомячками, выращенными самками ($2.44 < t < 5.04$, $53 < df < 124$, $10^{-7} < P < 0.029$). Наиболее интересным представляется то обстоятельство, что масса тела детенышей контрольной группы не отличалась достоверно от таковой хомячков, росших с ложно оперированными самцами (II Л/О), за исключением Д16, когда этот показатель был у последних ниже ($t = 2.11$, $df = 58$, $P = 0.040$). Однако позже, с возраста 22 до 25 дней, детеныши этой группы даже значительно опережали животных контрольной группы по значениям данного показателя ($2.15 < t < 3.87$, $44 < df < 50$, $0.00036 < P < 0.037$). В то же время хомячки группы II ОП уже через сутки после начала эксперимента вплоть до возраста 24 дней имели значительно более низкую массу тела по сравнению с детенышами контрольной группы ($2.16 < t < 7.46$, $37 < df < 61$, $10^{-7} < P < 0.037$). В дальнейшем до момента окончания опыта эти различия уже не отмечались.

На рис. 2 представлены данные по динамике относительного прироста массы тела хомячков разных групп. Характерно, что у детены-

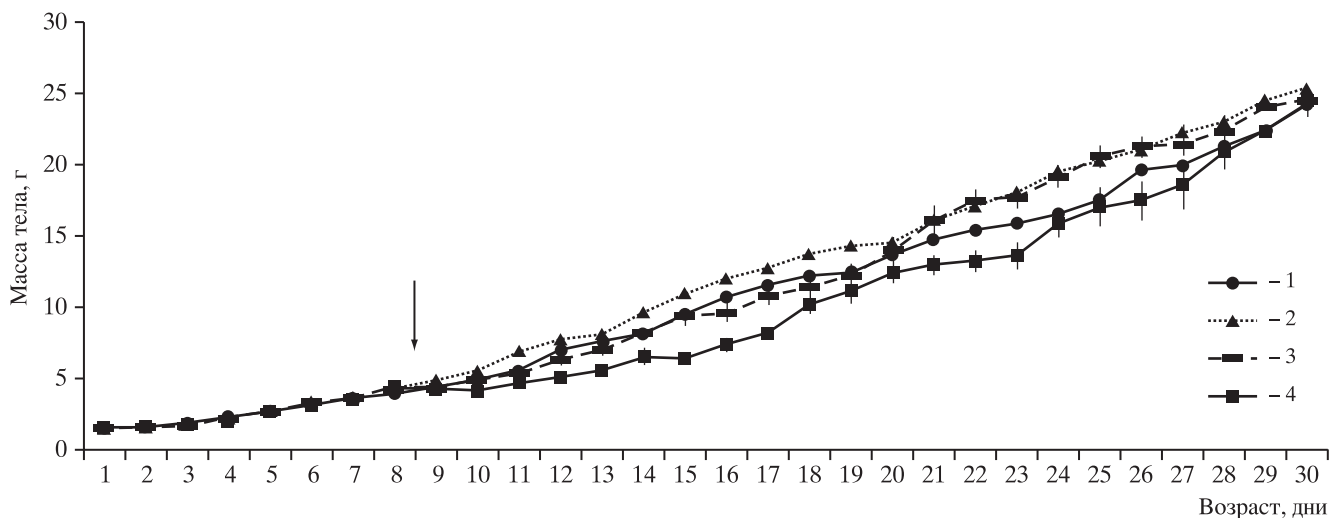


Рис. 1. Возрастная динамика массы тела (г; $m \pm SE$) детенышей хомячка Кэмпбелла разных экспериментальных групп. 1 – контроль; 2 – оставленные с самкой; 3 – самец с железами (II Л/О); 4 – самец без желез (II ОП); ↓ – начало эксперимента.

