

УДК 599.323 57.024

ВЫРАЩИВАНИЕ ДЕТЕНЬШЕЙ ГРЫЗУНОВ В ПРИЕМНЫХ СЕМЬЯХ СВОЕГО И ДРУГИХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ: ВЫЖИВАНИЕ И ПРИЧИНЫ СМЕРТНОСТИ

© 2023 г. В. В. Стрельцов^а, *, М. В. Некрасова^а, **, А. Н. Мальцев^а,
А. А. Петрин^а, Е. В. Котенкова^а, ***

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

*e-mail: v.streltsov.95@gmail.com

**e-mail: smnvsb@gmail.com

***e-mail: evkotenkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 08.11.2022 г.

После доработки 15.01.2023 г.

Принята к публикации 15.01.2023 г.

Условия воспитания в раннем возрасте оказывают значительное влияние на последующее развитие, размножение и формирование особенностей поведения млекопитающих, в том числе грызунов. У большинства млекопитающих основным компонентом социальной среды в ранний период постнатального онтогенеза являются родители, в первую очередь кормящие самки. Поэтому одним из основных методов, позволяющих оценить влияние раннего опыта и материнской среды на формирование особенностей поведения и выбор полового партнера, служит выращивание детенышей млекопитающих в приемных семьях своего или других видов, даже далеких в таксономическом отношении. Воспитание приемных детенышей самками своего или другого вида используется для сохранения ценных видов животных. Это обуславливает необходимость разработки наиболее эффективных методов перекладывания потомства с максимальным выживанием молодняка. В связи с этим мы проанализировали выживаемость и возможные причины смертности детенышей ряда видов грызунов в приемных семьях млекопитающих своего и других видов. Мы проводили межвидовое и внутривидовое перекладывание детенышей домовых (*Mus musculus*) и курганчиковых (*Mus spicilegus*) мышей, желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) и серых крыс (*Rattus norvegicus*), а также помещение детенышей серых крыс в приемные семьи черных хорей (*Mustela putorius*). Как и при выкармливании собственного потомства, основные формы материнского поведения (“комплекс материнского поведения”) изученных видов по отношению к приемным детенышам при межвидовом перекладывании включаются и проявляются комплексно, если приемная мать принимает детенышей. Выживаемость приемного потомства зависит от степени таксономической близости родительских таксонов – наиболее высокий показатель наблюдался при перекрестном перекладывании между представителями видов, принадлежащих к надвидовому комплексу *Mus musculus* s. l., тогда как наиболее низкий – при перекладывании между представителями разных семейств и отрядов млекопитающих. Успешность выращивания приемных детенышей может определяться близким составом молока и длительностью лактации, сходством родительского поведения (в том числе степенью участия самца в воспитании потомства), схожими особенностями онтогенеза детенышей у близкородственных форм и существенным различием этих характеристик у видов, далеких в таксономическом отношении. Однако в том случае, если наблюдается сходство материнского поведения далеких в таксономическом отношении видов и с учетом пригодности молока, возможно успешное воспитание чужого потомства (например, выкармливание детенышей крыс самками черных хорей). По результатам анализа наших и литературных данных, к факторам, влияющим на выживаемость и смертность детенышей в приемных семьях, также можно отнести возраст детенышей на момент перекладывания, видоспецифические различия в запахе, уровень стресса матери и потомства, предшествующий опыт самки по выкармливанию своих и чужих детенышей и выраженность материнского инстинкта. Все это необходимо учитывать при использовании в экспериментальной работе метода перекрестного перекладывания детенышей.

Ключевые слова: млекопитающие, грызуны, куньи, размножение, перекрестное воспитание, материнская среда, выживаемость, смертность

DOI: 10.31857/S0044513423060132, EDN: YYINUY

В настоящее время существует большой массив данных, касающихся воздействия особенностей окружающей среды в раннем возрасте на последующее поведение и развитие млекопитающих (Alleva, d'Udine, 1987; Зорина, Смирнова, 2006; Burton, Metcalfe, 2014; Oddi et al., 2017). Большое число работ посвящено изучению влияния раннего опыта, условий существования и воспитания в раннем возрасте на последующее развитие, размножение и особенности тех или иных типов поведения и нейрофизиологии у разных видов животных, включая человека (см. обзоры Pryce, Feldon, 2003; Benzaken, 2006; Sloboda et al., 2011; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020). Наиболее эффективное обучение происходит в чувствительные периоды, обычно в раннем возрасте. Критические периоды – это особый класс чувствительных периодов, когда под воздействием условий воспитания могут происходить значительные и преимущественно необратимые изменения в работе мозга, но при определенных экологических условиях сохраняется возможность их частичного восстановления (Knudsen, 2004; McCarty, 2017). Воздействие социальной среды в ранний период постнатального онтогенеза – один из механизмов эпигенетического программирования разных аспектов поведения (Громов, 2020).

У большинства млекопитающих главным компонентом социальной среды в раннем возрасте являются родители, в первую очередь, кормящие самки. Поэтому одним из основных методов, позволяющих в дальнейшем оценить влияние раннего опыта и материнской среды на формирование и развитие поведения, служит перекрестное перекладывание потомства, обычно примерно одного возраста, между семьями или кормящими самками (Lohmiller, Swing, 2006; Luchetti et al., 2015; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020). В зависимости от поставленных целей перекладывают детенышей одного вида (внутривидовое перекладывание) между семьями близкородственных таксонов и даже далеких в таксономическом отношении видов (межвидовое перекладывание). При этом пометы меняют местами целиком или перемещают одного или нескольких детенышей определенного пола из одного выводка, потомство содержат только с приемной матерью или с двумя родителями (Barbazanges et al., 1996; Benus, Rondigs, 1996; Francis et al., 1999; McCarty, 2017; Котенкова и др., 2018).

Перекрестное воспитание детенышей при оценке влияния раннего опыта и материнской среды на поведение используется для следующих целей.

1. Выявление врожденных видоспецифических и приобретенных в результате воспитания особенностей поведения; наличия эпигенетиче-

ских воздействий на поведение животных (Huck, Banks, 1980, 1980a, 1980b; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020).

2. Оценка влияния на микроэволюционные процессы, в частности формирование механизмов прекопуляционной изоляции между близкородственными таксонами в ходе онто- и филогенеза (McCarty, Southwick, 1977; McDonald, Forslund, 1978; Котенкова и др., 2018; Kotenkova et al., 2019).

3. Выявление модификаций реакций в ответ на кон- и гетероспецифические сигналы (акустические, визуальные, обонятельные) под влиянием раннего опыта (Kikusui et al., 2011; Котенкова и др., 2017).

4. Оценка роли импринтинга (запечатления фенотипов) в раннем возрасте и разграничение импринтинга и других форм обучения (например, классического обусловливания – положительного условного рефлекса на кормление молоком) в формировании тех или иных поведенческих реакций (Beauchamp, Wellington, 1981).

5. Формирование распознавания родственных и неродственных особей в раннем постнатальном онтогенезе (Porter et al., 1983; Mateo, Johnston, 2000, 2003; Mateo, 2002; Mateo, Holmes, 2004).

6. Оценка изменения (как правило, возрастание) обонятельной чувствительности к химическим сигналам при экспозиции в раннем возрасте (Voznessenskaya et al., 1995).

7. Выявление границ критических периодов при запечатлении сигналов или иных формах обучения в раннем возрасте (Соколов и др., 1996; Voznessenskaya et al., 1999).

Все перечисленные выше направления исследований непосредственно связаны с концепцией пластичности развития (developmental plasticity, Bateson et al., 2004).

Воспитание детенышей приемными родителями также позволяет прояснить вопросы, связанные с концепцией программирования развития (developmental programming, Taylor, Poston, 2007). Помимо этого, выращивание потомства разных видов в приемных семьях используется для сохранения особо ценных животных, если мать отказывается их выкармливать, выравнивания числа потомков в пометах и для других целей (Lohmiller, Swing, 2006).

Воспитание детенышей в семьях или самками других видов, а в ряде работ и перекрестное воспитание, было использовано в исследованиях с различными видами млекопитающих. Наиболее часто подобные эксперименты ставятся на лабораторных мышках *Mus musculus* (Bartolomucci et al., 2004; Priebe et al., 2005; Hager et al., 2009; Lu et al., 2009; Hickman, Swan, 2011; Luchetti et al., 2015) и крысах *Rattus norvegicus* (Denenberg et al., 1963; Crofton et al., 2000; Gomez-Serrano et al., 2001;

Wigger et al., 2001; Howells et al., 2009). Неоднократно проводили эксперименты по перекладыванию детенышей лабораторных и отловленных в природе домовых мышей серым крысам; хомякам родов *Baiomys* и *Peromyscus*; курганчиковым мышам (*Mus spicilegus*) (Quadagno, Banks, 1970; Соколов, Котенкова, 1987; Wuensch, 1992; Котенкова и др., 2018; Kotenkova et al., 2019). В других исследованиях использовали сирийских хомячков (*Mesocricetus auratus*), выращенных самками серых крыс и хомячков Брандта (*Mesocricetus brandti*) (Murphy, 1980; Surov et al., 2001). В аналогичных экспериментах были использованы также детеныши представителей других видов грызунов: двух видов леммингов – *Dicrostonyx groenlandicus* и *Lemmus trimucronatus* (Huck, Banks, 1980, 1980a, 1980b); ряда видов полевок – горной (*Microtus montanus*) и серохвостой (*M. canicaudus*) полевок (McDonald, Forslund, 1978), пенсильванской (*M. pennsylvanicus*) и прерийной (*M. ochrogaster*) полевок (McGuire, Novak, 1987), рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) (Kruczek, 2007); нескольких видов неотомовых хомячков – белонного (*Peromyscus leucopus*), калифорнийского (*P. californicus*), оленьего (*P. maniculatus*) и южного кузнечикового (*Onychomys torridus*) (McCarty, Sowthwick, 1977, 1979; Hawkins, Cranford, 1992; Bester-Meredith, Marler, 2001, 2003); джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) и хомячка Кэмпбелла (*P. campbelli*) (Vasilieva et al., 2001); морских свинок *Cavia aperea porcellus* и *C. aperea* (Rehling, Trillmich, 2008).

