



УДК 599.32.4:577.95

ПОСТНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ДВУХ ВИДОВ КРЫС (*RATTUS RATTUS* LINNAEUS, 1758 И *R. TANEZUMI* TEMMINCK, 1844)

С.А. Саблина* и Е.П. Тихонова

Учреждение Российской академии наук Зоологический институт РАН, Университетская наб., 1, 199034
Санкт-Петербург, Россия; e-mails: sve-sablina@yandex.ru; ellobius@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Исследования проводили на лабораторных колониях крыс, относящихся к разным хромосомным типам: океанийскому ($2n = 38$) – *Rattus rattus* и азиатскому ($2n = 42$) – *Rattus tanezumi*. Пятнадцать пометов (93 детеныша) *R. rattus* и 27 пометов (131 детеныш) *R. tanezumi* ежедневно взвешивали и измеряли. С 1-го по 17-й день регистрировали вес, длину тела, хвоста и ступни, отмечали особенности развития детенышей (сроки обособления ушных раковин, расхождение пальцев на передних и задних конечностях, прорезывание верхних и нижних резцов, прозревание), фиксировали изменения окраски и формирование меха и особенности поведения. Обнаружены более высокая жизнестойкость, крупные размеры и быстрые темпы развития детенышей *R. rattus*, а также существенные различия в размножении (сезонность у *R. rattus* и круглогодичность у *R. tanezumi*). Что касается развития поведения и двигательной активности, отличия в их формировании незначительны.

Ключевые слова: онтогенез, размножение, сравнение, *Rattus rattus*, *Rattus tanezumi*

POSTNATAL DEVELOPMENT AND SOME FEATURES OF REPRODUCTION OF THE TWO SPECIES OF RATS (*RATTUS RATTUS* LINNAEUS, 1758 AND *RATTUS* *TANEZUMI* TEMMINCK, 1844)

S.A. Sablina* and E.P. Tikhonova

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb., 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mails: sve-sablina@yandex.ru; ellobius@zin.ru

ABSTRACT

Laboratory rat colonies, belonging to two different chromosome types: Oceanian ($2n = 38$), *Rattus rattus* and Asian ($2n = 42$), *Rattus tanezumi* have been studied. Fifteen litters (93 pups) of *R. rattus* and 27 litters (131 pups) of *R. tanezumi* were weighed and measured every day. From the first through the 17th day weight, lengths of body, tail and foot were recorded, characteristic features of development of pups (time of separation of ears, divergence of fingers on the fore- and hind limbs, eruption of upper and lower incisors, opening of eyes) were noted, changes of coloration and forming of fur and behavioral patterns were fixed. Higher viability, larger sizes and higher rates of development of pups of *R. rattus*, and also essential differences in breeding (seasonality in *R. rattus* and year-round cycle in *R. tanezumi*) have been discovered. The differences in development of behavior and moving activity are slight.

Key words: ontogeny, reproduction, comparison, *Rattus rattus*, *Rattus tanezumi*

*Автор-корреспондент / Corresponding author

ВВЕДЕНИЕ

Биология и систематика крыс комплекса *Rattus rattus* остаются недостаточно изученными. Наша работа посвящена изучению размножения и постнатального развития двух видов крыс: *Rattus rattus* Linnaeus, 1758 и *Rattus tanezumi* Temminck, 1844, относящихся к разным хромосомным типам: океанийскому ($2n = 38$) и азиатскому ($2n = 42$) соответственно.

Виды выбраны не случайно. Долгое время крысы с хромосомным набором $2n = 38$ и $2n = 42$ считались кариотипическими формами черной крысы, зарождающимися видами (Булатова и др. 1992; Као Ван Шунг и Кузнецов 1992; Baverstok et al. 1983). В экспериментах по гибридизации в лабораторных условиях Т. Йосида были получены плодовые гибриды (Yosida et al. 1985), однако в настоящее время, благодаря цитогенетическим, биохимическим и морфологическим особенностям, крысы с хромосомным набором $2n = 42$ выделены в самостоятельный вид *R. tanezumi* (Павлинов 2003; Musser and Carleton 2005).

Поскольку особенности размножения и постнатального развития являются видоспецифичными и важны для уточнения таксономической близости форм, целью нашей работы стало сравнение характерных черт репродукции, а также темпов роста, развития и поведения детенышей двух видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лабораторная колония *R. rattus* (океанийский тип, $2n = 38$) включала потомков животных отловленных в Эстонии, в окрестностях города Тарту (4 самки, 5 самцов). Основателями колонии *R. tanezumi* (азиатский тип, $2n = 42$) послужили крысы из Северного Вьетнама (6 самок, 3 самца). Диагностику хромосомных наборов провела Н.Ш. Булатова.