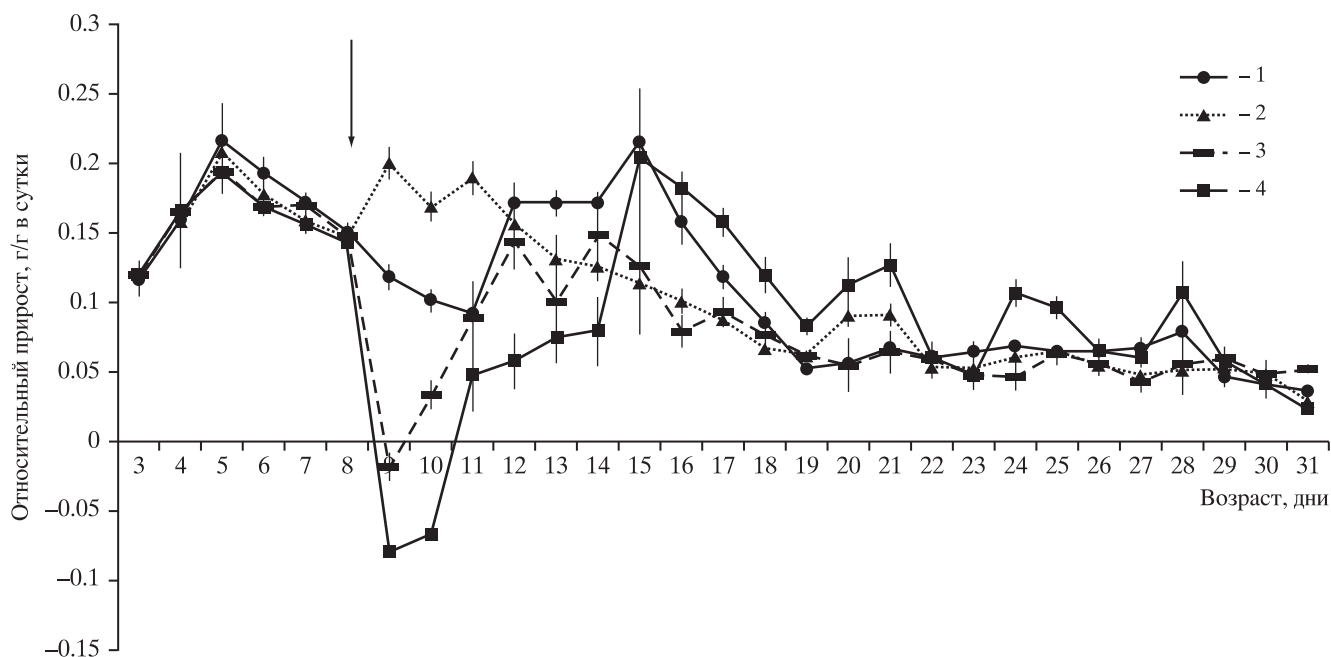


Рис. 2. Динамика прироста массы (г/г в сутки; $m \pm SE$) детенышей хомячка Кэмпбелла разных экспериментальных групп. Обозначения, как на рис. 1.

шей с самкой в первые три дня после начала эксперимента наблюдаются более высокие значения этого показателя по сравнению с детенышами контрольной группы ($2.90 < t < 5.26$, $47 < df < 76$, $0.0003 < P < 0.016$). Позже (Д14–Д16) знак различий меняется на противоположный ($3.00 < t < 5.23$, $31 < df < 67$, $0.009 < P < 0.015$), а по достижении детенышами возраста 17 дней они исчезают.

Совершенно другая картина наблюдается у детенышей, росших в изоляции от матери. Отрицательные значения прироста массы тела у хомячков групп II Л/О и II ОП прекрасно иллюстрируют не столь очевидное из рис. 1 снижение массы тела экспериментальных животных в первые дни опыта. Характерно, что у последних значения этого показателя были значительно ниже уже через сутки после начала эксперимента (Д9) ($t = 2.73$, $df = 43$, $P = 0.0091$). Более низкие значения этого показателя у детенышей группы II ОП по сравнению с детенышами, выращиваемыми ложно оперированными отцами, сохранялись вплоть до возраста 14 дней ($2.76 < t < 4.04$, $24 < df < 42$, $0.00097 < P < 0.015$). Позже, начиная с возраста 16 дней, картина изменилась на диаметрально противоположную — показатели относительного прироста массы тела детенышей, росших с оперированными отцами, в целом превышали таковые хомячков группы II Л/О ($2.82 < t < 3.50$, $17 < df < 39$, $0.004 < P < 0.012$).