Как следует из приведенного здесь перечисления, возможно успешное выкармливание детенышей в семьях представителей как близкородственных, так и относительно далеких в систематическом отношении видов. Однако авторы далеко не всегда приводят в работах данные о выживаемости и смертности перекрестно-воспитанных особей. В некоторых случаях указывается, что детеныши, выращенные гетероспецификами, развиваются хуже, чем выкормленные представителями своего вида, сообщается об их повышенной смертности (McCarty, Sowthwick, 1979; Huck, Banks, 1980; Taggart et al., 2010). В ряде работ рассматривается влияние самой процедуры перекрестного перекладывания потомства из одной семьи в другую, причем иногда многократного (Luchetti et al., 2015). По ряду показателей (уровню стресса на основании оценки уровня кортикостерона, социальному поведению молодых особей, эмоциональности) перекрестно-воспитанные детеныши не отличались от контрольных. Однако у них выявлены повышенный уровень акустических дистресс-сигналов и измененная респираторная реакция на 6% CO₂ в воздухе при дыхании по сравнению с контрольной группой (Luchetti et al., 2015). В других работах отмечается возможное влияние стресса при перекрестном перекладывании детенышей мышей на поведение и физиоло-

гические показатели. У перекрестно-воспитанных лабораторных мышей выявлены нарушения эмоциональности в возрасте восьми недель, которые могут быть связаны с секрецией серотонина (Lu et al., 2009). Изменение стрессоустойчивости и базального уровня кортикостерона у взрослых самцов в том случае, если родительские линии домовых мышей различались по особенностям материнского поведения, эмоциональности и реакции на стресс, косвенно указывает на важность поведения самок по отношению к потомству (Priebe et al., 2005).

При этом известны и положительные эффекты воспитания потомства в приемных семьях. Перекрестно-воспитанные самцы демонстрировали более высокий уровень исследовательской активности и сниженный уровень беспокойства в тестах “открытого поля” (Reading, 1966; Bartolomucci et al., 2004). Однако в публикациях, специально посвященных влиянию воспитания детенышей приемными родителями на их выживание и развитие, оцениваются результаты внутривидового перекладывания между лабораторными линиями домовых мышей либо перекладывания в приемные семьи мышей той же линии (Bartolomucci et al., 2004; Priebe et al., 2005; Lu et al., 2009; Hickman, Swan, 2011; Luchetti et al., 2015), в то время как в работах по исследованию влияния раннего опыта на разные выше перечисленные аспекты поведения и развития молодняка – результаты перекладывания другим видам. Вероятно, межвидовое перекрестное воспитание оказывает более сильное воздействие на детенышей, чем внутривидовое, что можно объяснить существенными отличиями материнской среды при выращивании самками-гетероспецификами. Тем не менее общие рекомендации, в частности касающиеся возраста детенышей или дизайна эксперимента, необходимо учитывать не только при внутривидовой, но и при межвидовой перекладке.

Таким образом, выращивание детенышей представителями других видов, в т. ч. и методика перекрестного воспитания, широко применяется в фундаментальных исследованиях по изучению влияния раннего опыта и материнской среды на разные аспекты поведения и развития животных. Все вышеизложенное определяет необходимость разработки наиболее эффективных приемов перекладывания потомства для обеспечения максимального выживания молодняка. В связи с этим мы проанализировали выживаемость детенышей и возможные причины их смертности на основании наших исследований по воспитанию ряда видов грызунов другими видами млекопитающих.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты по перекладыванию детенышей и воспитанию их приемными родителями

проведены с 2016 по 2022 гг. Данные о меж- и внутривидовом перекладывании потомства для разных видов грызунов и черных хорей приведены в табл. 1, 2, 3. Все перечисленные особенности состава вновь сформированных семейных групп и их содержания определялись целями экспериментов. Эти эксперименты проводили с особями, воспитанными другими видами.

Экспериментальные группы животных и условия их содержания

Домовые мыши. Опыты с домовыми мышами (*Mus musculus sensu lato*) проводили с 2016 по 2022 гг. При межвидовом перекладывании детенышей в возрасте 1–6 сут помещали к кормящим самкам или паре родителей близкого вида. То есть мышат домовых мышей (*M. m. wagneri*, или *M. m. musculus*, или потомство белых лабораторных мышей) перекладывали либо в семьи, либо к кормящим самкам курганчиковых мышей (*M. spicilegus*), а детенышей курганчиковых мышей – к самкам домовых мышей. Всего переложены детеныши из 24 пометов, из них для трех пометов провели внутривидовое перекладывание, для двух пометов – перекладывание гибридного потомства и для 19 пометов – межвидовое перекладывание. Детеныши были получены от 11 пар *M. m. wagneri*, 12 пар *M. spicilegus*, 1 пары *M. m. musculus*, 1 пары белых лабораторных мышей, 1 пары: самка *M. spicilegus* × самец C57Bl, 1 пары: самка C57Bl × самец *M. spicilegus*. Эти пары, а в некоторых случаях кормящие самки из перечисленных выше пар, были приемными родителями. Иногда самцов оставляли с кормящими самками (в опытах, где перекладывали только самцов, при этом в семьях оставались свои детеныши-самки, табл. 1). При перекладывании пометов полностью самцов отсаживали от самок за 2–3 дня до рождения выводков, своих детенышей с приемными матерями не оставляли. При этом пометы меняли местами целиком, независимо от числа детенышей и их полового состава, однако в каждом из переложённых пометов были как самцы, так и самки. Детенышей содержали с приемными родителями до 4-недельного возраста.

Мышей содержали в изолированных от других грызунов помещениях, в стандартных пластмассовых кюветах размером 40 × 30 × 15 см, с крышкой из металлической решетки. В рацион грызунов входили овес, морковь, комбикорм для грызунов, капуста, творог. В качестве подстилки и гнездового материала использовали древесные опилки, картон и вату. Каждые два дня оценивали репродуктивное состояние самок. В случае обнаружения беременности наличие/отсутствие потомства проверяли ежедневно. Дату рождения детенышей определяли с точностью до 1 сут. Успешно выкормленными считали детенышей,

доживших с приемными родителями до 30-дневного возраста (табл. 1).

Желтые пеструшки и серые крысы. Проведены эксперименты по перекладыванию детенышей желтых пеструшек (*Eolagurus luteus*) в семьи серых крыс (*Rattus norvegicus*) и потомства крыс пеструшкам. Детеныши пеструшек получены от 8 пар в период с января по октябрь 2022 г. Приемными матерями были 6 самок лабораторных крыс “капюшонного” окраса и 3 самки лабораторных крыс окраса “агути”. Каждая самка капюшонной крысы и одна из самок серой крысы содержалась в паре с определенным самцом; две самки “агути” приносили потомство от одного и того же самца, поочередно подсаживаемого к каждой из них. Суммарно к капюшонным крысам переложено 20 детенышей пеструшек из 11 пометов, к серым крысам – 13 детенышей из 6 пометов. Обычно крысам подкладывали по два, реже по одному (в двух экспериментах – 3 и 4 детеныша, соответственно) детенышу пеструшки в возрасте от 0 до 9 сут. Детеныши крыс значительно крупнее, имеют удлинённые хвосты, хвост у детенышей пеструшек сильно укорочен, что позволяет надежно различать детенышей этих видов. Одновременно с детенышами пеструшки выкармливали собственных, их число варьировало от 1 до 7. Суммарное их число составляло 36 у капюшонных и 21 у серых крыс. Возраст потомства крыс на момент перекладывания детенышей пеструшек составлял от 0 до 7 сут (табл. 2).

Кроме того, было проведено 2 эксперимента по перекрестному внутривидовому перекладыванию потомства желтых пеструшек, полученного от четырех разных пар. В обоих экспериментах число детенышей в одном из выводков составляло 5, в другом – 4, при этом было переложено по два детеныша из каждого помета. Возраст детенышей на момент перекладывания составлял 3–6 сут (табл. 2).

С января по июль 2022 г. было проведено 6 экспериментов по перекладыванию детенышей крыс 5 парам желтых пеструшек. Всего было использовано 14 детенышей, полученных от 3 самок крыс “капюшонного” окраса и 2 самок окраса “агути”. Число крысят, переложённых пеструшкам, варьировало от 1 до 5. Возраст крысят составлял 0–5 сут. При этом детеныши пеструшек, находившиеся с родителями на момент перекладывания крысят, были в возрасте от 0 до 9 сут. Общее число детенышей пеструшек, выкармливаемых одновременно с потомством крыс, составляло 7 (по 1–2 в каждом выводке, табл. 2).

Желтые пеструшки и серые крысы содержались в пластмассовых клетках (кюветах) размером 54 × 32 × 20 см, закрытых сверху металлической решеткой. В рацион пеструшек входили морковь, овес, ветви и листья ивы, одуванчик,

Таблица 1. Выживаемость и смертность потомства при межвидовом и внутривидовом перекладывании детенышей у домовых мышей

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложенных детенышей	Возраст детенышей у приемных родителей	Число и пол переложенных детенышей			Число и пол выкормленных детенышей			Число погибших	Число пометов	Причины смертности
			самцов	самок	пол не установлен	самцов	самок	пол не установлен			
	Не более 1 сут	1–2 сут	5	0	0	3	0	0	2	2	Один помет съеден приемной матерью
	2–3 сут	1 сут	3	0	0	1	0	0	2	1	**
<i>M. m. wagneri</i> к <i>M. spicilegus</i>	4–6 сут	2–6 сут	14	6	0	9	4	0	7*	5	Один помет не выкормлен приемной матерью, в двух пометах причины гибели детенышей не известны
	2–3 сут	1 сут	14	0	0	13	0	0	1	4	**
<i>M. spicilegus</i> к <i>M. m. wagneri</i>	2–3 сут	2–3 сут	6	0	0	2	0	0	4	2	3 самца из одного помета съедены приемной самкой, в одном помете погиб 1 самец, причины гибели не известны
	2–3 сут	5–6 сут	4	3	0	4	3	0	0	1	–
<i>M. m. musculus</i> к <i>M. spicilegus</i>	1–2 сут	2–3 сут	0	0	8	1	2	0	5*	1	**
	2–3 сут	1–2 сут	4	2	0	4	2	0	0	1	–

Таблица 1. Окончание

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложенных детенышей	Возраст детенышей у приемных родителей	Число и пол переложенных детенышей			Число и пол выкормленных детенышей			Число погибших	Число пометов	Причины смертности
			самцов	пол не установлен	самок	самцов	пол не установлен	самок			
<i>M. m. wagneri</i> к <i>M. m. wagneri</i>	2–3 сут	2–3 сут	0	0	7	0	0	7	0	1	–
	5–6 сут	5–6 сут	4	4	0	3	4	0	1	2	Одна приемная мать покусала одного детеныша сразу после перекладки, он погиб
Белые лабораторные мыши к <i>M. spicilegus</i>	3–4 сут	3–4 сут	0	0	3	0	0	3	0	1	–
<i>M. spicilegus</i> к белой лабораторной мыши	2–3 сут	2–3 сут	4	0	0	1	0	0	3	1	**
Самка <i>M. spicilegus</i> × самец линии С57В1 к паре самка линии С57В1 × самец <i>M. spicilegus</i>	3–4 сут	5–6 сут	0	0	3	1	1	0	1	1	**
Самка линии С57В1 × самец <i>M. spicilegus</i> к паре самка × самец линии С57В1	5–6 сут	3–4 сут	4	2	0	4	2	0	0	1	–

Примечания. * Пол погибших детенышей не был установлен.
 ** Причины гибели детенышей точно не установлены.
 Прочерк – гибель детенышей отсутствовала.