Животных содержали в виварии Зоологического института РАН и проводили наблюдения в течение 2 лет за *R. rattus* и 3 лет за *R. tanezumi*. Крысы жили парами в боксах $S = 2-3 \text{ м}^2$ при температуре $18-20 \text{ }^\circ\text{C}$ и световом режиме: 10 часов – свет, 14 часов – темнота. В качестве подстилочного материала использовали опилки и сено, убежищем служили деревянные домики. В рацион входили

зерно, овощи, фрукты; периодически добавляли хлеб, творог, ветви, в летний период – свежую траву. В боксах всегда находились поилки с водой.

При описании роста детенышей использовали крысят, рожденных от 7 самок *R. rattus* («r») и 16 самок *R. tanezumi* («t»). Были обследованы 15 пометов «r» (93 детеныша) и 27 пометов «t» (131 детеныш). В анализ вошло 18 межродовых интервалов у *R. rattus* и 27 – у *R. tanezumi*. Величину вывода определяли в первые сутки после родов. На вторые сутки определяли пол детенышей. Для характеристики роста крысят использовали стандартные показатели, ежедневно измеряли вес и длину тела, длину хвоста и ступни. Высоту ушной раковины измеряли на 7-й и 14-й день. Кроме того, регистрировали особенности развития детенышей: сроки обособления ушных раковин, расхождение пальцев на передних и задних конечностях, прорезывание верхних и нижних резцов, прозревание; фиксировали изменения окраски и формирование меха. Также отмечали появление и развитие некоторых форм поведения с первого по семнадцатый день. Наблюдения за поведением детенышей проводили при описании пометов в отдельном чистом садке с подстилкой (в течение 10–15 минут) и в «родном» боксе. Детенышей отсаживали перед появлением следующего помета. В некоторых случаях предыдущий помет оставался в родительском садке.

Статистическую обработку материала проводили с помощью стандартного приложения прикладных программ «Statistica 6.0» для персонального компьютера. Для проверки нормальности распределения показателей каждого параметра использовали тест Шапиро-Уилка. Достоверность различий независимых выборок оценивали, используя критерий t-Стьюдента. Различия считались значимыми при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Размножение. В Европе в природных условиях размножение крыс *R. rattus* отмечено с марта по октябрь (или круглогодично). Количество пометов на протяжении года – от 2 до 6, число детенышей в помете – 4–10 (Gorner and Hackethal 1987), 2–11 (Вигоров 1992).

В Северном Вьетнаме размножение крыс *R. tanezumi* происходит круглогодично. Наибольшую активность наблюдают в апреле–мае и в

сентябре–ноябре, после сезона сильных дождей; число детёнышей в помёте – от 2 до 12 (Као Ван Шунг, личное сообщение).

В виварии ЗИН крысы размножались круглогодично. Сезонные изменения интенсивности размножения у «*t*» были незначительны, а у «*r*» отмечен её подъём в летнее время года, с относительным покоем зимой (Рис. 1). Минимальный срок с момента ссаживания партнёров до рождения детёнышей составил для «*r*» – 25 дней, для «*t*» – 20 дней. Беременность крыс «*r*», равная 20–22 дням, отмечалась ранее (Bentley and Taylor 1965), 20–24 (Gorner and Hackethal 1987). Средний интервал между пометами, следующими один за другим, составил 71.5 день у «*r*» и 63.5 дня у «*t*», наименьший – 29 и 24 соответственно. Среднее число детёнышей в помёте – 6.2 (1–9) у «*r*» и 4.9 (1–9) у «*t*». Соотношение полов детёнышей близко 1:1, с некоторым преобладанием самцов у «*r*». Процент гибели крысят за первые 17 суток у «*t*» составил 13.7%, что значительно пре-

вышает смертность детёнышей у «*r*», равную 4.3% (Табл. 1). Наши данные в сравнении с результатами, полученными ранее другими авторами по черным крысам, приведены в Табл. 2. Что касается гибридизации, то под руководством М.Н. Мейер в нашей виварии были поставлены эксперименты по ссаживанию партнеров описываемых видов и получены плодовитые гибриды в обоих сочетаниях (по 10 пометам), но отмечена повышенная смертность гибридных детёнышей в сочетании – самка *R. tanezumi* на самца *R. rattus* (за первый год жизни – 71%).

Постнатальный рост и сроки формирования экстерьерных признаков детёнышей. Новорожденные крысята обоих видов имеют интенсивно розовую окраску, которая постепенно светлеет; появляется пигментация на спине, ушных раковинах, хвосте. Заметны продольные борозды, разделяющие веки, кольчатость хвоста, мозоли на ступнях; у самок намечаются соски. С первого дня и на протяжении всего периода наблюдений