Интересным представляется анализ массы секрета ДМ и СБЖ самцов-отцов, имевших детенышей разного возраста. Так, у самцов, возраст детенышей которых 1–7 дней, количество секрета ДМ было значительно выше, чем у особей, находившихся с 8–14-дневными детенышами (9.8 ± 1.0 мг и 2.5 ± 0.3 мг соответственно, $Z = 4.18$, $df = 22$, $P = 0.000029$). При этом только следовые количества секрета ДМ можно было собрать у самцов группы II Л/О, имеющих детенышей такого же возраста и выращивающих их без самки (0.3 ± 0.07 мг, отличия от самцов, сидящих с самкой, высокодостоверны, $Z = 4.14$, $df = 22$, $P = 0.000035$). Аналогичные закономерности наблюдаются и в отношении количества секрета СБЖ. Хотя количество секрета СБЖ, которое удается собрать у самцов, сидящих с самкой и имеющих детенышей в возрасте 1–7 дней, незначительно выше такового особей, имеющих детенышей 8–14-дневного возраста (16.0 ± 1.8 мг и 13.4 ± 1.5 мг соответственно), у одиноких отцов, выращивающих детенышей такого же возраста, секрет собрать практически невозможно (0.4 ± 0.1 мг, отличия от самцов, сидящих с самкой, высоко достоверны, $Z = 4.60$, $df = 31$, $P = 0.000004$). Интересно, что детеныши, растущие с отцом без самки-матери, значительно чаще вылизывают область СБЖ и оральную область самца по сравнению с хомячками, растущими в присутствии обоих родителей ($\chi^2 = 15.57$, $P = 0.0001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали результаты экспериментов, возраст является важным параметром, определяющим вероятность выживания детенышей, оставшихся без матери. Действительно, по сравнению с детенышами, оставленными с самцом в семидневном возрасте, число выживших хомячков, “осиротевших” в возрасте 8 дней, значительно выше. Причем это справедливо для групп как с оперированными, так и с ложно оперированными и интактными самцами. Тот факт, что в последних группах выживаемость детенышей значительно превосходила таковую в группах с самцами, лишенными ДМ и СБЖ, свидетельствует о том, что наличие у самца-отца кожных желез является фактором, обеспечивающим возможность выживания детенышей хомячка Кэмпбелла раннего возраста в отсутствие самки-матери. Об этом свидетельствуют и данные по динамике массы тела и прироста массы тела детенышей разных групп.

Очевидно, что падение массы тела детенышей, оставленных с самцами, определяется невозможностью получать материнское молоко. Хотя уже с 7–8-дневного возраста хомячки и начинают употреблять твердую пищу (Васильева, Феоктистова, 1993; Соколов и др., 1993), материнское молоко, которое детеныши могут получать в случае рождения второго выводка вплоть до возраста 20–25 дней (наши данные), является для них основным источником питания. Знаменательно, что детеныши, отцы которых имели кожные железы, намного успешнее справлялись с отсутствием материнского молока, чем хомячки, оставленные с оперированными отцами. Так, значения массы тела детенышей в группе II Л/О не отличались от контроля, а к возрасту 21 дня они даже достигли показателей, отмечаемых у хомячков, выращиваемых самками. В то же время на всем протяжении эксперимента детеныши группы II ОП имели массу тела значительно более низкую по сравнению с хомячками контрольной и обеих экспериментальных групп. Последствия недостаточного питания в первые дни эксперимента компенсировались у них только к возрасту одного месяца в результате более высоких темпов относительного прироста массы тела с двухнедельного возраста, когда они были способны уже самостоятельно питаться.