Таблица 2. Выживаемость и смертность переложенного потомства в экспериментах со степными пеструшками, серыми крысами и черными хорьями

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложенных детенышей	Возраст детенышей у приемных родителей	Число и пол переложенных детенышей				Число и пол выкормленных детенышей			Число погибших	Число пометов	Причины смертности
			самцов	самок	пол не установлен	пол	самцов	самок	пол не установлен			
Желтые пеструшки (<i>Eolagurus luteus</i>) к лабораторным капшононным крысам (<i>Rattus norvegicus</i>)	0–3 сут	0–7 сут	2	3	7	2	3	1	1	6*	5	6 детенышей съедены приемными родителями в возрасте 4–9 сут, возможно, погибли раньше
	4–5 сут	0–5 сут	1	1	4	1	1	2	2	2*	4	Один детеныш пал в возрасте 5 суток, обнаружен целый труп. 2-й детеныш, предположительно, съеден в возрасте 8 сут
	9 сут	1 сут	1	0	1	1	0	0	0	1*	1	Один детеныш, предположительно, съеден приемными родителями в возрасте 13 сут. У выжившего отсутствовала одна передняя лапа
Желтые пеструшки (<i>Eolagurus luteus</i>) к лабораторной линии серых крыс (<i>Rattus norvegicus</i>)	0–3 сут	0–4 сут	3	2	5	3	2	0	0	5*	4	В первом эксперименте 1 детеныш, предположительно, съеден приемными родителями в возрасте 11 сут. В эксперименте с перекладыванием крысы 4 детенышей один найден мертвым без следов повреждений в возрасте 6 сут, 3 других детеныша не обнаружены к 12-м сут (возможно, погибли)
	4 сут	4 сут	1	0	0	1	0	0	0	0	1	–
	7 сут	1 сут	1	0	1	1	0	1	0	0	1	–

Таблица 2. Окончание

Видовая принадлежность биологических и приемных родителей	Возраст переложенных детенышей	Возраст детенышей у приемных родителей	Число и пол переложенных детенышей			Число и пол выкормленных детенышей			Число погибших	Число пометов	Причины смертности
			самцов	самок	пол не установлен	самцов	самок	пол не установлен			
Серые крысы (<i>Rattus norvegicus</i>) к желтым пеструшкам (<i>Eolagurus luteus</i>)	0–5 сут	0–9 сут	0	0	14	0	0	0	14*	6	Ни один крысенок не выжил. Вероятно, погибли из-за недостаточного питания
Желтые пеструшки (<i>Eolagurus luteus</i>) к <i>Eolagurus luteus</i>	3–6 сут	3–6 сут	6	5	1	6	5	1	0	4	–
Лабораторные капюшонные крысы (<i>Rattus norvegicus</i>) к черным хорям (<i>Mustela putorius</i>)	5–10 сут	10–12 сут	16	0	0	4	0	0	12	15	В 5 случаях детеныши крыс загрызены (поедание не наблюдали) самками хорей сразу после подкладывания, в 7 случаях детеныши не обнаружены на 3–12-е сут (причина не установлена)

Примечания. * Пол погибших детенышей не был установлен.
 ** Причины гибели детенышей точно не установлены.
 Прочерк – гибель детенышей отсутствовала.

Таблица 3. Результаты экспериментов с помещением детенышей серой крысы в приемные семьи черного хоря

Год проведения эксперимента	Номер самки черного хоря	Число щенков хоря в выводке, в скобках – число самцов и самок	Возраст детеныша крысы, дни	Возраст щенков хоря, дни	Результат эксперимента
2020	18-I	6 (3/3)	5	10	Детеныш успешно выкормлен
2021	20-XIV-1	2 (0/2)	8	11	Детеныш успешно выкормлен
2021	20-XXVI	4 (0/4)	9	12	Детеныш успешно выкормлен
2021	19-XIII	6 (4/2)	5	10	Детеныш успешно выкормлен
2021	20-XV-T	12 (7/5)	5	11	Детеныш убит сразу
2021	19-XII	5 (3/2)	9	10	Детеныш убит сразу
2021	20-XIV-2	2 (1/1)	6	10	Детеныш не обнаружен на 8-й день
2021	20-XIV-2	2 (1/1)	7	18	Второй детеныш, помещенный в выводок, не обнаружен на 4-й день
2022	20-XIV-2	3 (1/2)	7	11	Детеныш убит сразу
2022	19-II	6 (2/4)	10	10	Детеныш убит сразу
2022	20-XXI	5 (1/4)	6	12	Детеныш убит сразу
2022	19-I	7 (4/3)	5	12	Детеныш не обнаружен на 5-й день
2022	21-XXIX	5 (3/2)	10	11	Детеныш не обнаружен на 3-й день
2022	19-XIII	8 (2/6)	5	10	Детеныш не обнаружен на 9-й день
2022	21-XXX	6 (4/2)	6	12	Детеныш не обнаружен на 12-й день
2022	20-XXIII	4 (2/2)	8	11	Детеныш не обнаружен на 7-й день

клевер и другие травянистые растения по сезону; в рацион крыс – морковь, комбикорм для грызунов, подсушенный хлеб, творог и отварное куриное мясо. В качестве подстилки и гнездового материала использовались древесные опилки, сено, мягкая бумага и картон, в зимний период – вата. Два раза в неделю производилась проверка репродуктивного состояния экспериментальных самок, после регистрации беременности проверка самок на наличие у них потомства проводилась каждый день. Определялись точная дата рождения и количество родившихся детенышей в каждом из выводков. Успешно выкормленными считались переложенные детеныши пеструшек, достигшие возраста 20 сут, и детеныши крыс, достигшие 30 сут.

Серые крысы и черные хори. Эксперименты с подкладыванием самок капюшонных лабораторных крыс в выводки черного хоря (*Mustela putorius*) проводили в 2020–2022 годах. Приемными матерями были самки хоря, содержащиеся без самцов. В помёт черного хоря подкладывали одного крысенка в возрасте 5–10 сут, при этом

возраст щенков хоря составлял 10–12 сут. Число щенков хоря в помёте на момент подкладывания детеныша крысы у разных самок колебалось от 2 до 12, потомство включало как самцов, так и самок, за исключением двух помётов, в которых были только самки (табл. 3).

Черные хори содержались в вольерах размером $1.8 \times 1.8 \times 2.1$ м, с земляным полом, либо в клетках, состоявших из сетчатого выгула размером $40 \times 95 \times 40$ см и прикрепленного к нему деревянного домика. В вольере находилось убежище в виде деревянного ящика с круглым входом и съёмной крышкой. В каждой клетке и каждом вольере была кювета с водой. В качестве подстилки и гнездового материала использовались опилки и сено. Рацион животных состоял из куриного фарша.

Репродуктивное состояние самок определялось по состоянию петли. Если через 2–3 дня после спаривания петля начинала уменьшаться, самка считалась покрытой. За 5–6 дней до предполагаемых родов проводился ежедневный осмотр гнезда. Определялась точная дата рождения, ко-

личество и пол родившихся детенышей в каждом выводке. После подкладывания осмотр проводили также ежедневно, контролируя получение крысятами молока. Самки, принявшие крысят, через 14–16 дней перемещались в вольеру площадью 36 м². В ней находились убежище, кювета с водой и различные коряги. Успешно выкормленные детеныши крыс находились в приемной семье до 3-месячного возраста, затем выводок рассаживали. В природных условиях выводки черного хоря начинают распадаться в начале сентября, а последние встречи одновременно нескольких зверьков относятся к концу октября (Данилов, Русаков, 1969; Данилов, Туманов, 1976).

Дизайн экспериментов

Процедура подкладывания потомства мышей к приемным родителям была следующей: пометы целиком удаляли из клеток, помещали на 20–40 мин в пластмассовые чашки диаметром 10 см (в ряде случаев специально подогреваемые, чтобы предотвратить охлаждение детенышей) с гнездовым материалом приемных родителей. После чего пометы или отдельных детенышей помещали в гнездо приемных родителей и наблюдали за их поведением по отношению к мышатам в течение 1–2 ч. Аналогичным способом проводили и внутривидовое перекладывание. Затем ежедневно в течение 5 дней клетки проверяли на наличие детенышей. Через 5 дней проверки осуществляли каждые 2 дня.

Перекладывание детенышей желтых пеструшек в приемные семьи своего вида и семьи серых крыс также проводили по стандартной методике: детенышей изымали у биологических родителей и помещали на 30–40 мин на подстилку, взятую из клетки приемных; одновременно с ними на подстилке находились детеныши из выводка приемных родителей; затем детенышей помещали в приемные семьи. Взрослый самец на момент перекладывания потомства обычно находился с самкой и детенышами. В двух экспериментах с капюшонными крысами самец был отсажен и возвращен в семью на следующий день после помещения в нее детенышей пеструшек. В экспериментах с двумя самками серых крыс использовали одного самца: сначала его подсаживали к одной из самок, а на момент рождения у нее детенышей этого самца пересаживали ко второй самке. Регистрировали реакцию самки на приемных детенышей сразу после их перекладывания. Позже периодически проводили наблюдения за взаимодействием родителей со своими и приемными детенышами. Фиксировали наличие или отсутствие агрессии родителей по отношению к потомству.

В экспериментах с помещением крысят к самкам черного хоря, предварительно перед процедурой перекладывания, самку изолировали от ее

выводка. После этого на детеныша крысы наносили запах подстилки из гнезда хорей и помещали к щенкам хоря. Через 30 мин возвращали самку и наблюдали за ее поведением по отношению к детенышам. Затем каждые 3 дня проводили часовые наблюдения за самкой и детенышами, пока щенки хоря не достигали 3-месячного возраста.

Условия содержания животных, а также экспериментальные процедуры не нарушали правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000–496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

Проведение экспериментов одобрено комиссией по биоэтике ИПЭЭ РАН (номер протокола 39 от 27.07.2020).

Статистическая обработка данных

Для сравнения числа успешно выкормленных и погибших детенышей в приемных семьях при разных вариантах перекладывания использовали точный двусторонний тест Фишера (табл. 4), программа Statistica 13.