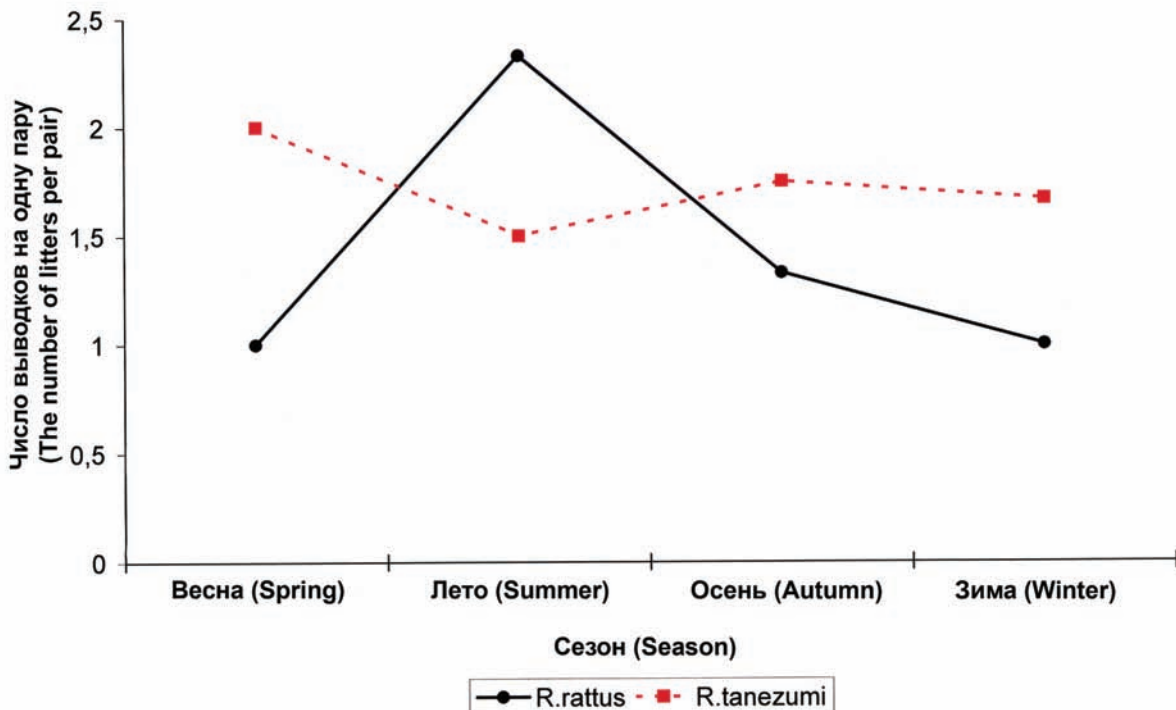


Рис. 1. Репродуктивная активность по сезонам.

Fig. 1. Reproductive activity each season.

Таблица 1. Особенности размножения *Rattus rattus* и *R. tanezumi*.**Table 1.** Characteristic features of breeding *Rattus rattus* and *R. tanezumi*.

Вид (species)	Число размножающихся самок (number of females giving birth)	Число наблюдаемых пометов (number of litters under observation)	Интервал между пометами (interval between litters)	Кол-во обследованных детенышей (number of pups under observation)	Число детенышей в помете (litter size)	Соотношение полов детенышей (Sex ratio of pups)		% гибели детенышей (первые 17 дней) (% of pups deaths (the first 17 day))
						Самки % (females, %) / кол-во особей (number of individuals)	Самцы % (males, %) / кол-во особей (number of individuals)	
<i>Rattus rattus</i>	7	15	71.50 (29–232)	93	6.21 (1–9)	41 / 38	59 / 55	4.30
<i>Rattus tanezumi</i>	16	27	63.48 (24–158)	131	4.85 (1–9)	53 / 69	47 / 62	13.74

Таблица 2. Краткое сравнение роста и развития черных крыс.**Table 2.** Comparative summary of growth and development among black rats.

Источник (source)	Bentley and Taylor (1965)	MsCartney (1972)	Cowan P.E. (1981) 2n = 38	Наши данные (present study) 2n = 38 «r»	Наши данные (present study) 2n = 42 «t»
Место поимки (capture location)	Лондон (London)	о-ва Тихого океана (Pacific islands)	Австралия (Australia)	Эстония (Estonia)	Северный Вьетнам (North Vietnam)
Соотношение полов (sex ratio)	Близко 1:1 (near 1:1)		1:1	Близко 1:1 (near 1:1)	1:1
Размер помета (litter size)	6.2 (2–10)	6.0 (4–9)	7.2 (4–10)	6.2 (1–9)	4.9 (1–9)
Смертность%, 0–18-й день (% of pups deaths, 0–18 day)			6.0	4.3	13.7
Вес новорожденных, г (birth weight, g)	4.9 (3.5–6.4)	4.3	4.8 (3.0–6.2)	5.0	3.4
Обособление ушных раковин, дни (ears up, days)	4.0	3.0 (2–5)	2.6 (1–4)	2.9 (2–4)	3.4 (3–5)
Прорезание верхних резцов, дни (upper incisors erupt, days)	11.0	10.0 (9–12)	10.8 (7–14)	11.2 (8–13)	10.7 (8–15)
Прорезание нижних резцов, дни (lower incisors erupt, days)	10.0	9.0 (7–11)	9.9 (7–12)	11.6 (9–14)	10.3 (8–12)
Прозревание, дни (eyes open, days)	15.0	13.0 (12–15)	12.8 (11–15)	13.0 (11–15)	14.1 (12–17)
Отношение длины тела к длине хвоста (body/tail length ratio) 0 день (0 day)	2.4	2.6	2.6	2.6	2.8
18-й день (18 day)	–	1.1	1.0	1.2	1.3