Из полученных данных следует, что негативные последствия лишения детенышей материнского молока значительно сильнее сказываются на выживаемости и росте детенышей, выращиваемых самцами, лишенными СБЖ и ДМ, нежели ложно оперированными особями. Очевидно, что в первые дни эксперимента, когда детеныши еще

с трудом могли употреблять пищу, отличную от материнского молока, секрет ДМ и СБЖ отцов мог служить источником питательных веществ. Подтверждением этого являются прямые наблюдения, свидетельствующие о том, что детеныши вылизывают СБЖ и ДМ самца буквально “вгрызаясь” в них. В нескольких случаях, вынимая самца из гнезда, мы поднимали его вместе с детенышами, которые висели на нем, держась ртом за СБЖ. Косвенным свидетельством того, что детеныши поедают секрет СБЖ и ДМ самцов, является тот факт, что у самцов, выращивающих детенышей без самки, можно собрать лишь следовые его количества. Очевидно, что детеныши активно употребляют секрет этих желез и в нормальных семейных группах (с самкой-матерью). Об этом свидетельствует снижение количества секрета у самцов, имеющих 8–14-дневных детенышей, несмотря на то что функциональная активность ДМ родительских особей в период выкармливания потомства возрастает (Соколов и др., 1993). Именно в этом возрасте потребность детенышей в секрете ДМ наиболее высока и связана с началом самостоятельного питания. При этом очевидно, что отдельные компоненты комменсальной микрофлоры ДМ не только обеспечивают возможность усвоения отличной от материнского молока пищи, но обладают и пробиотическими свойствами (Васильева, Феоктистова, 1993; Соколов и др., 1995; Ушакова и др., 2004). В экспериментах с удалением ДМ у всех членов семейной группы было показано, что невозможность получать секрет ДМ в период, совпадающий с началом употребления твердого корма, приводила к гибели значительной части детенышей (до 60%) при выраженных у них симптомах диспепсии (Васильева, Феоктистова, 1993). Так как ДМ появляется и начинают продуцировать секрет уже у 6–7-дневных детенышей (Соколов и др., 1993), то описанный в настоящей работе эффект (высокая смертность и отставание в росте детенышей, выращиваемых оперированными отцами) не мог быть следствием дефицита секрета как пробиотика, тем более что даже его небольшие количества, получаемые от сибсов, достаточны для нормализации развития детенышей, растущих с оперированными родителями (Васильева, Феоктистова, 1993). И действительно, в настоящем исследовании мы наблюдали симптомы диспепсии лишь в единичных случаях, притом у детенышей, выращенных как оперированными, так и ложно оперированными отцами. Это дает нам все основания утверждать, что секреты кожных желез отца являются в первую очередь источником питательных веществ для детенышей, оставшихся без возмож-

ности получать материнское молоко. Основанием к этому допущению являются и данные о составе секретов СБЖ и ДМ, содержащих такие высококалорийные субстанции, как жиры, жирные кислоты и белки (Burger et al., 2001 a,b).

Следует особо остановиться на сравнении роста детенышей экспериментальных и контрольной групп. Строго говоря, это сравнение не совсем корректно, так как хомячки последней группы находились на другой диете и сами наблюдения за ней проводили не синхронно с основными экспериментами. Однако оно все же интересно, так как дает представление о характере роста детенышей в норме и объясняет суть происходящих в экспериментальных группах процессов. На всем протяжении эксперимента детеныши контрольной группы уступали по массе тела хомячкам, росшим с самкой, что объясняется, очевидно, как большими дозами получаемого молока, так и избытком более калорийной пищи, которой обогащали рацион животных экспериментальных групп. Важность фактора пищи хорошо известна и не требует специальных обсуждений. Интересен факт снижения относительно прироста массы тела, отражающего скорость роста детенышей в норме, достигающего к возрасту 11 дней минимальных в сравнении с предшествующим периодом значений. Это может быть связано как с недостатком, в силу возрастающих потребностей подрастающих детенышей, материнского молока, так и с повышением энергозатрат на развитие. Так, именно в этом возрасте у детенышей хомячка Кэмпбелла открываются глаза, на этот период приходится возрастание двигательной активности, бурное созревание сенсорных и центральных систем, в том числе связанных с восприятием хемосенсорной информации (Васильева, 1990; Vasilieva, 1993; Apfelbach, Vasilieva, 1997; Apfelbach et al., 1998; Vasilieva et al., 2001). Хомячки начинают самостоятельно кормиться (хотя употребляют материнское молоко до рождения у матери следующего выводка и даже разделяют его с младшими сибсами), а масса ДМ и выделяемого ими секрета имеют в этом возрасте максимальные относительные значения (Соколов и др., 1993). Очевидно, что последующее возрастание темпов роста молодых особей с 11- до 19-дневного возраста связано уже с употреблением в значительных количествах отличной от материнского молока пищи.

