NIKOLA GÓRAL

Studenckie Koło Naukowe Biologów
Wydział Biologii i Biotechnologii
Uniwersytet Marii Curie-Skłodowskiej w Lublinie
Akademicka 19. 20-033 Lublin
E-mail: goral.nikola@gmail.com

PODOBIENSTWA I RÓŻNICE MIĘDZY GATUNKAMI BLIŹNIACZYMI: CHOMICZNIKIEM DŻUNGARSKIM *PHODOPUS SUNGORUS* I CHOMICZNIKIEM ZABAJKALSKIM *PHODOPUS CAMPBELLI*. BEHAVIOR I FIZJOLOGIA

WSTĘP

Chomiczniki, podobnie jak myszy i szczury, zaklasyfikowane zostały do podrzędu myszowatych (Myomorpha) i nadrodziny myszowe (Muroidea). Wyróżnia się rodzinę chomikowatych (Cricetidae), a wśród niej 6 podrodzin: karczowniki, nowiki, bawełniaki, gałęziaki, grzywaki i chomiki (Cricetinae). Na rodzinę chomików składa się 7 rodzajów i około 300 gatunków (WILSON i REEDER 2005, NEUMANN i współaut. 2006, FEOKTISTOVA i współaut. 2019).

Rodzaj *Phodopus* jest najstarszą filogenetycznie grupą w podrodzinie Cricetinae (Ryc. 1). Szacuje się, że oddzielenie tej grupy nastąpiło 8,5-12,2 milionów lat temu, natomiast rozdzielenie gatunków *Phodopus sungorus* (Ryc. 2 a, po lewej) i *P. campbelli* (Ryc. 2 b, po prawej) miało miejsce około 0,8-1 miliona lat temu (WYNNE-EDWARDS 2003, MESHCHERSKY i FEOKTISTOVA 2009, FEOKTISTOVA i współaut. 2019). Pozycję filogenetyczną tych gatunków ustalono na podstawie analiz dwóch sekwencji pochodzących z genomu mitochondrialnego (12S rRNA i sekwencji kodującej cytochrom b) i jednej sekwencji z genomu jądrowego (ekson 28 z sekwencji kodującej czynnik von Willebranda). Wykazano bliskie pokrewieństwo *P. campbelli* i *P. sungorus* (MP = 100, NJ = 100, ML = 100, BAP = 1,0). Między tymi dwoma gatunkami a należącym do tego samego rodzaju chomicznikiem malutkim *Phodopus roborovskii* jest wiele istotnych różnic – odrębność *P. roborovskii* została również

potwierdzona przez analizy filogenetyczne. Niektórzy badacze sugerują, że należałoby wydzielić chomicznika malutkiego jako oddzielny rodzaj (NEUMAN i współaut. 2006).

Już od lat 60. wykorzystywano osobniki *P. sungorus* i *P. campbelli* do badań laboratoryjnych w rosyjskich instytutach badawczych, jednak do późnych lat 80. większość naukowców klasyfikowała je jako jeden gatunek. Początkowo rozdzielono je na podgatunki *P. sungorus sungorus* i *P. sungorus campbelli*. Pod koniec lat 60. odkryto pewne różnice w dwunastej i trzynastej parze chromosomów autosomalnych, a na początku lat 70. wykazano trudności w uzyskiwaniu hybryd, w tym sterility hybryd męskich w pokoleniu F1, co potwierdzono piętnaście lat później badaniami na dużej grupie zwierząt (FEOKTISTOVA i współaut. 2013).

Hybrydy żeńskie są płodne (FEOKTISTOVA i współaut. 2019). Dokładniejsze badania wskazują na nieprawidłowości w parowaniu i rekombinacji chromosomów płciowych u hybryd, ale nie chromosomów autosomalnych (BIKCHURINA i współaut. 2018).

Gatunki te są bardzo zbliżone fenotypowo i charakteryzują się wieloma cechami wspólnymi, m.in. podobnymi rozmiarami osobników dorosłych i szczeniaków oraz takim samym czasem trwania ciąży (FEOKTISTOVA i współaut. 2019). Oba gatunki mają ciemniejsze futro na grzbiecie i dużo jaśniejsze od strony brzusznej, jaśniejsze zabarwienie futra wokół warg i jasne łapy. Oba gatunki mają także ciemną pręgę na środku

Ryc. 1. Drzewo filogenetyczne sporządzone dla 15 gatunków z podrodziny Cricetinae (NEUMANN i współaut. 2006). Przerywaną linią autor zaznaczył pozycję *P. campbelli* i *P. sungorus*.

Ryc. 2. *Phodopus sungorus* (po lewej) i *Phodopus campbelli* (po prawej) (ROSS 1995, 1998).

grzbietu. U *P. sungorus* pręga ta jest grubsza i dłuższa – sięgająca aż po szczyt głowy. U *P. campbelli* jest cieńsza, ale ostrzej zarysowana. U *P. sungorus* występuje dodatkowo ciemny pas futra przebiegający na granicy między częścią brzuszną a grzbietową – w tym miejscu futro u *P. campbelli* jest

jaśniejsze i o lekko żółtawym zabarwieniu. U *P. sungorus* futro brzuszne jest białe, a u *P. campbelli* bardziej popielate. Cechą odróżniającą oba gatunki od *P. roborovskii* są masywniejsze zęby, dłuższa przerwa między siekaczami. (ROSS 1995, 1998; ELLERMAN i współaut. 1943). Ogon jest mocno zreduko-

wany, o długości mniejszej niż 1/5 długości głowy. Stopy krótkie i szerokie, całkowicie owłosione. Wydatne pazury przednich łap (ELLERMAN i współaut. 1943). Spośród cech morfologicznych, cechą wyróżniającą cały rodzaj *Phodopus* na tle innych myszowatych i będącą wspólną dla obu opisanych chomiczników, są stosunkowo krótkie paliczki w tylnych stopach. Cecha ta sprawia, że biegają dużo wolniej od innych myszowatych (WYNNE-EDWARDS i współaut. 1992).