Для оценки возможного влияния различных факторов на успешность выживания детенышей мышей при перекладывании была составлена матрица, отражающая результат перекладки для каждого отдельного детеныша в виде двоичного исхода (выжил/погиб – зависимая переменная). В качестве группирующих факторов выступали варианты перекладывания (каждый из которых определялся уникальным сочетанием вида биологических и приемных родителей), пол приемного детеныша, его возраст, возраст детенышей у приемных родителей, отношение возраста перекладываемого детеныша и возраста мышат у приемных родителей (младше/одинаковый/старше), а также общее количество перекладываемых в конкретном варианте мышат. При этом использовали данные по 91 зверьку, переложеному между “чистыми” видами. Данные по перекладыванию между гибридами не включали. Для анализа данных использовали модуль обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLM) для биномиального распределения в программе Statistica 10.0. Для окончательного анализа выбрали три фактора – вариант перекладывания, соотношение возрастов переложённых и родных мышат и пол детенышей, что определялось полнотой данных по этим показателям. Значимость эффектов оценивали на основе теста отношения правдоподобия (Likelihood ratio test, LR, табл. 5).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В табл. 1, 2 обобщены полученные нами результаты перекрестного межвидового и внутри-

Таблица 4. Сравнение числа выживших и погибших детенышей грызунов в приемных семьях при разных вариантах меж- и внутривидовых перекладываний (точный двусторонний тест Фишера)

Сравниваемые выборки	Общее число переложённых детенышей	Число выживших детенышей	Число погибших детенышей	Результаты статистического анализа (точное двустороннее p -значение)
1. Все варианты внутривидовых перекладываний (в т. ч. между семьями желтых пеструшек) и перекладываний внутри надвидового комплекса <i>Mus musculus s. lato</i> 2. Все варианты перекладываний между представителями разных семейств и отрядов	1. 125 2. 63	1. 98 2. 23	1. 27 2. 40	* ($p < 0.05$)
1. Все варианты межвидовых перекладываний детенышей мышей 2. <i>E. luteus</i> к <i>R. norvegicus</i>	1. 92 2. 33	1. 67 2. 19	1. 25 2. 14	NS ($p = 0.13$)
1. Межвидовые перекладывания детенышей мышей. 2. Внутривидовые перекладывания детенышей мышей	1. 92 2. 16	1. 67 2. 15	1. 25 2. 1	NS ($p = 0.11$)
1. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. spicilegus</i> 2. <i>M. spicilegus</i> к <i>M. m. wagneri</i>	1. 31 2. 40	1. 19 2. 35	1. 12 2. 5	* ($p = 0.013$)
1. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. spicilegus</i> 2. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. m. wagneri</i>	1. 31 2. 15	1. 19 2. 14	1. 12 2. 1	* ($p = 0.035$)
1. <i>M. spicilegus</i> к <i>M. m. wagneri</i> 2. <i>M. m. wagneri</i> к <i>M. m. wagneri</i>	1. 40 2. 15	1. 35 2. 14	1. 5 2. 1	NS ($p = 1$)
1. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши того же возраста, что собственные детеныши самки) 2. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши старше собственных детенышей самки).	1. 62 2. 30	1. 44 2. 28	1. 18 2. 2	* ($p = 0.015$)
1. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши того же возраста, что собственные детеныши самки). 2. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши младше собственных детенышей самки)	1. 62 2. 12	1. 44 2. 10	1. 18 2. 2	NS ($p = 0.49$)
1. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши старше собственных детенышей самки) 2. Перекладывания детенышей мышей (приемные детеныши младше собственных детенышей самки)	1. 30 2. 12	1. 28 2. 10	1. 2 2. 2	NS ($p = 0.56$)

Примечания. * Различия достоверны, NS – недостоверно.

Таблица 5. Результаты моделирования влияния факторов (вариант перекладывания, соотношение возрастов переложённых/родных мышат, пол детёнышей) и взаимодействия этих факторов на выживание детёнышей мышей

Модель	Степени свободы	Логарифм правдоподобия	χ^2	<i>p</i>
Сводный член	1	–55.3321		
Комбинация видов (1)	5	–47.3251	16.01405	0.006804**
Соотношение возрастов приемного и родных детёнышей (2)	2	–46.3676	1.91499	0.383854
Пол приемного детёныша (3)	1	–44.6084	3.51836	0.060692
Взаимодействие факторов	2	–36.0334	17.14993	0.000189***
1 * 2				
1 * 3	1	–34.4409	3.18515	0.074310
2 * 3	0	–34.4409	0.00000	
1 * 2 * 3	1	–34.4409	0.00000	0.999928

Примечания. Критерий отношения правдоподобия – тип 1. Распределение: биномиальное, функция связи: логит. Моделируемая вероятность – результат выживания.

видового перекладывания детёнышей у близкородственных видов домашних мышей, лабораторных крыс, желтых пеструшек и черных хорей.

Домовые мыши. У домашних мышей (*M. musculus s. lato*) всего переложено 100 детёнышей (63 самца, 18 самок и у 19 пол не был определен) в возрасте от 1 до 6 суток, из них 15 детёнышей (4 самца, 4 самки и 7 особей неустановленного пола) были подложены родителям того же вида, 76 детёнышей (54 самца, 11 самок и 11 особей неустановленного пола) – самкам других видов, а 9 детёнышей (5 самцов, 3 самки, 1 особь неустановленного пола) переложены между парами от скрещиваний двух видов (*M. spicilegus* и лабораторных мышей линии C57Bl) (табл. 1).

Из общего количества переложённых детёнышей приемные матери выкормили 74, при этом 26 погибли в результате каннибализма со стороны приемных матерей или по другим причинам. Общая доля успешного выращивания – 74%. При внутривидовом перекладывании доля успешно выкормленных детёнышей составила 93.3% (выжило 14 из 15 детёнышей) – самый высокий показатель из всех вариантов перекладывания. Самая низкая доля выкормленных детёнышей была при межвидовом перекладывании – 68.4% (52 из 76). При перекладывании детёнышей гибридов успешность выживания была достаточно высокой, из 9 мышат успешно выжили 8, т.е. 88.9%. При межвидовом перекладывании самки разных видов с неодинаковым успехом выращивали приемные выводки. Самкам *M. spicilegus* за все время было переложено 39 детёнышей, из которых были успешно выращены 23, что составляет 59%. Самкам *M. m. wagneri* было переложено в общей слож-

ности 27 детёнышей от других видов и подвидов. Из этого количества успешно выращены 22, или 81.5%. Другими формами мышей, которым подкладывали потомство гетероспецификов, были *M. m. musculus* и белые лабораторные мыши. Для первых успешность воспитания приемных детёнышей составила 100% (6 из 6 подложенных выжили), а для вторых этот показатель составил только 25% (выжил один из четырех мышат). В обоих рассматриваемых случаях объем выборки недостаточен для статистического сравнения. Успешность при разных вариантах перекладки гибридов различалась. В варианте, когда гибридов принимала самка C57Bl, успех составлял 66.7% (выжили 2 из трех переложённых детёнышей). При перекладке гибридов к самке *M. spicilegus* успешно были выкормлены все 6 детёнышей – 100%.

Выживаемость приемного потомства в значительной мере зависела от возраста в момент перекладывания. Наименьший успех выращивания был в случае, если возраст составлял до 1–2 сут: погибли 53.9% детёнышей (7 из 13). Со 2–3-го дня доля гибели потомства сократилась и составила 25% (10 из 40), на 3–4 сутки – 0%, а на 5–6 сутки – 35% (7 из 20). Другой фактор, оказывающий влияние на успех выращивания, – возраст детёнышей у самки-реципиента. Наиболее подходящим был возраст до 1–2 сут – доля погибших приемных детёнышей составляла 17.9% (5 из 28). При этом самым критичным временем для самок-реципиентов оказался срок 2–3 сут – смертность приемных детёнышей составила 66.7% (12 из 18).

В тех случаях когда самки не принимали подложенных детёнышей, у них проявлялись ярко

выраженное беспокойство (бегали по всей клетке, подходили к гнезду и принохивались издали) и закапывание детенышей. После чего самки могли либо не кормить их, либо загрызть и в большинстве случаев поедали убитых ими мышат.

Желтые пеструшки и крысы. Суммарное число желтых пеструшек, успешно выкормленных капюшонными крысами, составило 4 самки, 4 самца и 3 особи неустановленного пола (не были отсажены от приемных родителей, погибли в возрасте 20–23 дней); число пеструшек, выкормленных серыми крысами (окрас “агути”), – 4 самца, 3 самки и 1 особь неустановленного пола (погибла в результате агрессии приемных родителей в возрасте 21 дня). Соответственно, погибли 9 особей у капюшонных и 5 особей у серых крыс. Выживаемость детенышей желтых пеструшек в семьях капюшонных крыс составляла 55%, в семьях серых крыс – 62%. При этом среди пеструшек, переложённых крысам в возрасте 0–3 сут, число выживших составляло 10, погибших – 11. Среди пеструшек, переложённых в возрасте 4–5 сут, выкормленных было 4, погибших – 2. И наконец, среди особей, переложённых в возрасте 7–9 сут, выживших было 3, погибшая – одна.

Погибшие особи пеструшек, переложённых в возрасте 0–4 сут, на момент гибели, предположительно, достигли возраста 4–12 дней. Трупы чаще всего не были обнаружены (возможно, съедены приемными родителями уже после гибели), лишь два раза в пометах, выкармливаемых разными самками крыс, были найдены свежие трупы без следов повреждений (возраст – 5 и 6 сут). Из 2-х пеструшек, переложённых к одной из пар капюшонных крыс в возрасте 9 сут, один детеныш был съеден, предположительно в возрасте 13 дней, он был более слабым, возможно, приемная мать ранее перестала его кормить. У самца, успешно выкормленного этой самкой, отсутствует левая передняя лапа.

Все 8 детенышей пеструшек, помещённых в приемные семьи своего вида, были выкормлены и достигли 20-дневного возраста. В одной из семей перекрестно-воспитанная особь неустановленного пола погибла в возрасте 28 дней, видимые повреждения у нее отсутствовали. По-видимому, агрессия со стороны других членов группы не была причиной смерти этой особи.

Ни один из детенышей крыс, переложённых желтым пеструшкам, не выжил. Самки либо переставали кормить крысят приблизительно на 4–5-й день эксперимента, либо продолжали молочное вскармливание, но крысята не набирали достаточный вес и погибали от истощения в возрасте 10–15 дней. В одном эксперименте три крысенка погибли в результате агрессии взрослых пеструшек сразу после перекладывания, обнаружены трупы со множественными укусами (табл. 2).

Серые крысы и черные хоры. В табл. 3 приведены конкретные данные по результатам подкладывания крысят к самкам хорей. Всего проведено 16 перекладываний самцов крысы к 14 кормящим самкам черного хоря с выводками. 13 самкам подкладывали крысят по одному разу, одной – трижды. В 4 случаях самки приняли крысят, в 5 – загрызли сразу после возвращения самок в клетку, в 7 – детеныши не обнаружены на 3–12-е сут (табл. 2). Таким образом, выживаемость детенышей серой крысы в приемных семьях черных хорей составляла 25%.