Результаты настоящего исследования подтверждают, в частности, вывод о важной роли секрета ДМ как фактора, обеспечивающего выживаемость детенышей в период перехода их на

самостоятельное питание (Васильева, Феоктистова, 1993). Можно утверждать, что помимо этой важной функции секрета, являющегося источником комменсальной микрофлоры, участвующей в пищеварении и обладающей защитными свойствами (Феоктистова, 1994; Соколов и др., 1995), он может выполнять и функцию резервного источника питательных веществ для осиротевших детенышей. Очевидно, что гибель самки в естественных условиях – событие высоко вероятное. Описанное в данной работе явление может быть одним из факторов, обеспечивающих максимальную выживаемость детенышей и репродуктивный успех самца хомячка Кэмпбелла, вида, популяционная плотность которого в природе низка (Суров и др., 1989). Реализация данного механизма представляется высоко вероятной, так как прямые наблюдения в природе показали, что самец часто остается в норе самки с детенышами, метит их, продолжает проявлять заботу о них даже после выселения детенышей из материнской норы (Соколов, Васильева, 1993).

Полученные данные расширяют наши представления о спектре функций специфических кожных желез и свидетельствуют об их важной роли, вносящей весомый вклад в совокупную приспособленность. Очевидно, что возникновение и эволюция специфических кожных желез и маркировочного поведения, как и других морфофизиологических и поведенческих признаков, явились результатом компромисса между разнонаправленными тенденциями отбора, в том числе факторами, обеспечивающими выживание, и усилиями, затрачиваемыми на размножение (Trivers, 1972; Roff, 1992; Stearns, 1992; Emlen, 1997). Очевидно, что репродуктивный успех самцов с хорошо развитыми специфическими кожными железами как в результате повышения шансов их потомства на выживание, так и вследствие их предпочтения самками (Vasilieva, 1997) уравнивал на эволюционных весах высокую энергетическую “стоимость” продукции секрета и маркировочного поведения, что и обеспечило прогрессивное развитие этих экскреторных образований.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ (04-04-49190).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильева Н.Ю., 1990. Функция специфических кожных желез, функциональные и эволюционные аспекты маркировочного поведения грызунов на примере представителей п/сем. *Cricetinae*. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 28 с.