Wyróżnianie ich jako dwa oddzielne gatunki poparte jest jednak wieloma różnicami w behawiorze i fizjologii, które najprawdopodobniej powstały jako adaptacje do zamieszkiwania w innych strefach klimatycznych (FEOKTISTOVA i współaut. 2019). Bliskie pokrewieństwo filogenetyczne i bardzo duże podobieństwo morfologiczne, przy jednocześnie istniejącej barierze reprodukcyjnej, to typowe wyznaczniki gatunków bliźniaczych (LINCOLN i współaut. 1998).

SIEDLIŚKO

Miejszem występowania obu chomiczników są wysokie północne szerokości geograficzne - leśno-stepowa strefa środkowej Syberii i najbardziej wysunięte na wschód rejony Rosji (Ryc. 3). Opisywane gatunki są jednak całkowicie allopatriczne i zajmują wyraźnie odrębne partie tych terenów. *P. sungorus* spotykany jest na zachodzie i północy, podczas gdy tereny *P. campbelli* obejmują wschód, w tym północną Mongolię i północne Chiny. Klimat w obu przypadkach jest suchy i chłodny, ale obszary występowania *P. sungorus* należą jeszcze do strefy umiar-

kowej, a obszary występowania *P. campbelli* - już do strefy kontynentalnej. Klimat w strefie kontynentalnej jest bardziej skrajny i zmienny. Gwałtowne wahania temperatur występują zarówno w ciągu dnia, jak i sezonowo. Średnie miesięczne temperatury na tych terenach nie przekraczają 15°C. Roczne opady nie przekraczają 210 mm i aż połowa z nich ma miejsce w krótkim okresie lipca i sierpnia (MÜLLER i współaut. 2015).

Łagodniejszy klimat terenów zamieszkałych przez *P. sungorus* charakteryzuje się miesięcznymi średnimi temperaturami sięgającymi 20°C i rocznymi opadami wynoszącymi około 420 mm, czyli dwa razy większymi niż w przypadku *P. campbelli*. Duże różnice w warunkach środowiskowych przyczyniły się do wykształcenia u tych gatunków różnic morfologicznych, fizjologicznych i behawioralnych (MÜLLER i współaut. 2015).

W okresie rozrodczym w norach *P. campbelli* utrzymuje się stała temperatura około 18°C. Poza norami, na powierzchni ziemi, temperatury mogą wahać się w przedziale 5-40°C, przy czym w nocy, kiedy chomiczniki są aktywne, zwykle wynoszą poniżej 10°C. Osobniki *P. campbelli* są fizjologicznie i morfologicznie zaadaptowane do bardzo niskich temperatur. Mają powierzchnię ciała bardzo niewielką w stosunku do objętości - zarówno uszy, jak i ogon są małe. Dodatkową termoregulację zapewnia gruba warstwa futra, sięgająca aż do stóp zwierzęcia (WALTON i WYNNE-EDWARDS 1998). Adaptacje u *P. sungorus* są podobne, jednak w trakcie rozwoju ontogenetycznego futro rozwija się wolniej i jest dużo cieńsze (NEWKIRK i współaut. 1998). Cechy te ograniczają utracę ciepła

Ryc. 3. Mapa przedstawiająca zasięgi geograficzne przedstawicieli podrodziny Cricetinae (NEUMANN i współaut. 2006). Zasięgi *P. roborovskii* i *P. campbelli* się częściowo pokrywają. *P. sungorus* jest allopatriczny względem pozostałych gatunków z rodzaju *Phodopus*.

i umożliwiają przeżycie młodych w bardzo niskich temperaturach (WALTON i WYNNE-EDWARDS 1998), jednak czynią chomiczniki wrażliwymi na wysokie temperatury i łatwo ulegającymi hipertermii (SCRIBNER i WYNNE-EDWARDS 1994 a, b, c). Przy temperaturach wyższych niż 20°C chomiczniki tracą dużo wody. Wysoka temperatura wpływa negatywnie również na rozwój młodych (WALTON i WYNNE-EDWARDS 1998).

Habitat obu gatunków stanowi zazwyczaj duża otwarta przestrzeń stepów. Jeden i drugi gatunek tworzy populacje o bardzo niewielkim zagęszczeniu. Według niektórych danych zagęszczenie to wynosi do 25 osobników na 1 km² (WYNNE-EDWARDS i współaut. 1992), a według innych – od 1 do 6 osobników na 1 km² (RENDON i współaut. 2020). Jest to cecha bardzo charakterystyczna dla rodzaju *Phodopus*, rzadka u pozostałych gryzoni (WYNNE-EDWARDS i współaut. 1992).

TRYB ŻYCIA, AKTYWNOŚĆ

Oba gatunki posiadają pewne cechy charakterystyczne dla ssaków prowadzących nocny tryb życia. W warunkach laboratoryjnych takie czynności jak korzystanie z kołowrotka czy picie wody, wykonywane są niemal wyłącznie w nocy. Od pory dnia zależy również ich temperatura ciała – w nocy wyższa niż w dzień o ok. 1,5°C. *Phodopus sungorus* wykazują jednak krótszą aktywność, a samice tego gatunku, w porównaniu do samic *P. campbelli*, spędzają mniej czasu na takich aktywnościach, jak czyszczenie się, eksploracja i znakowanie terenu (SCRIBNER i WYNNE-EDWARDS 1994a). Badania wykazały, że osobniki *P. campbelli* budzą się jeszcze przed zmrokiem i spędzają na powierzchni ziemi 2,5 razy więcej czasu niż *P. sungorus*. *Phodopus sungorus* budzą się dopiero po zmroku, czasem nawet długo po zachodzie słońca (WYNNE-EDWARDS i współaut. 1999).