В 2020 г. был подложен 1 крысенок, самка его приняла. В 2021 г. из 7 подложенных крысят были приняты 3. В 2022 г. из 8 детенышей самки не приняли ни одного. Из 14 самок, которым подкладывали крысят, 12 не имели до этого контактов с крысами, а две выросли вместе с крысенком, они были из выводка 2020 г. При этом одна из них в 2021 г. приняла и вырастила крысенка. Второй самке крысят подкладывали трижды. В 2021 г. первый подложенный детеныш прожил 8 дней, второй прожил 5 дней. В 2022 г. самка убила крысенка сразу после подкладывания (табл. 3). В тех случаях, когда детеныши крысы прожили в семье хорей от 3 до 12 дней, причину их исчезновения из выводков отследить не удалось, но ежедневный осмотр показывал, что они успешно сосали молоко. Агрессия со стороны щенков хоря отсутствовала.

Результаты статистической обработки. При сравнении числа погибших и выживших детенышей с использованием точного двустороннего теста Фишера (табл. 4) значимым фактором их выживаемости была таксономическая близость биологических и приемных родителей. При перекладывании детенышей в семьи представителей других семейств и отрядов выживаемость была ниже, чем при помещении потомства в семьи своего вида или семьи представителей надвидового комплекса *Mus musculus s. lato*.

При этом при сравнении числа выживших и погибших детенышей между всеми вариантами межвидовых перекладываний у мышей и вариантами, в которых детенышей желтых пеструшек подкладывали крысам, не выявлено достоверных различий.

Различия между результатами межвидовых и внутривидовых перекладываний детенышей мышей также недостоверны. Число выживших детенышей достоверно больше в вариантах, когда детенышей *M. spicilegus* перекладывали к *M. m. wagneri*, по сравнению с вариантами, когда детенышей *M. m. wagneri* подкладывали к *M. spicilegus*. Больше детенышей *M. m. wagneri* выживало в случае, если их подкладывали к другим самкам *M. m. wagneri*, чем в случае, когда их перекладывали к самкам *M. spicilegus*. Различия между вариантами пере-

кладываний “*M. spicilegus* к *M. m. wagneri*” и “*M. m. wagneri* к *M. m. wagneri*” были недостоверны. Таким образом, самки *M. m. wagneri* выкармливают приемных детенышей с большей вероятностью, чем самки курганчиковых мышей.

Достоверно большее число приемных детенышей мышей выживало в тех вариантах, когда они были старше потомства приемной матери, по сравнению с вариантами, в которых собственные и приемные детеныши были одного возраста. Сравнение вариантов перекладываний детенышей мышей с иной разницей в возрасте между приемным и родным потомством самки-воспитателя (“детеныши одного возраста”–“приемные детеныши младше”, “приемные детеныши старше”–“приемные детеныши младше”) не выявило достоверных различий.

Анализ влияния на выживаемость детенышей варианта перекладывания между видами, соотношения возрастов подкладываемых и родных детенышей, а также пола потомков с использованием обобщенных линейных и нелинейных моделей (GLZ) показал, что на выживаемость мышат достоверно влияет вариант перекладки (тест отношения правдоподобия: $\chi^2 = 16.01$, $p = 0.007$). Взаимодействие факторов “вариант перекладки” и “соотношение возрастов перекладываемых детенышей” также достоверно (тест отношения правдоподобия: $\chi^2 = 17.151$, $p = 0.0002$, табл. 5). Это согласуется с результатами статистической обработки, полученными при использовании точного двустороннего теста Фишера.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании собственных и полученных другими исследователями данных проанализируем факторы, определяющие выживаемость и смертность детенышей при внутри- и межвидовом перекладывании. По-видимому, поведение приемной самки у крыс, мышей и других видов мелких грызунов по отношению к чужим детенышам определяется теми же механизмами, что и поведение приемной самки по отношению к собственным, и если самка приняла и начала их выкармливать, то будет проявлять весь комплекс видоспецифического материнского поведения. Для лабораторных мышей показано, что уровень заботы о перекрестно-переложённых детенышах со стороны кормящих самок не отличался от такового в семьях, включавших мать и ее собственное потомство (Meek et al., 2001; Bartolomucci et al., 2004), даже после многократных внутривидовых перекладываний (Luchetti et al., 2015). Время, которое самка проводит в физическом контакте с детенышами, – устойчивая видоспецифическая характеристика. У упомянутых видов грызунов на ранних стадиях онтогенеза потомства отсутствует

индивидуальное распознавание детенышей. Это в значительной степени облегчает “усыновление”. Существенным фактором является стадия развития потомства: детеныши вызывают у самки определенные реакции в зависимости от их возраста (Крученкова, 2009). Подробный анализ разных аспектов родительского поведения грызунов можно найти в обзорах и монографиях (Крученкова, Гольцман, 1990; Крученкова, 2009; Громов, 2013).

Решающим фактором в выживании потомства служит материнское поведение самки-реципиента, на которое, в свою очередь, оказывает влияние целый ряд факторов. К таким факторам можно отнести, во-первых, индивидуальные особенности самки: выраженность материнского инстинкта, уровень стресса, наличие молока, предшествующий материнский опыт по выкармливанию чужих и своих детенышей. Во-вторых, это характеристики детенышей: их возраст, принадлежность к тому или иному виду, запах, температура тела. Ряд перечисленных особенностей может в дальнейшем определять и успех “усыновления” приемных детенышей.

Одни самки сразу принимают чужих детенышей своего или другого вида, другие могут наносить им укусы или проявлять каннибализм. По нашим наблюдениям за мышами, при межвидовом перекладывании самки могут, не нанося травм, игнорировать чужих детенышей, зарывать их в подстилку и в дальнейшем не кормить.

У крыс самки обычно не проявляют агрессии по отношению к приемным детенышам своего вида (Крученкова, Гольцман, 1990). Однако у самок, воспитывающих детенышей из другой лабораторной линии (особенно если линии различаются по восприимчивости к раздражителям), неоднократно регистрировали поведение, выражающееся в более редком взаимодействии с приемными детенышами (например, их вылизывании и кормлении) и более частом нахождении вне гнезда, поедании пищи и чистке собственного тела. О беспокойстве самок в присутствии переложённых детенышей также могут свидетельствовать частый их перенос в разные места клетки и краткие периоды отдыха (Malkesman et al., 2008). Такое поведение может привести к случайной гибели приемного потомства.

При межвидовом перекладывании это поведение выражено ярче. По нашим наблюдениям, гибель детенышей желтых пеструшек в семьях серых крыс можно объяснить именно беспокойством самок и сопутствующим случайным травмированием детенышей. Самки крыс обычно не проявляли преднамеренной агрессии по отношению к детенышам пеструшек. Только в одном эксперименте самка капюшонной крысы целенаправленно наносила им укусы, от которых они

погибли. При наличии подложенного потомства пеструшек самки часто перетаскивали приемных и собственных детенышей из гнезда в разные места клетки, при этом могли непреднамеренно их травмировать. Риск для детенышей может быть связан и с разницей в размерах и массе между желтыми пеструшками (масса тела новорожденных 3,5–4 г, взрослых особей – около 100 г (Шубин, 1978)) и серыми крысами (масса тела новорожденных – 6–8 г (Рыльников, 1990), взрослых особей – до 500 г (Милютин, 1990)). Беспокойство, частое перетаскивание детенышей и закапывание их в подстилку при подкладывании гетероспецифичных детенышей, по нашим наблюдениям, характерно и для самок домовых мышей. Травмированные детеныши часто становятся объектами инфантицида родителей (De Santis, Schmaltz, 1984; Крученкова, Гольцман, 1990).

В отличие от самок крыс, взрослые особи желтой пеструшки чаще проявляли прямую агрессию по отношению к приемным детенышам крыс. Так, в одном из экспериментов в первые сутки после перекладывания были обнаружены три погибших крысенка со множественными покусками. Два крысенка, переложённых в другие семьи, имели покусывания на морде, что затрудняло их питание. Самки пеструшек в итоге переставали их кормить. При этом агрессия взрослых пеструшек по отношению к приемным детенышам своего вида отсутствовала, все они были успешно выкармливаемы.

Фактором, оказывающим существенное влияние на успех приема детенышей при межвидовом перекладывании, может быть различие в видоспецифическом запахе собственных и приемных родителей. Согласно проведенному химическому анализу, даже у близкородственных форм домовых мышей состав мочи (основного источника феромонов) существенно различается (Котенкова, 2014). По этой причине мы подкладывали детенышей не в гнездо будущей приемной матери, а удаляли пометы из клеток и помещали на 20–40 мин в специальные чашки с гнездовым материалом приемных родителей. Самки, принадлежащие к одному таксону, чаще принимали и выкармливали потомство от самок-конспецификов по сравнению с гетероспецифичными детенышами. Ранее высказано предположение, что различия в запахе самок даже при внутривидовом перекладывании могут оказывать влияние на поведение и развитие потомства в раннем онтогенезе в период выкармливания (Luchetti et al., 2015).

Еще одним фактором, оказывающим влияние на успех выращивания приемного потомства, может быть возраст, поскольку он взаимосвязан с проявлением материнского поведения и устойчивостью детенышей к воздействиям разного характера. В наших исследованиях смертность детены-

шей мышей, переложённых в возрасте до 2 сут, была выше, чем у детенышей, переложённых в более старшем возрасте, хотя различия не были достоверны. Сходные результаты с более низким выживанием выводков раннего возраста отмечены и при внутривидовых перекладываниях потомства между самками разных линий лабораторных мышей (Hickman, Swan, 2011). Первые сутки после рождения детенышей являются критическим периодом в постнатальном онтогенезе, а сам по себе процесс перекладки – стрессирующим фактором, который может ощутимо влиять на смертность потомства (Oddi et al., 2017). Также необходимо учитывать возраст собственных детенышей самки-реципиента. По нашим данным, если переложённые детеныши были старше собственного потомства приемной матери, то они выживали достоверно лучше приемных детенышей, возраст которых соответствовал возрасту собственных детенышей матери-воспитателя.

Ранее для лабораторных мышей показано, что разница в возрасте между собственными и приемными детенышами при внутривидовом перекладывании не является существенным фактором. Самки могут успешно принимать и выкармливать потомство как более старшего, так и более младшего возраста, чем их собственное. Так, например, 2-дневные, 5–7-дневные и 10–12-дневные выводки при полной замене успешно выжили у приемных матерей в любых комбинациях перекладки (Hickman, Swan, 2011). При полной замене выводков лабораторных мышей процент выживших детенышей оказывается большим, чем при комбинировании в одном выводке переложённого и собственного потомства. Необходимо учитывать, что при частичной замене помета разница в возрасте уже может негативно сказаться на успешном выживании приемных детенышей. В этом случае рекомендуется подбирать выводки так, чтобы приемные мышата были старше, чем родные (Hickman, Swan, 2011), что соответствует полученным нами результатам.