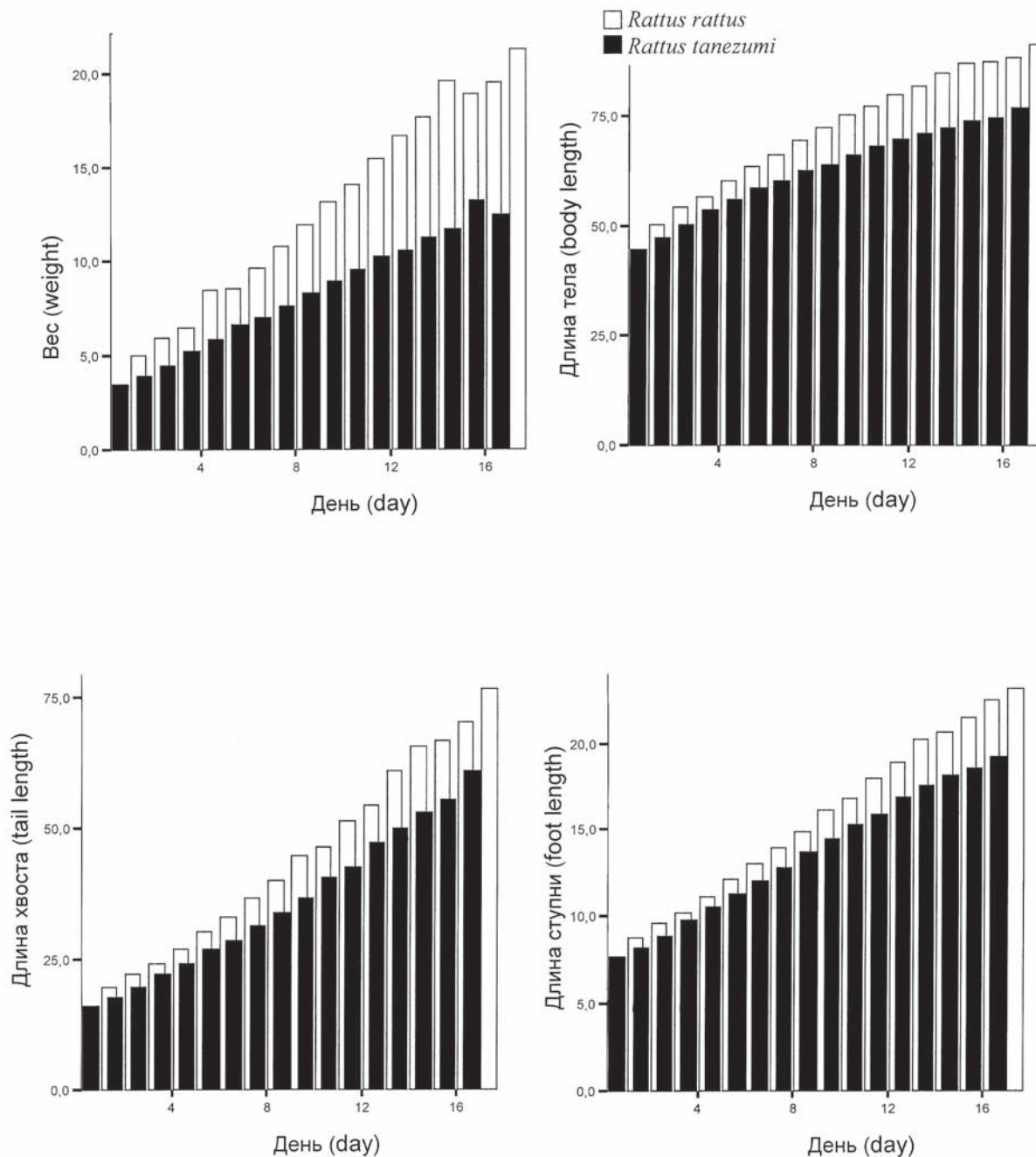


Рис. 2. Рост детенышей с 1-го по 17-й день: А – вес; В – длина тела; С – длина хвоста; D – длина ступни.

Fig. 2. Growth of pups, 1st – 17th days: A – weight; B – body length; C – tail length; D – foot length.

Таблица 3. Сравнение показателей постнатального роста крыс *Rattus rattus* и *R. tanezumi*.Table 3. Comparison of postnatal growth in rats *Rattus rattus* and *R. tanezumi*.