Samice *P. campbelli* odbywają długie wędrówki, pokonując dobowo kilka razy większe odległości niż przedstawiciele obu płci *P. sungorus*. Samce *P. campbelli* również są dobrze przystosowane do długich wędrówek – biegają kilka razy szybciej niż samice tego samego gatunku i przedstawiciele obu płci *P. sungorus*. Obserwacje w naturze potwierdzane są wzorami aktywności w laboratorium, mierzonymi jazdą w kołowrotku. Tak duża aktywność *P. campbelli* jest kolejną konsekwencją surowych warunków, zmuszających do intensywniejszego poszukiwania pożywienia na dłuższych odległościach niż w przypadku *P. sungorus* (WYNNE-EDWARDS i współaut. 1999).

Ponieważ oba gatunki do pewnego stopnia reagują na zmianę długości dnia i nocy, wykorzystywane są do badań nad funkcjonowaniem szyszynki i wpływem sezonowych zmian fotoperiodu na rozmnażanie. Jednak *P. sungorus* jest do tego lepszym modelem – jego reakcje są wyrazistsze, a fizjologia bardziej zależna od fotoperiodu (EBLING 1994). Duża sezonowość i okresowa dużo mniejsza dostępność pokarmu na Syberii wymaga regularnych zmian w fizjologii i behawiorze. Chomiczniki nie wykształciły endogennego rytmu okołorocznego. Zamiast tego adaptują się do sezonowych zmian w otoczeniu, reagując bezpośrednio na długość dnia i nocy. Uczestniczy w tym układ neuroendokrynnny, a szczególną rolę odgrywają zmiany poziomu melatoniny. W warunkach laboratoryjnych można, zmieniając warunki oświetlenia i temperaturę, sztucznie wpływać na fizjologię tych zwierząt. Skracając czas oświetlania laboratorium, wywołuje się u chomiczników zmianę fenotypu na zimowy (SCHÖTTNER i współaut. 2012, MÜLLER i współaut. 2015).

Różnice w fenotypie zimowym i letnim są szczególnie wyraźne w zachowaniach rozrodczych i w poziomie agresji. Okres rozrodczy chomiczników przypada na lato, kiedy dni są długie. Zimą u obu gatunków obserwuje się zmniejszenie jąder (niekiedy aż do całkowitej regresji) i zahamowanie spermatogenezy, ale u *P. sungorus* ma to miejsce już w drugiej połowie września, a u *P. campbelli* dopiero pod koniec października (MÜLLER i współaut. 2015). Niektóre badania wskazują jednak, że *P. campbelli* może zachować zdolności reprodukcyjne w zimie (TIMONIN i współaut. 2006).

W zimie u *P. sungorus* poziom agresji jest wysoki, mimo niskiego poziomu hormonów płciowych, które zwykle u innych gatunków przyczyniają się do występowania zachowań agresywnych. Najprawdopodobniej za wysoką agresję u chomiczników odpowiadają inne czynniki – możliwe, że jest to reakcja na deficyt jedzenia. Zaobserwowano to zjawisko zarówno u samców, jak i u samic (BAILEY i współaut. 2016, RENDON i współaut. 2017).

Wraz z wydłużaniem nocy wydłuża się również czas dobowej aktywności chomiczników. W przypadku *P. sungorus* okres aktywności wydłuża się symetrycznie – budzą się wcześniej i zasypiają później o taki sam odcinek czasu. Inaczej jest u *P. campbelli* – ich rytm jest bardziej nieregularny, niektóre osobniki wydłużają okres aktywności w okolicach zmierzchu, a inne w okolicach świtu (MÜLLER i współaut. 2015).

Skracanie się dnia powoduje u chomiczników zmniejszenie apetytu i przekierowanie metabolizmu na wykorzystywanie re-

Rys. 4. Letnie (lewa strona) i zimowe (prawa strona) futro u *P. sungorus* (RENDON i współaut. 2017).

zerw energetycznych zawartych w tłuszczu w obrębie jamy brzusznej – jest to strategia radzenia sobie z mniejszą dostępnością pokarmu. W zimie masa ciała chomiczników spada nawet o 44%, przy czym spadek ten jest większy i zachodzi wcześniej u *P. sungorus* niż u *P. campbelli* (MÜLLER i współaut. 2015). Jest to nietypowe zjawisko, ponieważ mniejsze rozmiary ciała związane są z mniej korzystnym stosunkiem powierzchni ciała do objętości, przez co zwierzęta tracą więcej ciepła. Jednak osobniki mniejsze mają mniejsze zapotrzebowania energetyczne, a utracie ciepła zapobiega bardzo grube zimowe futro.

U *P. sungorus* zimowe futro różni się nie tylko gęstością, ale też zabarwieniem – jest białe, podczas gdy futro letnie jest szaro-brązowe. U *P. campbelli* można niekiedy zaobserwować lekkie, ale stosunkowo niewielkie rozjaśnienie futra (Ryc. 4) (MÜLLER i współaut. 2015).