- Васильева Н.Ю., Феоктистова Н.Ю., 1993. Функция дополнительных мешочков в устье защечных мешков хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 6. С. 103–113.
- Воронцов Н.Н., 1982. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (*Cricetidae*) мировой фауны. Т. 3. Вып. 6. Ч. 1. Морфология и экология. М.: Наука. 451 с.
- Картавец Ю.Ф., Картавец И.В., Воронцов Н.Н., 1984. Популяционная генетика и геногеография диких млекопитающих. Сообщ. V. Генетическое расстояние между представителями разных родов палеарктических хомяков (*Rodentia, Cricetini*) // Генетика. Т. 20. № 6. С. 261–267.
- Кузнецова М.В., Васильева Н.Ю., 2003. Влияние секрета дополнительных мешочков в устье защечных мешков самцов хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) на скорость полового созревания детенышей // Зоол. журн. Т. 82. Вып. 12. С. 1506–1512.
- Литвинова Е.М., Васильева Н.Ю., 2004а. Индивидуальный запах тела у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*): I. Источники хемосигналов // Зоол. журн. Т. 83. № 7. С. 876–887.
- Литвинова Е.М., Васильева Н.Ю., 2004б. Индивидуальный запах тела у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*): II. Роль специфических кожных желез // Зоол. журн. Т. 83. № 9. С. 1–9.
- Соколов В.Е., 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., 1993. Поведение хомячка Кэмпбелла в природе: подтверждение теории сигнального биологического поля // ДАН РАН. Т. 332. Вып. 5. С. 667–670.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., 1995. Удаление среднебрюшной железы влияет на поведение и массу надпочечников хомячка Кэмпбелла: указание на наличие функциональной связи специфических кожных желез с нейро-эндокринной системой // ДАН РАН. Т. 340. Вып. 4. С. 571–574.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., Зинкевич Э.П., 1991а. Неизвестная ранее функция специфических кожных желез. Роль секрета среднебрюшной железы самцов хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) в регуляции созревания детенышей / Под ред. Соколова В.Е. Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука. С. 415–435.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., Демина Н.И., Феоктистова Н.Ю., 1991б. Дополнительные мешочки у устья защечных мешков хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) // ДАН СССР. Т. 316. Вып. 2. С. 479–483.
- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю., Васильева Н.Ю., 1993. Онтогенез дополнительных мешочков у устья защечных мешков хомячка Кэмпбелла: морфометрический анализ // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 6. С. 852–857.
- Соколов В.Е., Ушакова Н.А., Феоктистова Н.Ю., Васильева Н.Ю., 1995. Бактерии в секрете дополнительных мешочков в устье защечных мешков у хомячка Кэмпбелла // Микробиология. Т. 54. № 2. С. 216–221.
- Соколов В.Е., Скурлат Л.Н., Степанова Л.В., Сумина Е.Б., Шабаташ С.А., 1988. Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. М.: Наука. 280 с.
- Суров А.В., Васильева Н.Ю., Телицына А.Ю., Винн-Эдвардс К.Е., 1989. Характер сообществ грызунов северо-востока Убсунурской котловины // Многоотраслевое совещание стран – членов СЭВ. Тез. докл. Пушино. С. 33–36.
- Ушакова Н.А., Феоктистова Н.Ю., Колганова Т.В., Турова Т.П., 2004. *Microbacterium oxydans* – симбионт хомячка Кэмпбелла, обладающий пробиотическими свойствами // Прикл. биохимия и микробиология. Т. 40. № 6. С. 639–644.
- Феоктистова Н.Ю., 1994. Строение и функции специфических комплексов в углах рта у двух видов хомячков рода *Phodopus*. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. 26 с.
- Хруцова А.М., 2007. Роль специфических экскреторных образований кожи в регуляции развития хомячков р. *Phodopus*. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 26 с.
- Хруцова А.М., Парфенова В.М., Васильева Н.Ю., 2006. Влияние удаления дополнительных мешочков в устье защечных мешков родителей на скорость полового созревания детенышей у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 998–1006.
- Шилов И.А., 1997. Экология. М.: Высш. шк. 512 с.
- Apfelbach R., Vasilieva N.Y., 1997. Social olfactory imprinting in two dwarf hamster species and correlated neuronal developmental pattern. XXV Int. Ethol. Conf., Vienna, Austria // Adv. Ethol. V. 32. P. 35.
- Apfelbach R., Uhlmann T., Vasilieva N.Y., 1998. Are there parallels between the imprinting phases in ferrets and dwarf hamsters? 16. Ethologentreffen. 6. bis 11. September 1998 in Halle (Saale). Abstracts. Halle: Martin Luther Univ. P. 151.
- Apfelbach R., Schmidt U., Vasilieva N.Y., 2001. The secretion of the supplementary sacculi of the dwarf hamsters, *Phodopus campbelli* / Eds Marchlewska-Koj A., Lepri J.J., Müller-Schwarze D. Chemical Signals in Vertebrates IX. N.Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 347–352.
- Burger B.V., Smit D., Spies H.S.C., Schmidt C., Schmidt U., Telitsina A.Y., Grierson G.R., 2001a. Mammalian exocrine secretions XV. Constituents of secretion of ventral gland of male dwarf hamster, *Phodopus sungorus sungorus* // J. Chem. Ecol. V. 27. № 6. P. 1259–1276.
- Burger B.V., Smit D., Spies H.S.C., Schmidt C., Schmidt U., Telitsina A.Y., 2001b. Mammalian exocrine secretions