Напротив, у крыс разница в возрасте между приемными и собственными детенышами самки-реципиента является ключевым фактором, влияющим на выживаемость приемного потомства при внутривидовом перекладывании. Так, эксперименты с подкладыванием новорожденных детенышей лабораторных крыс самкам той же линии, выкармливавшим собственное потомство в течение разных периодов времени (24–36 ч, 4–6 дней, 10–15 дней), показали, что выживаемость переложённых детенышей была тем выше, чем меньше по времени самки выкармливали собственных детенышей до подкладывания приемных (от 85 до 46% в зависимости от периода лактации). Большая продолжительность лактации самки до процедуры подкладывания также негативно влияла на прирост массы тела приемных

крысят. Причина может состоять в том, что количество молока на более поздней стадии лактации недостаточно для выкармливания новорожденных детенышей (Denenberg et al., 1963).

По-видимому, выживаемость приемных детенышей также в значительной мере определяется видоспецифическими различиями в родительском поведении собственных и приемных родителей. В литературе есть указания на более успешное выкармливание чужого потомства у видов грызунов с коммунальным размножением (McCarty, 2017). Например, для представителей синантропных домовых мышей в естественных условиях характерны полигиния либо промискуитет и групповое обитание, при котором несколько самок могут выкармливать выводки одновременно в одном гнезде. Для *M. m. domesticus* отмечено, что при совместном выращивании самками нескольких выводков снижается риск инфантицида со стороны членов группы (Manning et al., 1995). В отличие от синантропных, курганчиковые мыши, согласно целому ряду косвенных данных, полученных в лаборатории и условиях, близких к естественным (Соколов и др., 1990; Patris, Baudoin, 2000; Dobson, Baudoin, 2002; Gouat, Fernon, 2005), относятся к факультативным моногамам. Это может обуславливать тесную парную связь партнеров и активное участие самцов в воспитании потомства (Baudoin et al., 2005; Громов, 2013), что, в свою очередь, приводит к увеличению продолжительности груминга мышат со стороны приемных родителей. Ряд исследований показывает особую важность этой формы поведения взрослых особей по отношению к потомству, в т. ч. и для проявления выросшими особями родительского поведения (Громов, 2013, 2020). Важность влияния особенностей родительского поведения на выживание потомства при межвидовой перекладке демонстрирует тот факт, что при экспериментальной гибридизации двух видов мышей (домовых и курганчиковых) успех размножения определяют два фактора: видовая принадлежность половых партнеров в паре (кон- или гетероспецифики) и условия воспитания самца и самки, т.е. выращены они были самкой своего или близкородственного вида. Оценка числа достигших 40-дневного возраста детенышей в разных вариантах скрещиваний показала существенное влияние условий воспитания родителей (кон- или гетероспецифичными самками) на выживание их потомства, что связано, вероятно, с нарушениями родительского поведения (Амбарян и др., 2022).

При межвидовом перекладывании на выживаемость детенышей может оказывать влияние наличие или отсутствие самца в группе. В нашем исследовании самцы мышей в большинстве случаев оставались в одной клетке с самкой и ее приемным выводком. Сказать точно, были ли самцы

виновны в гибели переложенных детенышей, мы не можем, однако по литературным данным для синантропных домовых мышей, инфантицид в группах могут проявлять не только самки, но и самцы (Manning et al., 1995). В случаях, когда при межвидовом перекладывании виды различаются по степени участия самца в заботе о детенышах, нужно учитывать, что меньшая интенсивность посещения гнезда самцом также может негативно сказаться на успешности выживания приемного помета (Hawkins, Cranford, 1992).

Разница в родительском поведении серых крыс и желтых пеструшек также могла быть одной из причин гибели детенышей при перекрестном перекладывании. В отличие от крыс, которые часто живут в сложных по половому и возрастному составу группировках с иерархическими взаимоотношениями (Котенкова и др., 1989; Соколов, Квашнин, 1990), для желтых пеструшек в природных условиях характерно формирование устойчивых парных связей на период размножения и образование семейных групп, включающих пару взрослых особей и молодняк. При этом самцы, предположительно, остаются в группах во время выкармливания детенышей (Шубин, 1978) и принимают участие в воспитании потомства. Однако основной причиной гибели детенышей крыс в приемных семьях, очевидно, является недостаточная длительность лактации и пищевая ценность молока. Набор достаточного веса в первые 10–15 дней жизни является критически важным для выживания крысят. Детеныши, дожившие до такого возраста в приемных семьях, были очень худыми. Лактация у крыс длится 27–28 дней (с 15-дневного возраста крысята постепенно переходят на твердый корм – Соколов, Квашнин, 1990а). Для сравнения, у желтых пеструшек лактация продолжается 20 дней (Шубин, 1978). Кроме того, молоко серых крыс содержит более 9.2% казеина и 1.5% других белков, 14.8% жиров, 2.8% лактозы (Западнюк и др., 1983). Жирность молока пеструшек, вероятно, ниже, поскольку в отличие от крыс, они поедают в основном сочные растительные корма.

Полученные нами данные свидетельствуют в пользу того, что молоко черных хорей по составу подходит для выкармливания крысят. Согласно литературным данным, молоко хорей характеризуется повышенным содержанием жира и низким содержанием лактозы. Сразу после родов жирность молока составляет 8–10%, через 3 недели – 15–20% (Schoknecht et al., 1985; Johnson-Delaney, 2017).

Известны случаи успешного выращивания самками черного хоря приемных детенышей своего (Shump, 1975; Lode, 2008) и других видов куньих (Терновский, Терновская, 1977, 1978). Проведенный нами на основании опубликованных

работ сравнительный анализ показал, что по основным формам материнское поведение самок черного хоря (Shump, 1975) и материнское поведение крыс (Grota, Ader, 1969; Rosenblatt, 1969; Cramer et al., 1990; Крученкова, Гольцман, 1990) совпадают, хотя, по-видимому, по характеру проявления эти формы могут различаться. Как уже отмечалось в разделе “Материал и методика”, в помет черного хоря подкладывали одного крысенка в возрасте 5–10 сут, при этом возраст щенков хоря составлял 10–12 сут. Самки лабораторных крыс на протяжении первой недели жизни детенышей проводят с ними в гнезде около 80% времени (Grota, Ader, 1969). Продолжительность нахождения самок хорей с детенышами в возрасте 5–10 сут составляет примерно те же 80%, причем этот показатель сохраняется до 28–31-го дня жизни щенков. Затем длительность нахождения самки хоря с выводком постепенно снижается и к 55-му дню жизни детенышей составляет менее 60% (Shump, 1975). Принципиальным фактором, определяющим выживаемость детенышей в первые недели жизни, является время, затрачиваемое самкой на их кормление молоком. Самка крысы тратит на кормление 1–12-дневных детенышей около 40–70% времени. Она же инициирует кормление в этот период (Rosenblatt, 1969). Время кормления крысят сокращается на 14–25 день, после чего лактация практически завершается (Cramer et al., 1990). Самки хорей затрачивают на кормление детенышей более 70% времени до достижения ими месячного возраста, после чего этот показатель резко снижается и на 40-й день составляет около 27% (Shump, 1975), в этот период крысята уже вполне самостоятельны и не нуждаются в материнском молоке. Все это обуславливает возможность успешного выкармливания крысят приемными матерями хорей в тех случаях, когда самки их принимают.

Как показало наше исследование, выживаемость крысят в приемных семьях хорей крайне низка. Установлено, что причиной гибели 5 крысят являлась прямая агрессия со стороны самки хоря. Подобная агрессия была отмечена и в эксперименте с подкладыванием самке хоря двух детенышей норки. Возможно, такое поведение было вызвано более резким запахом детенышей норки по сравнению с запахом щенков хоря (Shump, 1975). Вероятно, в нашем исследовании самки также агрессивно реагировали на запах крысят, отличающийся от такового у щенков хоря. Проследить четкую взаимосвязь между предшествующим опытом выращивания самками хоря детенышей крыс в одном выводке с собственным потомством и успехом приема ими крысят не удалось.

В литературе есть упоминание, что при внутривидовом подкладывании к щенкам хорей детенышей младшего возраста, первые проявляли

агрессию ко вторым (Shump, 1975). Это могло бы косвенно указывать на возможность гибели крысят в результате агрессивного поведения со стороны детенышей хоря, после того как их приняла и начала выкармливать самка. Однако в данном исследовании агрессия со стороны щенков хоря не являлась причиной гибели крысят в приемных семьях. Разница в возрасте между детенышами крыс и хорей не превышала 11 сут. 7 крысят, избежавших гибели сразу после подкладывания в выводок хорей, не были обнаружены на 3–12-е сут. Возраст щенков хоря к тому моменту не превышал 24 сут. В этом возрасте щенки еще незрелые (слепые, с несовершенной терморегуляцией). Охотничье поведение начинает проявляться у них на 51–60-й день, одновременно с окончанием лактации и сменой зубного аппарата (Терновский, Терновская, 1994; Аристов, Барышников, 2001). Возможно, крысята погибали по причине случайных травм, нанесенных приемной матерью во время грумминга.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наши данные показывают, что как и при выкармливании собственных детенышей, основные формы материнского поведения (“комплекс материнского поведения”) изученных видов по отношению к приемным детенышам при межвидовом перекармливании включаются и проявляются комплексно, если приемная мать принимает детенышей.