Признак (feature)	Вид (species)	1-й день (1 day)		7-й день (7 day)		14-й день (14 day)		1 год (1 year)	
		Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)
Вес (weight)	<i>r</i>	4.971±0.112 N=45	p<0.05*	10.794±0.2514 N=52	p<0.05*	19.661±0.6684 N=54	p<0.05*	202.7±7.329 N=31	p<0.05*
	<i>t</i>	3.43±0.0487 N=66		6.993±0.1653 N=70		11.2±0.2905 N=58		125.9±5.939 N=18	
Длина тела (body length)	<i>r</i>	50.267±0.4588 N=45	p<0.05*	69.385±0.541 N=52	p<0.05*	87.556±0.7007 N=54	p<0.05*	198.4±2.492 N=31	p<0.05*
	<i>t</i>	44.561±0.3032 N=66		60.186±0.4825 N=70		72.655±0.589 N=58		166.0±2.267 N=18	
Длина хвоста (tail length)	<i>r</i>	19.589±0.2181 N=45	p<0.05*	36.51±0.5155 N=52	p<0.05*	65.833±0.8917 N=54	p<0.05*	202.3±2.774 N=27	p<0.05*
	<i>t</i>	16.008±0.1551 N=66		28.448±0.5519 N=67		49.905±1.0337 N=58		141.8±3.587 N=12	
Длина ступни (foot length)	<i>r</i>	8.744±0.0789 N=45	p<0.05*	13.981±0.1251 N=52	p<0.05*	20.63±0.2851 N=54	p<0.05*	34.7±0.244 N=31	p<0.05*
	<i>t</i>	7.697±0.056 N=66		12.05±0.1339 N=70		17.534±0.1828 N=58		28.1±0.486 N=18	

Примечание: * – статистическая значимость различий при p<0.05.

Note: * – statistical significance of differences for p<0.05.

размеры детенышей «*r*» превышали таковые у детенышей «*t*»; различия значимы по всем показателям: весу, длине тела, хвоста и ступни. Изменения размеров детенышей с 1-го по 17-й день отражены на графиках (Рис. 2А–D), а также в таблице 3. Высота ушной раковины к концу первой недели у «*r*» достигала 7 мм, у «*t*» – 5.5 мм, к концу второй недели – 10.5 и 8.0 мм соответственно. Отмеченные различия сохраняются и у годовалых животных (Табл. 3).

Что касается полового диморфизма, нами отмечено его отсутствие (за некоторыми исключениями) для обоих видов (Табл. 4).

По срокам постнатального развития особи «*r*» опережали «*t*» по следующим признакам: обособлению ушной раковины, расхождению пальцев на передних и задних конечностях, прозреванию (Табл. 5). Прорезывание верхних резцов у обоих

видов начиналось с 8-го дня и заканчивалось у «*r*» к 13-му, а у «*t*» – к 15-му дню. Нижние резцы быстрее прорезались у крыс «*t*» с 8-го дня – 2% особей, а на 12-й день – у 100% крысят. У крыс «*r*» этот процесс начинался позже, с 9-го дня – 5% особей и протекал более растянуто, до 14 дня, когда все животные уже имели нижние резцы.

Изменение окраски и формирование меха у обоих видов протекало одинаково. Интенсивная розовая окраска новорожденных детенышей к концу первых суток бледнела; приобретали сероватую окраску ушные раковины, спина и верхняя сторона хвоста. Волосистой покров отсутствовал; были заметны лишь короткие вибриссы усов, над глазами, в уголках рта и на подбородке. На вторые сутки ушные раковины, спина, хвост с обеих сторон и верхняя сторона стопы становятся более пигментированными; при внимательном

Таблица 4. Показатели полового диморфизма у крыс *Rattus rattus* и *R. tanezumi* (P – вес; L – длина хвоста; C – длина тела; Pl – длина ступни).
Table 4. Indicators of sexual dimorphism in the rats *Rattus rattus* and *R. tanezumi* (P – weight; L – body length; C – tail length; C – tail length; Pl – foot length).