DIETA

O ile ziarna stanowią dużą część diety obu gatunków, to osobniki *P. sungorus* ograniczają się niemal wyłącznie do nich, podczas gdy *P. campbelli* jest gatunkiem w większym stopniu wszystkożernym. *Phodopus campbelli* i *P. sungorus* są w stanie ograniczyć pobieranie wody wyłącznie do zawartej w pożywieniu, ale klimat terenów zamieszkiwanych przez *P. sungorus* umożliwia częste picie wody w postaci rosy. Taka woda jest bardzo rzadko dostępna dla *P. campbelli*, dla którego częstszym źródłem wody jest mięso larw chrząszczy (SCRIBNER i WYNNE-EDWARDS 1994b).

Gospodarka wodna u *P. sungorus* jest dużo sprawniejsza. *Phodopus sungorus* lepiej toleruje niski poziom wody w środowisku. Deficyt wody wywiera mniej negatywny wpływ na reprodukcję czy rozwój młodych.

Przy tym ciekawe jest, że mocz u *P. sungorus* jest mniej zagęszczony. Dotychczas nie wyjaśniono, dlaczego mimo mniej zagęszczonego moczu *P. sungorus* lepiej rozwijają się przy deficycie wody od swoich kuzynów (SCRIBNER i WYNNE-EDWARDS 1994b).

W warunkach laboratoryjnych wykazano subtelne różnice dotyczące skłonności *P. campbelli* i *P. sungorus* do drapieżnictwa. Chomiczniki, podobnie jak większość gryzoni, zwykle uzupełniają dietę o pokarm pochodzenia zwierzęcego. Najczęściej są to małe bezkręgowce: prostoskrzydłe, motyle i larwy chrząszczy, jednak najczęściej osobniki osłabione, o obniżonej sprawności, co wskazywałoby raczej na to, że zdolności chomiczników do polowania nie są dobrze rozwinięte (LEVENETS i współaut. 2019).

Strategie polowania u chomiczników są słabo opisane. Doświadczenia pokazują, że *P. campbelli* instynktownie reagują na ofiarę już przy pierwszej styczności z nią, natomiast u *P. sungorus* jest to raczej zdolność wyuczona w trakcie kontaktu z potencjalnym pożywieniem i rzadko wykorzystywana (LEVENETS i współaut. 2019). Różnice te mogą wynikać z większego zapotrzebowania u *P. campbelli* na pokarm mokry (SCRIBNER i WYNNE-EDWARDS 1994b).

ZACHOWANIA ROZRODCZE

Phodopus campbelli są jednymi z nielicznych ssaków, u których występuje obligatoryjna monogamia, a ponadto samce uczestniczą aktywnie w opiece rodzicielskiej nad młodymi (WYNNE-EDWARDS 1995, 1998). W przeciwieństwie do nich, *P. sungorus* jest typowym gatunkiem poligamicznym – samice wydają na świat wiele miotów z różnymi samcami. W warunkach laboratoryjnych zdarza się, że samice są dominujące, czego nigdy nie wykazano u *P. campbelli* (WYNNE-EDWARDS 1987, WYNNE-EDWARDS i LISK 1987).

Różnice ujawniają się także w przebiegu kopulacji. Zakleszczenie trwa pięć razy dłużej u *P. sungorus* i u tego gatunku próba nakłonienia samicy do kopulacji częściej prowadzi do penetracji. Interakcje między osobnikami odmiennej płci są u *P. sungorus* dużo bardziej agresywne (WYNNE-EDWARDS i LISK 1987). Samce *P. sungorus* okazują również więcej agresji względem miotu. Młode samce w małym stopniu różnią się jeszcze zachowaniem od samic, a ich agresja względem młodych zwiększa się wraz z wiekiem. Dorosłe niespółkujące samce często atakują szczenięta. Do pewnego stopnia zmienia się to po pierwszej kopulacji i doświadczeniach z pierwszym miotem. Samce stają się mniej agresywne i niekiedy mogą w jakimś stop-

niu asystować w opiece nad młodymi, chociaż nigdy nie są tak zaangażowane w opiekę rodzicielską jak samce *P. campbelli* (GIBBER i współaut. 1984). Niektóre badania zaprzeczają fakultatywnej opiece rodzicielskiej ze strony samców *P. sungorus* wskazując, że nawet takie stresory jak skrócenie fotoperiodu czy duży wzrost temperatury nie zwiększają częstości opiekuńczych zachowań u samców tego gatunku. Uległość samicy również nie wywiera takiego wpływu (TIMONIN i WYNNE-EDWARDS 2006).

Samce *P. campbelli* współuczestniczą w wychowywaniu młodych, a ich rola jest dwójaka. Po pierwsze pośrednio wpływają na fizjologię samic. Im dłuższy bezpośredni kontakt samicy z młodymi, tym większe prawdopodobieństwo wystąpienia u niej hipertermii. Samiec, zajmując się potomstwem, odciąża samice i pozwala jej na wyregulowanie temperatury ciała (WALTON i WYNNE-EDWARDS 1998).

Drugi, bezpośredni wpływ, związany jest z wysoce opiekuńczymi zachowaniami względem młodych, nie tylko w porównaniu do *P. sungorus*, ale również na tle większości poznanych gryzoni. Tuż przed narodzinami pierwszego miotu, zanim jeszcze dojdzie do pierwszego kontaktu z młodymi, przechodzą serię przemian hormonalnych, w wyniku których zaczynają wykazywać liczne zachowania ojcowskie, m. in. wylizują płyn owodniowy i ułatwiają wyjście szczeniaków z kanału rodowego przy użyciu siekaczy i łap. Zaobserwowano także wylizywanie nozdrzy młodych, aby je oczyścić i tym samym ułatwić pierwsze oddechy. Oczyszczają szczeniaki z pozostałości błon płodowych i zjadają łożysko. Ponadto pomagają samicom w opiece pilnując, aby potomstwo nie oddalało się zbyt daleko od gniazda i przynosząc pożywienie w workach policzkowych (JONES i WYNNE-EDWARDS 2000). Zachowania opiekuńcze u samców *P. campbelli* prawdopodobnie są wrodzone i nie wymagają zewnętrznych czynników wyzwalających, takich jak np. zapachowe, dźwiękowe czy wizualne wskazówki ze strony ciężarnej samicy (JONES i WYNNE-EDWARDS 2001).