При межвидовом перекармливании успешность выращивания потомства заметно (и ожидаемо) зависит от степени таксономической близости родительских видов – наиболее высокий успех перекрестного воспитания наблюдался у представителей разных таксонов надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato, тогда как наиболее низкий показатель – при перекармливании между представителями разных семейств и отрядов млекопитающих. Это может определяться более близким составом молока, сходством родительского поведения, похожими особенностями онтогенеза детенышей у близкородственных форм и существенным различием этих показателей у видов, далеких в таксономическом отношении. При этом, если далекие в таксономическом отношении виды оказываются сходными по основным формам материнского поведения и показателям пригодности молока для выкармливания детенышей, в ряде случаев возможно успешное выкармливание чужого потомства (например, черные хори–серые крысы). При межвидовом перекармливании существуют благоприятные и неблагоприятные периоды для подкладывания чужого потомства, что в ряде случаев определяется возрастом переложённых и своих детенышей, а также взаимодействием некоторых факторов (напри-

мер, таксономической близостью и возрастом детенышей). Для успешного переключивания обязательна маскировка запаха чужого гнезда, исходящего от приемных детенышей. Все это необходимо учитывать при использовании в экспериментальной работе метода перекрестного переключивания детенышей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность преподавателю Московского педагогического государственного университета Алпатову В.В. за обсуждение результатов исследований и помощь в статистической обработке данных.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта Российского научного фонда (проект № 22-24-00303).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амбарян А.В., Некрасова М.В., Котенкова Е.В., 2022. Экспериментальная гибридизация и интенсивность размножения домовых (*Mus musculus wagneri*) и курганчиковых (*M. spicilegus*) мышей: влияние раннего опыта и материнской среды // Зоологический журнал. Т. 101. № 4. С. 471–480.
- Аристов А.А., Барышников Г.Ф., 2001. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб.: Зоологический институт РАН. 560 с.
- Громов В.С., 2013. Забота о потомстве у грызунов: этологические, физиологические и эволюционные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК. 338 с.
- Громов В.С., 2020. Эпигенетическое программирование различий в поведении и эволюция социальности у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 140. № 1. С. 58–72.
- Данилов П.И., Русаков О.С., 1969. Особенности экологии черного хоря в северо-западных областях европейской части СССР // Зоологический журнал. Т. 68. Вып. 9. С. 1383–1394.
- Данилов П.И., Туманов И.Л., 1976. Куны северо-запада СССР. Л.: Наука, Ленинградское отд. 256 с.
- Западнюк И.П., Западнюк В.И., Захария Е.А., Западнюк Б.В., 1983. Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте. Киев: Вища школа. Головное издательство. 383 с.
- Зорина З.А., Смирнова А.А., 2006. О чем рассказали “говорящие” обезьяны. М.: Языки славянских культур. 424 с.
- Котенкова Е.В., 2014. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 135. № 5. С. 488–518.
- Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И., 1989. О крысах и мышах. М.: Наука. 176 с.
- Котенкова Е.В., Мальцев А.Н., Амбарян А.В., 2017. Влияние раннего обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих: эволюционные аспекты // Журнал общей биологии. Т. 78. № 4. С. 21–39.
- Котенкова Е.В., Амбарян А.В., Мальцев А.Н., 2018. Влияние перекрестного воспитания детенышей у двух видов мышей *Mus musculus* и *M. spicilegus*: изменение реакции на кон- и гетероспецифические запахи // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 200–208.
- Крученкова Е.П., 2009. Материнское поведение млекопитающих. М.: “Красанд”. 207 с.
- Крученкова Е.П., Гольцман М.Е., 1990. Взаимоотношения между матерью и детенышами // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 247–275.
- Милютин А.И., 1990. Систематика // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 7–33.
- Рыльников В.А., 1990. Размножение, возрастной состав и смертность // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 181–229.
- Соколов В.Е., Вознесенская В.В., Вайсоки Ч.Д., 1996. Индуцированная чувствительность к одорантам: новый феномен // Доклады АН. Т. 343. С. 843–846.
- Соколов В.Е., Квашинин С.А., 1990. Социальная организация // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 275–289.
- Соколов В.Е., Квашинин С.А., 1990а. Онтогенез поведения // Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности. Отв. ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука. С. 230–247.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., 1987. Реакция домовых мышей на запах особей своего вида: влияние раннего обонятельного опыта // Известия АН СССР. № 2. С. 165–171.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1990. Биология домовой и курганчиковой мышей. М.: Наука. 207 с.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., 1977. Биологический репродуктивный потенциал // Охота и охотничье хозяйство. № 2. С. 10–11.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., 1978. Потенциальная репродуктивная способность у кунцеобразных // Известия Сибирского отделения АН СССР. Серия биологических наук. Вып. 1. С. 88–91.
- Терновский Д.В., Терновская Ю.Г., 1994. Экология кунцеобразных. Новосибирск: ВО “Наука”. Сибирская издательская фирма. 223 с.
- Шубин И.Г., 1978. Желтая пеструшка – *Lagurus (Eolagurus) luteus* Eversmann, 1840 // Млекопитающие Казахстана. Т. I. Ч. 3. Песчанки, полевки, алтайский цокор. Под ред. А.А. Слудского. Алма-Ата: “Наука” КазССР. С. 291–312.
- Alleva E., D’Udine B., 1987. Early learning capability in rodents: A review (*Rattus norvegicus* and *Mus musculus*) // International Journal of Comparative Psychology. V. 1. P. 107–125.

- Barbazanges A., Vallee M., Mayo W., Day J., Simon H., Le Moal M., Maccari S.*, 1996. Early and later adoptions have different long-term effects on male rat offspring // *The Journal of Neuroscience*. V. 16. P. 7783–7790.
- Bartolomucci A., Gioiosa L., Chirieleison A., Ceresini G., Parmigiani S., Palanza P.*, 2004. Cross-fostering in mice: Behavioral and physiological carry-over effects in adulthood // *Genes, Brain and Behavior*. V. 3. P. 115–122.
- Bateson P., Barker D., Clutton-Brock T., Deb D., D'Udine B., Foley R.A., et al.*, 2004. Developmental plasticity and human health // *Nature*. V. 430. № 6998. P. 419–421.
- Baudoin C., Busquet N., Dobson F.S., Gheusi G., Féron C., Durand J.-L., Heth G., Patris B., Todrank J.*, 2005. Male–female associations and female olfactory neurogenesis with pair bonding in mound-building mice // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 84. P. 323–334.
- Beauchamp G.K., Wellington J.L.*, 1981. Cross-species rearing influences urine preferences in wild guinea pigs // *Physiology and Behavior*. V. 26. P. 1121–1124.
- Benus R.F., Rondigs M.*, 1996. Patterns of maternal effort in mouse lines bidirectionally selected for aggression // *Animal Behaviour*. V. 51. P. 67–75.
- Benzaken A.*, 2006. Encounters with Wild Children: Temptation and Disillusionment in the Study of Human Nature. Montreal Kingston: McGill-Queen's University Press. 393 p.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A.*, 2001. Vasopressin and aggression in cross-fostered California mice (*Peromyscus californicus*) and white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // *Hormones and Behavior*. V. 40. P. 51–64.
- Bester-Meredith J.K., Marler C.A.*, 2003. Vasopressin and the transmission of paternal behavior across generations in mated, cross-fostered *Peromyscus* mice // *Behavioral Neuroscience*. V. 117. P. 455–463.
- Burton T., Metcalfe N.B.*, 2014. Can environmental conditions experienced in early life influence future generations? // *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*. V. 281. P. 1–8.
- Cramer C.P., Thiels E., Alberts J.L.*, 1990. Weaning in rats: I. Maternal behavior // *Developmental Psychobiology*. V. 23. P. 479–493.
- Crofton K.M., Kodavanti P.R.S., Derr-Yellin E.C., Casey A.C., Kehn L.S.*, 2000. PCBs, thyroid hormones, and ototoxicity in rats: Cross-fostering experiments demonstrate the impact of postnatal lactation exposure // *Toxicological Sciences*. V. 57. P. 131–140.
- Denenberg V.H., Grota L.J., Zarrow M.X.*, 1963. Maternal behavior in the rat: Analysis of cross-fostering // *Journal of Reproduction and Fertility*. V. 5. P. 133–141.
- De Santis D., Schmaltz L.W.*, 1984. The mother-litter relationship in developmental rat studies: Cannibalism vs caring // *Developmental Psychobiology*. V. 17. P. 255–262.
- Dobson F.S., Baudoin C.*, 2002. Experimental tests of spatial association and kinship in monogamous mice (*Mus spicilegus*) and polygynous mice (*Mus musculus domesticus*) // *Canadian Journal of Zoology*. V. 80. P. 980–986.
- Francis D., Diorio J., Liu D., Meaney M.J.*, 1999. Nongenomic transmission across generations of maternal behavior and stress responses in the rats // *Science*. V. 286. P. 1155–1158.
- Gomez-Serrano M., Tonelli L., Listwak S., Sternberg E., Riley A.L.*, 2001. Effects of cross-fostering on open-field behavior, acoustic startle, lipopolysaccharide-induced corticosterone release, and body weight in Lewis and Fischer rats // *Behavior Genetics*. V. 31. P. 427–436.
- Gouat P., Feron C.*, 2005. Deficit in reproduction in polygynously mated females of the monogamous mound-building mouse *Mus spicilegus* // *Reproduction, Fertility and Development*. V. 17. P. 617–623.
- Grota L.G., Ader R.*, 1969. Continuous recording of maternal behaviour in *Rattus norvegicus* // *Animal Behaviour*. V. 17. P. 722–729.
- Hager R., Cheverud J.M., Wolf J.B.*, 2009. Change in maternal environment induced by cross-fostering alters genetic and epigenetic effects on complex traits in mice // *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*. V. 276. P. 2949–2954.
- Hawkins L.K., Cranford J.A.*, 1992. Long-term effects of intraspecific and interspecific cross-fostering on two species of *Peromyscus* // *Journal of Mammalogy*. V. 73. P. 802–807.
- Hickman D.L., Swan M.P.*, 2011. Effects of age of pups and removal of existing litter on pup survival during cross-fostering between multiparous outbred mice // *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science*. V. 50. P. 641–646.
- Howells F.M., Bindewald L., Russell V.A.*, 2009. Cross-fostering does not alter the neurochemistry or behavior of spontaneously hypertensive rats // *Behavioral and Brain Functions*. V. 5. P. 24.
- Huck U.W., Banks E.M.*, 1980. The effects of cross-fostering on the behavior of two species of North American lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*: I. Olfactory preferences // *Animal Behaviour*. V. 28. P. 1046–1052.
- Huck U.W., Banks E.M.*, 1980a. The effects of cross-fostering on the behavior of two species of North American lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*: II. Sexual behavior // *Animal Behaviour*. V. 28. P. 1053–1062.
- Huck U.W., Banks E.M.*, 1980b. The effects of cross-fostering on the behavior of two species of North American lemmings, *Dicrostonyx groenlandicus* and *Lemmus trimucronatus*: III Agonistic behavior // *Animal Behaviour*. V. 73. P. 261–276.
- Johnson-Delaney A.*, 2017. Ferret Medicine and Surgery // Taylor and Francis Group. LLC. 512 P.
- Kikusui T., Nakanishi K., Nakagawa R., Nagasawa M., Mogi K., et al.*, 2011. Cross fostering experiments suggest that mice songs are innate // *PLoS ONE* 6(3): e17721. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017721>
- Knudsen E.I.*, 2004. Sensitive periods in the development of brain and behavior // *Journal of Cognitive Neuroscience*. V. 16. P. 1412–1425.
- Kotenkova E.V., Romachenko A.V., Ambaryan A.V., Maltsev A.N.*, 2019. Effect of early experience on neuronal and behavioral responses to con- and heterospecific odors in closely related *Mus* taxa: Epigenetic contribution in formation of precopulatory isolation // *BMC Evolutionary Biology*. V. 19 (Suppl. 1): 51.