Вид (species)	Признак (feature)	Пол (sex)	1-й день (1 day)			7-й день (7 day)			14-й день (14 day)			6 месяцев (6 month)			1 год (1 year)		
			Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	p	Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	p	Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	p	Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	p	Среднее (mean) M±m (n)	t-критерий (t-criterion)	p
<i>Rattus rattus</i>	P	♂♂	5.1±0.135 N=30			11.146±0.374 N=28			20.3±1.01 N=30			188.6±7.844 N=16			221.3±8.85 N=19		
		♀♀	4.4±0.174 N=16	p>0.05		10.383±0.313 N=24	p>0.05		18.9±0.81 N=24	p>0.05		135.9±5.273 N=8	p>0.05		178.3±6.87 N=12	p>0.05	
	L	♂♂	51.1±0.563 N=30			70.54±0.732 N=28			89.0±1.0 N=30			190.9±2.03 N=13			205.9±2.45 N=19		
		♀♀	49.0±0.67 N=16	p<0.05*		68.04±0.726 N=24	p<0.05*		85.8±0.086 N=24	p>0.05		155.3±4.356 N=6	p>0.05		186.4±2.64 N=12	p>0.05	
	C	♂♂	19.5±0.244 N=30			36.11±0.692 N=28			65.8±1.3 N=30			187.3±3.29 N=13			203.9±4.032 N=17		
		♀♀	19.8±0.418 N=16	p>0.05		36.98±0.777 N=24	p>0.05		65.8±1.21 N=24	p>0.05		178.0±3.83 N=6	p>0.05		199.6±3.099 N=10	p>0.05	
	Pl	♂♂	8.8±0.789 N=30			14.13±0.181 N=28			21.4±0.261 N=30			34.5±0.312 N=13			35.2±0.292 N=19		
		♀♀	8.6±0.148 N=16	p>0.05		13.81±0.167 N=24	p>0.05		20.9±0.253 N=24	p<0.05*		32.6±0.455 N=6	p<0.05*		33.9±0.308 N=12	p<0.05*	
	P	♂♂	3.4±0.095 N=18			6.907±0.251 N=27			11.0±0.444 N=23			98.90±5.378 N=15			145.7±7.558 N=7		
		♀♀	3.3±0.056 N=20	p>0.05		7.309±0.348 N=24	p<0.05*		11.5±0.522 N=17	p>0.05		97.3±3.869 N=24	p>0.05		113.0±5.961 N=11	p>0.05	
	L	♂♂	45.9±0.577 N=18			60.52±0.884 N=27			72.9±0.952 N=23			174.9±2.293 N=7			174.9±2.293 N=7		
		♀♀	45.0±0.363 N=20	p>0.05		60.78±0.893 N=24	p>0.05		72.3±1.209 N=17	p<0.05*		160.4±2.028 N=11	p>0.05		160.4±2.028 N=11	p>0.05	
C	♂♂	15.9±0.309 N=18			27.96±0.949 N=25			47.5±1.73 N=23			146.7±0.587 N=6			146.7±0.587 N=6			
	♀♀	16.3±0.252 N=20	p>0.05		30.0±1.156 N=22	p>0.05		51.4±2.065 N=17	p>0.05		136.8±5.089 N=6	p>0.05		136.8±5.089 N=6	p>0.05		
Pl	♂♂	7.8±0.123 N=18			12.19±0.227 N=27			17.4±0.33 N=23			29.0±0.488 N=7			29.0±0.488 N=7			
	♀♀	7.8±0.092 N=20	p>0.05		12.33±0.253 N=24	p>0.05		17.7±0.351 N=17	p>0.05		27.6±0.7 N=11	p>0.05		27.6±0.7 N=11	p>0.05		

Примечание: * – статистическая значимость различий при p<0.05.
 Note: * – statistical significance of differences for p<0.05.

Таблица 5. Темпы постнатального развития *R. rattus* – «r» и *R. tanezumi* – «t».Table 5. Rate of postnatal development *R. rattus* – «r» and *R. tanezumi* – «t».

Наличие признака, % (availability of features, %)	Вид (spe- cies)	Возраст, дни (age, days)																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Обособление ушных раковин (ears up)	r		18	91	100													
	t			65	92	100												
Расхождение пальцев на перед- них конечностях (divergence of fingers, forelegs)	r			3	60	87	66	100										
	t					13	51	67	70	83	86	97	100					
Расхождение пальцев на задних конечностях (divergence of fingers, hind legs)	r				1	18	51	92	100									
	t					2	7	22	37	59	74	87	92	94	98	100		
Прорезывание верхних резцов (eruption of upper incisors)	r								7	17	32	49	74	100				
	t								6	16	49	79	89	97	98	100		
Прорезывание нижних резцов (eruption of lower incisors)	r									5	19	55	67	95	100			
	t								2	13	56	87	100					
Прозревание (eyes open)	r										3	27	78	97	100			
	t											3	25	64	85	96	100	

рассмотрении видны редкие бесцветные остевые волоски на спине, а к третьему дню – и на животе. К концу первой недели длина вибрисс усов составляла 8,5 мм для «r» и 8 мм для «t». С 8-го дня к длинным остевым волоскам на теле детёнышей добавляется короткая густая шерстка, а на 9–10-й дни крысята становятся «бархатными», с бурой спинкой и более тёмной мордочкой. В возрасте 2 недель детёныши приобретают волосяной покров, характерный для взрослых животных. Длина вибрисс усов в среднем у «r» равна – 16,5 мм и 14 мм у «t».

Раннее развитие поведения

1. Локомоция. В первые сутки крысята мало-подвижны; локомоция ограничена изгибаниями тела, переворачиванием с живота на бок и обратно. К концу первых суток они способны с трудом приподнимать голову и хвост над субстратом, тыкаются мордочкой в поисках соска. Со спины на живот способны перевернуться лишь 11% детёнышей «t» и 24% «r». Без труда все детёныши могут перевернуться со спины на живот «r» на 4-е, «t» –

на 6-е сутки (Рис. 3). Уже на 2-е сутки крысята обоих видов пытаются цепляться передними лапами за подставленный палец; на 4-е сутки висят на пальце, цепляясь передними лапами, при этом крутят хвостом; с 6-го дня отлично лазают, работая передними и задними конечностями, помогая хвостом. Способность передвижения по субстрату развивается медленнее: к 3-му дню это – движение вокруг оси с помощью передних конечностей, с 10-го дня – ползание распластавшись, с развёрнутыми стопами. Лишь на 12-й день крысята способны ходить, приподнимаясь на лапах, а после прозревания с 15-го дня – быстро бегать. Первые попытки зарывания в субстрат отмечены для «r» на 4-е сутки, для «t» – на 5-е сутки. В недельном возрасте крысята обоих видов активно зарываются, работая передними и задними конечностями, и ловко прячутся в субстрате (Рис. 4).