U *P. campbelli* wykazano, że samice w wyborze partnera kierują się w mniejszym stopniu stanem zdrowia samca, czy innymi czynnikami świadczącymi o dobrych genach, a raczej cechami, które czynią ich potencjalnie dobrymi ojcami dla młodych. Istotne jest zachowanie samca podczas kopulacji. Samice unikają tych samców, które w agresywny sposób próbowały nakłonić je do kopulacji (ROGOVIN i współaut. 2017).

Samice obu gatunków bardzo agresywnie bronią swoich młodych, czyli wykazują wysoką tzw. agresję matczyną (GAMMIE i NELSON 2005).

Zmiana poziomu poszczególnych hormonów płciowych w cyklu rujowym u *P. sungorus* jest podobna jak u innych gryzoni. U *P. campbelli* zachodzi inaczej, co może być związane z dwurodzicielskim modelem opieki nad młodymi (MCMILLAN i WYNNE-EDWARDS 1998).

U obu chemiczników sezon reprodukcyjny występuje w tym samym czasie (NEWKIRK i współaut. 1997). Jest on krótki, dlatego oba gatunki mają bardzo szybki cykl reprodukcyjny. Miot odstawiany jest niezwykle szybko, co pozwala zwierzętom w krótkim czasie po narodzinach pierwszego miotu wydać na świat drugi (SCRIBNER i WYNNE-EDWARDS 1994a, c). Ciąża trwa tylko 18 dni i natychmiast po wydaniu na świat potomstwa samica jest w stanie ponownie zająć w ciążę. Od pierwszego krycia do narodzin drugiego miotu może minąć jedynie 36 dni. Okres ten jest taki sam u obu gatunków, mimo że szczeniata *P. sungorus* szybciej uzyskują termiczną niezależność od matki. W niektórych warunkach opóźnienie w narodzinach drugiego miotu może wystąpić w wyniku tzw. diapauzy poimplantacyjnej. Jest to zjawisko bardzo rzadkie u ssaków, prawdopodobnie występuje jeszcze tylko u nietoperzy (NEWKIRK i współaut. 1997).

Młode obu gatunków rodzą się podobnej wielkości i wagi. Szczeniaki *P. sungorus* rozwijają się dużo szybciej, wcześniej osiągając duże rozmiary i niezależną termoregulację. Ich matka szybciej pozostawia je same w gnieździe (NEWKIRK i współaut. 1998). Kolejną różnicą między tymi gatunkami jest inna dynamika struktury miotu – u *P. campbelli* poszczególne dojrzewające szczeniaki stają się bardzo zróżnicowane wielkością, natomiast u *P. sungorus* młode rosną równomiernie, osiągając podobne rozmiary. Prawdopodobnie związane jest to z innym modelem opieki nad młodymi. U *P. sungorus* samice inwestują tyle samo zasobów w każdego potomka w miocie, w przeciwieństwie do *P. campbelli* (STULBERG i WYNNE-EDWARDS 1998). Młode *P. sungorus*, mimo szybkiego osiągania samodzielnej termoregulacji, nie zaprzestają gwałtownie rosnąć, co sugeruje, że wydatki energetyczne poniesione na termoregulację są w jakiś sposób rekompensowane. U *P. campbelli* wzrost zostaje zahamowany aż w 44% w momencie osiągnięcia przez szczeniaki samodzielności termoregulacyjnej – mechanizm kompensacji nie jest u nich obecny (NEWKIRK i współaut. 1998).

ZACHOWANIA SPOŁECZNE

Oba gatunki rozróżniają się nawzajem za pomocą węchu, wyraźnie preferując zapach przedstawicieli własnego gatunku. Najpraw-

dopodobniej jest to umiejętność wyuczona, ponieważ osobniki hodowane z przedstawicielami drugiego gatunku mają odwrócone preferencje (VASILIEVA i współaut. 2001). Bariera rozrodcza oparta na komunikacji chemicznej jest słabo wykształcona (FEOKTISTOVA i współaut. 2007).

Oba chomiczniki mają 4 typy gruczołów zapachowych, dzięki którym znaczą swój teren. Są to: gruczoł łojowy na brzuchu, gruczoł piżmowy znajdujący się na pyszczku, gruczoły Hardera i gruczoły znajdujące się za uszami. Gruczoł piżmowy ma za zadanie znaczyć zapachem pożywienie noszone przez chomicznika w torebkach policzkowych. Samice chomiczników znaczą teren również wydzielaną z pochwy. Pewną rolę w znaczeniu terenu odgrywa również mocz i kał (WYNNE-EDWARDS i współaut. 1992). Mocz tych gatunków ma podobny profil substancji lotnych, jednocześnie mocno różniący się od profilu moczu *P. roborovskii* (SOINI i współaut. 2005).

Phodopus campbelli znakują teren ponad dwukrotnie częściej od *P. sungorus*. Samice obu gatunków znakują równie intensywnie każdy teren, na którym się znajdują, natomiast samce częściej znakują miejsca w pobliżu terytorium samic (WYNNE-EDWARDS i LISK 1987). Samce *P. campbelli* znakują intensywnie również te miejsca, w których ich terytorium graniczy z terytoriami innych samców. U samic zaobserwowano tendencję do wybierania miejsc osłoniętych przed opadami przez trawy i krzewy, co zapewnia śladom większą trwałość (WYNNE-EDWARDS i współaut. 1992).