- Kruczek M., 2007. Recognition of kin in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) // *Physiology and Behavior*. V. 90. P. 483–489.
- Lode T., 2008. Kin recognition versus familiarity in a solitary mustelid, the European polecat *Mustela putorius* // *Comptes Rendus Biologies*. V. 331. P. 248–254.
- Lohmiller J.L., Swing S.P., 2006. Reproduction and breeding // *The laboratory rat*, 2nd edition / Suckow M.A., Weisbroth S.H., Franklin C.L. (Eds). California: Elsevier Academic. P. 147–164.
- Lu L., Mamiya T., Lu P., Niwa M., Mouri A., Zou L.B. et al., 2009. The long-lasting effects of cross-fostering on the emotional behavior in ICR mice // *Behavioural Brain Research*. V. 198. P. 172–178.
- Luchetti A., Oddi D., Lampis V., Centofante E., Felsani A., Battaglia M., D'Amato F.R., 2015. Early handling and repeated cross-fostering have opposite effect on mouse emotionality // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 9:93.
- Malkesman O., Lavi-Avnon Y., Maayan R., Weizman A., 2008. A cross-fostering study in a genetic animal model of depression: Maternal behavior and depression-like symptoms // *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*. V. 91. P. 1–8.
- Manning C.J., Dewsbury D.A., Wakeland E.K., Potts W.K., 1995. Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus* // *Animal Behaviour*. V. 50. P. 741–751.
- Mateo J.M., 2002. Kin-recognition abilities and nepotism as a function of sociality // *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*. V. 269. P. 721–727.
- Mateo J.M., Johnston R.E., 2000. Kin recognition and the “armpit effect”: evidence of self-referent phenotype matching // *Proceedings of the Royal Society. B: Biological Sciences*. V. 267. P. 695–700.
- Mateo J.M., Johnston R.E., 2003. Kin recognition by self-referent phenotype matching: weighing the evidence // *Animal Cognition*. V. 6. P. 73–76.
- Mateo J.M., Holmes W.G., 2004. Cross-fostering as a means to study kin recognition // *Animal Behaviour*. V. 68. P. 1451–1459.
- McCarty R., 2017. Cross-fostering: Elucidating the effects of gene × environment interactions on phenotypic development // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 73. P. 219–254.
- McCarty R., Southwick C.H., 1977. Cross-species fostering: effects on the olfactory preference of *Onychomys torridus* and *Peromyscus leucopus* // *Behavioral Biology*. V. 19. P. 255–260.
- McCarty R., Southwick C.H., 1979. Parental environment: Effects on survival, growth and aggressive behaviors of 2 Rodent Species // *Developmental Psychobiology*. V. 12. P. 269–279.
- McDonald D.L., Forslund L.G., 1978. The development of social preferences in the voles *Microtus montanus* and *Microtus canicaudus*: effects of cross-fostering // *Behavioral Biology*. V. 22. P. 497–508.
- McGuire B., Novak M., 1987. The effects of cross-fostering on the development of social preferences in meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // *Behavioral and Neural Biology*. V. 47. P. 167–172.
- Meek L.R., Dittel P.L., Sheehan M.C., Chan J.Y., Kjolhaug S.R., 2001. Effects of stress during pregnancy on maternal behavior in mice // *Physiology and Behavior*. V. 72. P. 473–479.
- Murphy M.R., 1980. Sexual preferences of male hamsters: importance of preweaning and adult experience, vaginal secretion, and olfactory or vomeronasal sensation // *Behavioral and Neural Biology*. V. 30. P. 323–340.
- Oddi D., Luchetti A., D'Amato F.R., 2017. Impact of Postnatal Manipulations on Offspring Development in Rodents // *Handbook of Neurobehavioral Genetics and Phenotyping. Handbook of Neurobehavioral Genetics and Phenotyping*. Ed. V. Tucci. 395–416.
- Patris B., Baudoin C., 2000. A comparative study of parental care between two rodent species: implications for the mating system of the mound-building mouse *Mus spicilegus* // *Behavioural Processes*. V. 51. P. 35–43.
- Porter R.H., Matochik J.A., Makin J.W., 1983. Evidence for phenotype matching in spiny mice (*Acomys cahirinus*) // *Animal Behaviour*. V. 31. P. 978–984.
- Priebe K., Brake W.G., Romeo R.D., Sisti H.M., Mueller A., McEwen B.S., Francis D.D., 2005. Maternal influences on adult stress and anxiety-like behavior in C57BL/6J and BALB/cJ mice: A cross-fostering study // *Developmental psychobiology*. V. 47. P. 398–407.
- Pryce C.R., Feldon J., 2003. Long-term neurobehavioural impact of the postnatal environment in rats: Manipulations, effects and mediating mechanisms // *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*. V. 27. P. 57–71.
- Quadagno D.M., Banks E.M., 1970. The effect of reciprocal cross-fostering on the behavior of two species of rodents, *Mus musculus* and *Baiomys taylori ater* // *Animal Behaviour*. V. 18. P. 379–388.
- Reading A.J., 1966. Effect of maternal environment on the behavior of inbred mice // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. V. 62. P. 437–440.
- Rehling A., Trillmich F., 2008. Changing supply and demand by cross-fostering: Effects on the behaviour of pups and mothers in guinea pigs, *Cavia aperea f. porcellus*, and cavies, *Cavia aperea* // *Animal Behaviour*. V. 75. P. 1455–1463.
- Rosenblatt J.S., 1969. The development of maternal responsiveness in the rat // *American Journal of Orthopsychiatry*. V. 39. P. 36–56.
- Schoknecht P.A., Cranford J.A., Akers R.M., 1985. Variability in milk composition of the domestic ferret (*Mustela putorius*) // *Comparative Biochemistry and Physiology*. V. 81. P. 589–591.
- Shump A.U., 1975. Maternal Behavior of the Ferret (*Mustela putorius*). Thesis of PhD Dissertation. Doctoral degree in Zoology. Michigan State University. 101 p.
- Sloboda D.M., Hickey M., Roger H., 2011. Reproduction in females: The role of the early life environment // *Human Reproduction Update*. V. 17. № 2. P. 210–227.
- Surov A.V., Solovieva A.V., Minaev A.N., 2001. The olfactory sexual preferences of golden hamster (*Mesocricetus auratus*): the effect of early social and sexual experience // *Chemical Signals in Vertebrates 9 / Marchlewska-Koj A., Lepri J., Müller-Schwarze D. (Eds)*. N.Y.: Springer Science. Business Media. LLC. P. 255–262.
- Taggart D.A., Schultz D.J., Fletcher T.P., Friend J.A., Smith I.G., Breed W.G., Temple-Smith P.D., 2010. Cross-fostering

- and short-term pouch young isolation in macropodoid marsupials: implications for conservation and species management // *Macropods: The Biology of Kangaroos, Wallabies and Rat-kangaroos* / Coulson G., Eldridge M. (Eds). Collingwood: CSIRO PUBLISHING. P. 263–279.
- Taylor P.D., Poston L., 2007. Developmental programming of obesity in mammals // *Experimental Physiology*. V. 92. № 2. P. 287–298.
- Vasilieva N.Y., Lai S.-C., Petrova E.V., Johnston R.E., 2001. Development of species preferences in two hamsters, *Phodopus campbelli* and *Phodopus sungorus*: Effects of cross-fostering // *Ethology*. V. 107. P. 217–236.
- Voznessenskaya V.V., Parfyonova V.M., Wysoki C.J., 1995. Induced olfactory sensitivity in rodents: a general phenomenon // *Advances in Bioscience and Biotechnology*. V. 93. P. 399–406.
- Voznessenskaya V.V., Feoktistova N.Yu., Wysocki C.J., 1999. Is there a time during neonatal development for maximal imprinting of odor? // *Advances in Chemical Signals in Vertebrates. Proceedings of the 8-th International Symposium on Chemical Signals in Vertebrates* / Johnston R.E., Muller-Schwarze D., Sorensen P. (Eds). N.Y.: Kluwer Academic. P. 617–622.
- Wigger A., Loerscher P., Weissenbacher P., Holsboer F., Landgraf R., 2001. Cross-fostering and cross-breeding of HAB and LAB rats: a genetic rat model of anxiety // *Behavior Genetics*. V. 31. P. 371–382.
- Wuensch K.L., 1992. Fostering house mice onto rats and deer mice: Effects on response to species odors // *Animal Learning and Behavior*. V. 20. P. 253–258.

REARING RODENT PUPS IN FOSTER FAMILIES OF THEIR OWN OR ANOTHER MAMMAL SPECIES: SURVIVAL AND THE CAUSES OF MORTALITY

V. V. Streltsov¹*, M. V. Nekrasova¹**, A. N. Maltsev¹, A. A. Petrin¹, E. V. Kotenkova¹***

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

*e-mail: v.streltsov.95@gmail.com

**e-mail: smnvsb@gmail.com

***e-mail: evkotenkova@yandex.ru

Conditions of rearing pups at an early age render a significant impact on subsequent development, reproduction and certain features of the behavior of mammals including rodents. Parents, mostly lactating females, are the main component of the social environment of pups at the early period of postnatal ontogenesis in most mammal species. Therefore, rearing pups in foster families of their own (in-fostering) or another, even taxonomically distant species (cross-fostering) is one of the main methods of assessing the impact of early experience and maternal environment on the development of animal behavior. Cross-fostering or in-fostering is also used for the conservation of valuable animal species. Therefore, more effective fostering methods that provide the maximum survival of the young are necessary to be developed. According to this, we investigated the survival and possible causes of the mortality of rodent pups representing several species in foster families of their own or another mammal species. We conducted a series of experiments on the cross-fostering and in-fostering of house (*Mus musculus*) and mound-building (*Mus spicilegus*) mice, yellow steppe lemmings (*Eo-lagurus luteus*) and brown rats (*Rattus norvegicus*), and on rearing rat pups in foster families of the European polecat (*Mustela putorius*). The proportion of successfully cross-fostered pups (0–68.4) was lower compared to the in-fostered (93.3–100) ones. This result is presumably explained by more significant differences in the maternal environment when reared by a heterospecific female. According to the literature data, the age of foster and recipient female pups, species-specific differences of odor, the presence or absence of a male and the level of paternal care, the level of stress of the mother and offspring, the expression of maternal instinct, the previous female experience in rearing its own and foster pups, the duration of lactation and the nutritional value of maternal milk are the factors that seem to affect the survival and mortality of foster pups.

Keywords: Mammalia, Rodentia, Mustelidae, reproduction, cross-fostering, in-fostering, maternal environment