2. Исследовательское и пищевое поведение.

С момента рождения одним из основных источников, дающих детенышам информацию об окружающей среде, являются запахи. Успех в

отыскании соска матери, а, следовательно, и источника питания, является залогом выживания и успешного развития. В первые два дня жизни для крысят обоих видов наиболее характерны движения тыкания мордочкой в окружающие предметы, мотание головой, затем более активное разгребание лапами и отталкивание соседних детенышей в борьбе за обладание материнским соском. В недельном возрасте прикрепившийся к соску крысенок держится настолько крепко, что не отпускает его даже тогда, когда потревоженная мать прыгает и лазает по вертикальным стенкам клетки. Что касается непосредственно самостоятельного активного исследования и обнюхивания предметов, оно возникает в возрасте около 2 недель, а с прозреванием добавляются вертикальные стойки с опорой и без нее. К 15–17-му дню крысята самостоятельно быстро передвигаются по клетке и делают первые попытки пробовать твердый корм.

3. Элементы комфортного поведения. С 13-го дня для особей «r» и с 14-го – для «t» отмечено умывание мордочки передними лапами с после-

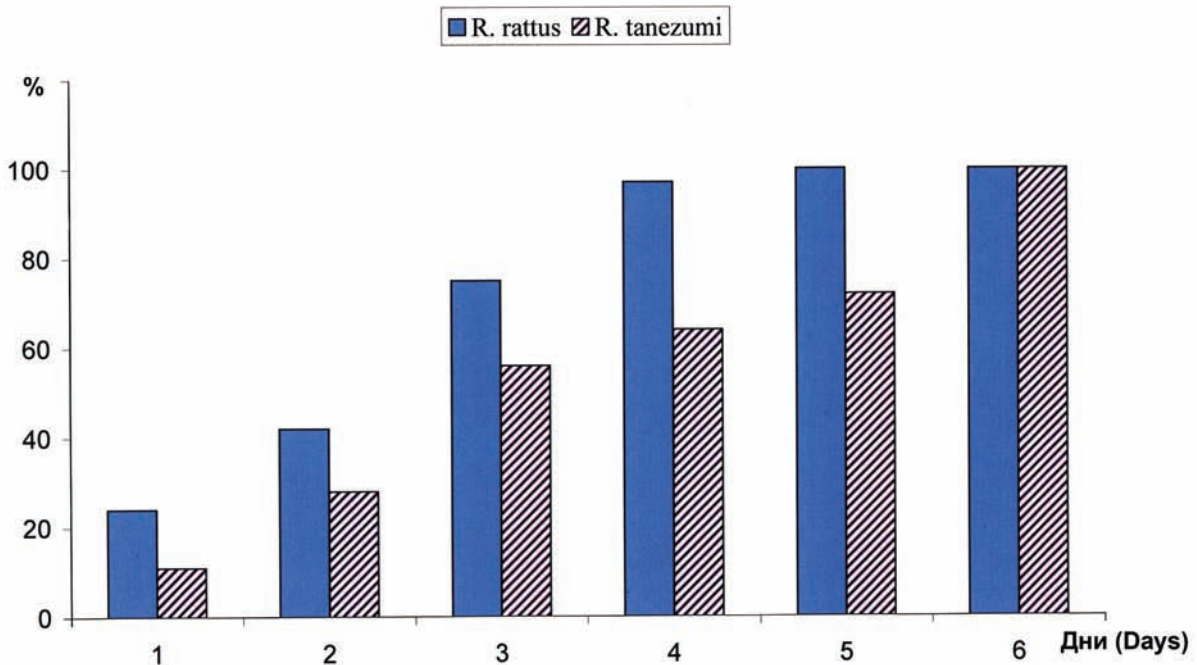


Рис. 3. Способность к переворачиванию со спины на живот у детенышей *Rattus rattus* и *Rattus tanezumi*.

Fig. 3. The ability to overturning from back to belly in the pups *Rattus rattus* and *Rattus tanezumi*.