Wiele danych wskazuje na występowanie w naturze odmiennych struktur populacji tych dwóch gatunków. W przypadku *P. campbelli* terytoria osobników tej samej płci są ściśle oddzielone, podczas gdy populacje *P. sungorus* są bardziej zageszczone i kontakty między osobnikami tej samej płci częstsze. Podobnych wniosków dostarczają obserwacje w laboratorium. Między dorosłymi niespokrewnionymi osobnikami tej samej płci *P. campbelli* rzadko obserwowano bezpośredni kontakt, w przeciwieństwie do *P. sungorus*, u których zdarza się tworzenie struktur hierarchicznych (WYNNE-EDWARDS i LISK 1986).

W warunkach laboratoryjnych u chomiczników również zaobserwowano bardzo wyraźne różnice w wewnątrzgatunkowych stosunkach osobników tej samej płci i gatunku. Samce *P. campbelli* były agresywniejsze niż *P. sungorus* wobec innych samców swego gatunku, zadając im niekiedy poważne rany. U samic było odwrotnie - to samice *P. sungorus* zachowywały się bardziej agresywnie względem innych samic. Mimo

innego poziomu agresji u osobników różnych płci, *P. campbelli* charakteryzują się ogólnie większą agresją niż *P. sungorus* i są w stanie walczyć z innymi osobnikami aż do śmierci któregoś z nich, podczas gdy u *P. sungorus* występuje zahamowanie agresji, gdy drugi osobnik okaże uległość (WYNNE-EDWARDS i LISK 1986).

Opisywane gatunki różnią się strategią atakowania przeciwnika. Na strategię ataku *P. campbelli* składa się w dużym stopniu drapanie przeciwnika i ruchy przypominające ciosy bokserskie, które u *P. sungorus* są rzadsze. *Phodopus sungorus* atakują ruchem precyzyjnie skierowanym w stronę wrażliwych tkanek przeciwnika: w brzuch lub w bok (GAMMIE i NELSON 2005). Badania nad młodymi *P. campbelli* wykazały, że podczas zabawy około 70% ataków kierowanych jest w stronę pyska, a pozostała część w stronę czubka głowy lub zadu. W przeciwieństwie do zabawy, w trakcie poważnych walk między osobnikami ciosy w pysk niemal nie występują, a celem większości ataków jest czubek głowy i zad (PELLIS i PELLIS 1989).

Chomiczniki inaczej reagują na obecność zagrożenia: u *P. campbelli* odnotowano wyższy niż u *P. sungorus* poziom stresu fizjologicznego w reakcji na zapach drapieżnika (FEOKTISTOVA i współaut. 2007).

PODSUMOWANIE

Mimo bliskiego pokrewieństwa i dużego podobieństwa w morfologii, *P. campbelli* i *P. sungorus* różnią się istotnie fizjologią i behawiorem. Subtelne różnice w klimacie zdecydowały o odmiennym kierunku ewolucji tych gatunków. Wytworzyły się między nimi częściowe mechanizmy izolacji rozrodczej. Również analizy molekularne potwierdzają ich status jako odrębnych gatunków. *Phodopus campbelli* posiada wiele cech unikatowych wśród gryzoni, a nawet wśród ssaków. Jest to gatunek obligatoryjnie monogamiczny, z opieką dwurodzicielską. Występuje u niego fakultatywnie diapauza poimplantacyjna. Tak duża specjalizacja, mocno odróżniająca jeden gatunek z grupy siostrzanej, jest czymś wyjątkowym i wymagającym dokładnego zbadania.

Streszczenie

Chociaż osobniki *Phodopus sungorus* i *P. campbelli* były wykorzystywane do badań laboratoryjnych już od lat 60., do późnych lat 80. klasyfikowano je jako jeden gatunek. Dopiero analizy genetyczne i badania nad hybridami jednoznacznie potwierdziły ich status dwóch oddzielnych gatunków. Gatunki te są bardzo zbliżone fenotypowo i charakteryzują się wieloma cechami wspólnymi, m.in. podobnymi rozmiarami osobników dorosłych i szczeniaków, takim samym czasem trwania ciąży. Mimo bliskiego pokrewieństwa i dużego podobieństwa w

morfologii, *P. campbelli* i *P. sungorus* różnią się istotnie fizjologią i behawiorem, co prawdopodobnie wynika z zamieszkiwania innych stres klimatycznych. Pochodzący ze strefy kontynentalnej *P. campbelli* posiada wiele cech unikatowych wśród gryzoni, a nawet wśród ssaków. Jest to gatunek obligatoryjnie monogamiczny, z opieką dwurodzicielską. Występuje u niego fakultatywnie diapauza poimplantacyjna. Tak duża specjalizacja, mocno odróżniająca jeden gatunek z grupy siostrzanej, jest czymś wyjątkowym i wymagającym dokładnego zbadania.