- XVI. Constituents of secretion of supplementary sacculi of dwarf hamster, *Phodopus sungorus sungorus* // J. Chem. Ecol. V. 27. № 6. P. 1277–1288.
- Emlen D.J., 2001. Costs and the Diversification of Exaggerated Animal Structures // Science. V. 291. № 5508. P. 1534–1536.
- Johnson R.P., 1973. Scent marking in mammals // Anim. Behav. V. 21. P. 521–535.
- Ralls K., 1971. Mammalian scent marking // Science. V. 171. P. 443–449.
- Roff D.A., 1992. The evolution of life history: Theory and analysis. N.Y.: Chapman and Hall. 535 p.
- Sokolov V.E., Vasilieva N.Yu., Zinkevich E.P., 1992. Influence of specific skin glands on the sexual maturation of male golden and Campbell's hamsters // Chemical Signals in Vertebrates / Eds Doty R., Müller-Schwarze D. New York; London: Plenum Press. P. 259–262.
- Stearns S.C., 1992. The Evolution of Life Histories. N.Y.: Oxford Univ. Press. 249 p.
- Trivers R.L., 1972. Parental investment and sexual selection / Sexual selection and the descent of man / Ed. Campbell B. Chicago: Aldine. P. 136–179.
- Vasilieva N.Y., 1993. Behavioral consequences of the short-term anosmia conducted at different periods of early postnatal ontogenesis in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*): Evidences for existence of the critical period of development // Intern. Conf. Hormones, Brain and Behavior. P. 187–188.
- Vasilieva N.Y., 1995. Social cues influencing sexual maturation in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*): The role for males' flank gland secretions, vaginal discharge and litter composition // Advances in the Biosciences. V. 93. Chemical Signals in Vertebrates VII / Eds Apfelbach R., Müller-Schwarze D., Reuter K., Weiler E. Oxford: Elsevier Press. P. 317–323.
- Vasilieva N.Y., 1997. Sexual selection and evolution of scent marking behavior in rodents. XXV Int. Ethol. Conf., Vienna, Austria // Adv. Ethol. V. 32. P. 35.
- Vasilieva N.Y., Lai S.-C., Petrova E.V., Johnston R.E., 2001. Species discrimination in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*) and Siberian hamsters (*Phodopus sungorus*). The role of crossfostering for species preference // Ethology. V. 107. № 3. P. 217–236.
- Wynne-Edwards K.E., 1987. Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: Pup survival under different paternity conditions // Ecol. Sociobiol. V. 20. P. 427–437.
- Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D., 1989. Differential effects of parental presence on pup survival in two species of dwarf hamsters (*Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*) // Physiol. Behav. V. 45. P. 465–469.

Nursing father – myth or reality? The role of secretions of father-male specific skin glands in survival and development of Campbell's hamsters juveniles (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905; Cricetidae, Rodentia)

N. Y. Vasilieva, A. M. Khrushchova

*Institute of Ecology and Evolution, RAS
119071 Moscow, Leninskii pr., 33
e-mail: nyv1@yandex.ru*

Biparental Campbell's hamster (*Phodopus campbelli*) were used for testing the hypothesis that secretions of father-male specific skin glands (midventral gland and additional sacculi) may promote juveniles survival in mother's absence. For the hypothesis testing, juveniles at age 7 or 8 days were left either with father or with mother till day 30, and their survival and growth rate were compared. Amongst males, there were 26 surgically operated specimens (with midventral gland and sacculi removed, group OP, rearing 128 juveniles) and 37 sham operated specimens (group SHAM, rearing 189 juveniles). Control group (where both parents were intact and present) consisted of 28 pairs with 166 juveniles. Separation from female-mother led to significant decrease in pups body weight during first days of experiment; this effect was more pronounced in OP group. The majority of OP pups (92.3% and 52.6% of those separated from mothers on 7th and 8th day, respectively) were to be returned to females due to emaciation threatening their lives ("lost"). In SHAM group the amount of "lost" pups was significantly lower (43.5 and 21.6% respectively, $P < 0.001$). The data obtained suggest that activity of father-male specific skin glands may be an important factor determining pups survival and growth. Apparently, the glands secretion can be a reserve source of nutritive material for deserted juveniles.