LITERATURA

- BAILEY A. M., RENDON N. M., O'MALLEY K. J., DEMAS G. E., 2016. Food as a supplementary cue triggers seasonal changes in aggression, but not reproduction, in Siberian hamsters. *Physiol. Behav.* 167, 298-308.
- BIKCHURINA T. I., TISHAKOVA K. V., KIZILOVA E. A., ROMANENKO S. A., SERDYUKOVA N. A., TORGASHEVA A. A., BORODIN P. M., 2018. Chromosome synapsis and recombination in male-sterile and female-fertile interspecies hybrids of the dwarf hamsters (*Phodopus*, *Cricetidae*). *Genes* 9, 227.
- EBLING F. J. P., 1994. Photoperiodic differences during development in the dwarf hamsters *Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 95, 475-482.
- ELLERMAN J. R., HAYMAN R. W., HOLT G. W. C., 1943. The families and genera of living rodents, with a list of named forms (1758-1936). Vol. II. *Muridae*. British Museum (Natural History).
- FEOKTISTOVA N. Y., NAIDENKO S. V., KROPOTKINA M. V., BOVIN P. M., 2007. Comparative analysis of the effect of predator odor on morphological and physiological parameters of adult male campbell hamsters (*Phodopus campbelli*) and dwarf hamsters (*Phodopus sungorus*). *Rus. J. Ecol.* 38, 426-429.
- FEOKTISTOVA N. Y., CHERNOVA O. F., MESHCHERSKII I., G. 2013. Decorative forms of hamsters of the genus *Phodopus* (Mammalia, *Cricetinae*): analysis of genetic lines distribution and features of hair changes. *Biol. Bull. Rev.* 3, 57-72.
- FEOKTISTOVA N. Y., KROPOTKINA M. V., POTASHNIKOVA E. V., GUREEVA A. V., KUZNETSOVA E. V., KUZNETSOVA E. V., SURGOV A. V., 2019. Speciation in allopatric species of the hamster subfamily *Cricetinae* (Rodentia, *Cricetidae*). *Biol. Bull. Rev.* 9, 230-242.
- GAMMIE S. C., NELSON R. J., 2005. High maternal aggression in dwarf hamsters (*Phodopus campbelli* and *P. sungorus*). *Aggressive Beh.* 31, 294-302.
- GIBBER J. R., PIONTKIEWITZ Y., TERKEL J., 1984. Response of male and female Siberian hamsters towards pups. *Beh. Neural Biol.* 42, 177-182.
- JONES J., WYNNE-EDWARDS K. E., 2000. Paternal hamsters mechanically assist the delivery, consume amniotic fluid and placenta, remove fetal membranes, and provide parental care during the birth process. *Hormones Behav.* 37, 116-125.
- JONES J., WYNNE-EDWARDS K. E., 2001. Paternal behaviour in biparental hamsters, *Phodopus campbelli*, does not require contact with the pregnant female. *Anim. Behav.* 62, 453-464.
- LEVENETS J. V., PANTELEEVA S. N., REZNIKOV ZH. I., GUREEVA A. V., FEOKTISTOVA N. Y., SUROV A. V., 2019. Experimental comparative analysis of hunting behavior in four species of *Cricetinae* hamsters. *Bull.* 46, 1182-1191.
- LINCOLN R., BOXSHALL G., CLARK P., 1998. *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- MCMILLAN H. J., WYNNE-EDWARDS K. E., 1998. Evolutionary change in the endocrinology of behavioral receptivity: divergent roles for progesterone and prolactin within the genus *Phodopus*. *Biol. Reproduct.* 59, 30-38.
- MESHCHERSKY I. G., FEOKTISTOVA N. Y., 2009. Intraspecific organization of dwarf hamsters *Phodopus campbelli* and *Phodopus sungorus* (Rodentia: *Cricetinae*) basing on mtDNA analysis. *Doklady Akademii Nauk* 424, 279-282.
- MÜLLER D. J., HAUER J., SCHÖTTNER K., FRITZSCHE P., WEINERT D., 2015. Seasonal adaptation of dwarf hamsters (Genus *Phodopus*): differences between species and their geographic origin. *J. Comp. Physiol.* 185, 917-930.
- NEUMANN K., MICHAUX J., LEBEDEV V., 2006. Molecular phylogeny of the *Cricetinae* subfamily based on the mitochondrial cytochrome b and 12S rRNA genes and the nuclear vWF gene. *Mol. Phylogen. Evol.* 39, 135-148.
- NEWKIRK K. D., MCMILLAN H. J., WYNNE-EDWARDS K. E., 1997. Length of delay to birth of a second litter in dwarf hamsters (*Phodopus*): evidence for post-implantation embryonic diapause. *J. Exp. Zool.* 278, 106-114.
- NEWKIRK K. D., CHEUNG B. L., SCRIBNER S. J., WYNNE-EDWARDS K. E., 1998. Earlier thermoregulation and consequences for pup growth in the Siberian versus Djungarian dwarf hamster (*Phodopus*). *Physiol. Behav.* 63, 435-443.
- PELLIS S. M., PELLIS V. C., 1989. Targets of attack and defense in play-fighting of the Djungarian hamster *Phodopus campbelli*: links to fighting and sex. *Aggressive Behav.* 15, 217-234.
- RENDON N. M., AMEZ A. C., PROFFITT M. R., BAUSERMAN E. R., DEMAS G. E., 2017. Aggressive behaviours track transitions in seasonal phenotypes of female Siberian hamsters. *Funct. Ecol.* 31, 1071-1081.
- RENDON N. M., PETERSEN C. L., MUNLEY K. M., AMEZ A. C., BOYES D. L., KINGSBURY M. A., DEMAS G. E., 2020. Seasonal patterns of melatonin alter aggressive phenotypes of female Siberian hamsters. *J. Neuroendocrinol.*, doi:10.1111/jne.12894.
- ROGOVIN K. A., HRUSHCHOVA A. M. K., HEKAROVA O. N. S., VASILIEVA N. A., 2017. Females choose gentle, but not healthy or macho males in Campbell dwarf hamsters (*Phodopus campbelli* Thomas 1905). *Curr. Zool.* 63, 545-554.
- ROSS P. D., 1995. *Phodopus campbelli*. *Mammalian Spec.* 503, 1-7.
- ROSS P. D., 1998. *Phodopus sungorus*. *Mammalian Spec.* 595, 1-9.
- SCHÖTTNER K., SCHMIDT M., HERING A., SCHATZ J., WEINERT D., 2012. Short-day response in Djungarian hamsters of different circadian phenotypes. *Chronobiol. Int.* 29, 430-442.
- SCRIBNER S. J., WYNNE-EDWARDS K. E., 1994a. Disruption of body temperature and behavior rhythms during reproduction in dwarf hamsters (*Phodopus*). *Physiol. Behav.* 55, 361-369.
- SCRIBNER S. J., WYNNE-EDWARDS K. E., 1994b. Moderate water restriction differentially constrains reproduction in two species of dwarf hamster (*Phodopus*). *Canad. J. Zool.* 72, 1589-1596.

- SCRIBNER S. J., WYNNE-EDWARDS K. E. 1994c. Thermal constraints on maternal behavior during reproduction in dwarf hamsters (*Phodopus*). *Physiol. Behav.* 55, 897-903.
- SOINI H. A., WIESLER D., APFELBACH R., KÖNIG P., VASILIEVA N. Y., NOVOTNY M. V., 2005. Comparative investigation of the volatile urinary profiles in different *phodopus* hamster species. *J. Chem. Ecol.* 31, 1125-1143.
- STULBERG S. E., WYNNE-EDWARDS K. E., 1998. Maternal and pup contributions to different patterns of pup growth in *Phodopus* species. *Physiol. Behav.* 64, 715-722.
- TIMONIN M. E., WYNNE-EDWARDS K. E., 2006. Neither reduced photoperiod, nor female-related social cues, nor increased maternal thermal stress result in a paternally responsive *Phodopus sungorus* male. *Physiol. Behav.* 88, 309-316.
- TIMONIN M. E., PLACE N. J., WANDERER E., WYNNE-EDWARDS K. E., 2006. *Phodopus campbelli* detect reduced photoperiod during development but, unlike *Phodopus sungorus*, retain functional reproductive physiology. *Reproduction* 132, 661-670.
- VASILIEVA N., YU., 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* 107, 217-236.
- WALTON J., WYNNE-EDWARDS K. E., 1998. Paternal care reduces maternal hyperthermia in Djungarian hamsters (*Phodopus campbelli*). *Physiol. Behav.* 63, 41-47.
- WILSON D. E., REEDER D. M., 2005. *Mammal Species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press.
- WYNNE-EDWARDS K. E., 1987. Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: pup survival under different parenting conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20, 427-437.
- WYNNE-EDWARDS K. E., 1995. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamsters (*Phodopus*). *Animal Behav.* 50, 1571-1585.
- WYNNE-EDWARDS K. E., 1998. Evolution of parental care in *Phodopus*: Conflict between adaptations for survival and adaptations for rapid reproduction. *Am. Zool.* 38, 238-250.
- WYNNE-EDWARDS K. E., 2003. From dwarf hamster to daddy: the intersection of ecology, evolution, and physiology that produces paternal behavior. *Adv. Study Behav.* 32, 207-261.
- WYNNE-EDWARDS K. E., LISK R. D., 1986. Behavioral interactions differentiate Djungarian (*Phodopus campbelli*) and Siberian (*Phodopus sungorus*) hamsters. *Canad. J. Zoology* 65, 2229-2235.
- WYNNE-EDWARDS K. E., LISK R. D., 1987. Male-female interactions across the female estrous cycle: a comparison of two species of dwarf hamster (*Phodopus campbelli* and *Phodopus sungorus*). *J. Comp. Psychol.* 101, 335-344.
- WYNNE-EDWARDS K. E., SUROV A. V., TELITZINA A. Y., 1992. Field studies of chemical signalling: direct observations of dwarf hamsters (*Phodopus*) in Soviet Asia. *Chem. Signals Vertebrates*, doi: 10.1007/978-1-4757-9655-1_74.
- WYNNE-EDWARDS K. E., SUROV A. V., TELITZINA A. Y., 1999. Differences in endogenous activity within the genus *Phodopus*. *J. Mammal.* 80, 855-865.

KOSMOS Vol. 70, 4, 711-719, 2021

NIKOLA GÓRAL

Students Society of Biologists, Faculty of Biology and Biotechnology, Maria Curie-Skłodowska University in Lublin, Akademicka 19.
20-033 Lublin, E-mail: goral.nikola@gmail.com

SIMILARITIES AND DIFFERENCES BETWEEN CRYPTIC SPECIES OF HAMSTERS: *PHODOPUS SUNGORUS* AND *PHODOPUS CAMPBELLI*. BEHAVIOR AND PHYSIOLOGY

Summary

Although *Phodopus sungorus* and *P. campbelli* have been used for laboratory research since the 1960s, they were classified as a single species until the late 1980s. Only genetic analyzes and research on hybrids unequivocally confirmed their status as two separate species. These species are phenotypically very similar and are characterized by many common features, including similar sizes of adults and puppies, same duration of pregnancy. Despite the close relationship and great similarity in morphology, *P. campbelli* and *P. sungorus* differ significantly in physiology and behavior, which is probably the consequence of inhabiting different climatic zones. Originating from the continental zone, *P. campbelli* has many features that are unique among rodents and even among mammals. It is an obligatorily monogamous species with two-parent care. It has facultative post-implantation diapause. Such an advanced specialization, strongly distinguishing one species from its sister group, is unique and requires further careful study.

Key words: adaptations, Cricetinae, cryptic species, *Phodopus*, speciation