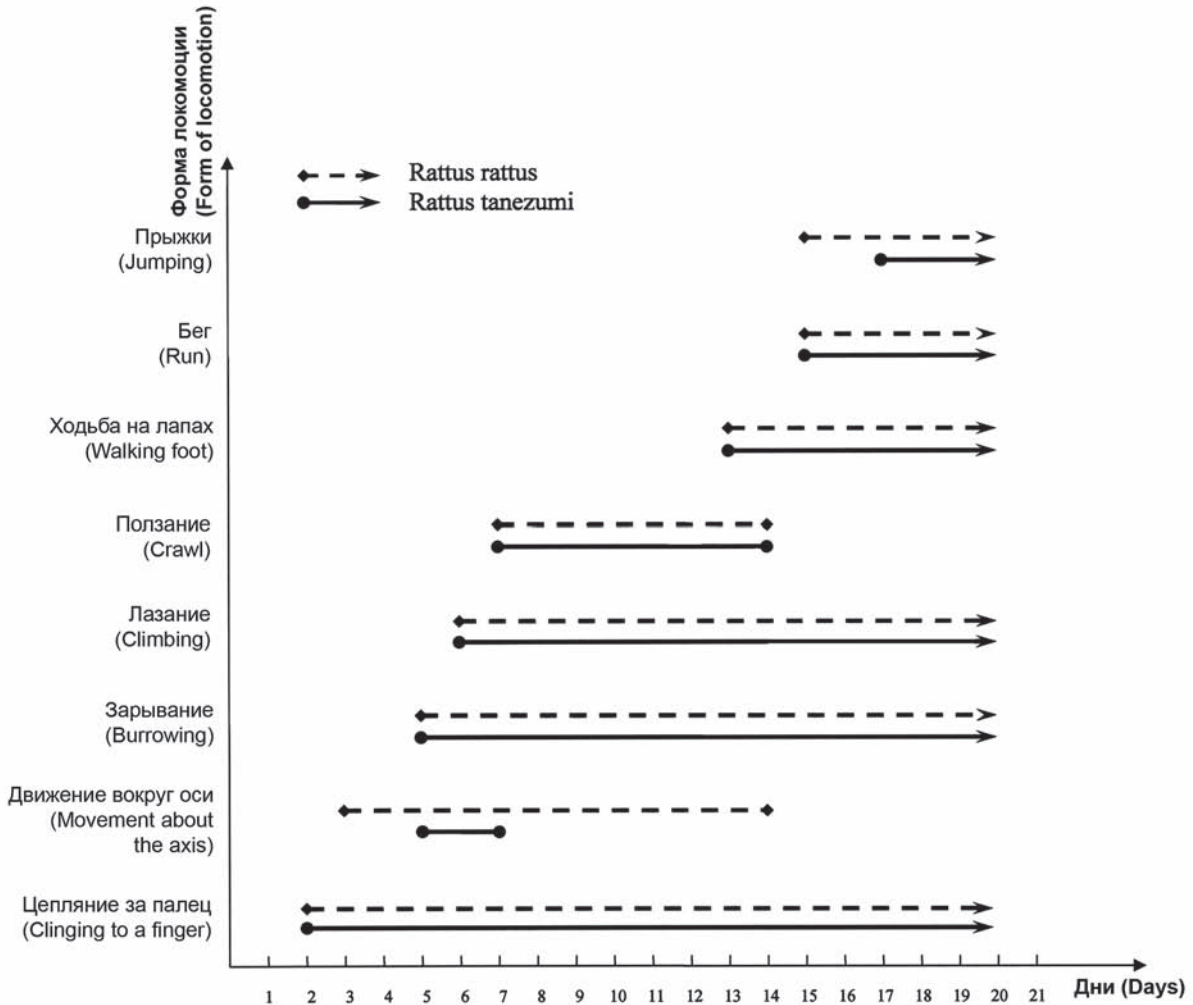


Рис. 4. Становление локомоции у детенышей *Rattus rattus* и *Rattus tanezumi*.

Fig. 4. The formation of locomotion in the pups *Rattus rattus* and *Rattus tanezumi*.

дующим их облизыванием, а также чистка тела задними конечностями. После прозревания формируется поза сидения на задних лапах.

4. Элементы социального поведения. Первые попытки сгучивания и подлезаний детенышей друг под друга мы наблюдали в возрасте 4 дней у крысят «r» и 5 дней у «t», а в недельном возрасте детеныши активно сгучиваются. Назо-нозальные контакты крысят у обоих видов появляются приблизительно в двухнедельном возрасте, а после прозревания – также назо-анальное обнюхивание и следование детенышей друг за другом. В

возрасте 19 дней отмечен груминг. Из звуковых сигналов отметим призывный «крик покинутого детеныша» и щелчки, характерные для крысят в первую неделю жизни. Во вторую неделю жизни к ним добавляются скрежещущие, чирикающие звуки, но общее их количество уменьшается. После прозревания появляются фыркающие звуки, характерные для рассерженных взрослых крыс.

5. Родительское поведение. Поведение родителей наблюдаемых видов одинаково, а незначительные отличия скорее индивидуальны. За несколько дней перед родами самка строит большое

гнездо из сена или другого наличного материала (бумаги, тряпок), где и происходит рождение детёнышей. Во время родов и в первые дни после рождения детенышей самец обычно живет в отдельном домике. В случае, когда в клетке остаются особи предшествующего помёта, роды могут протекать в общем гнезде, где скапливаются и родители, и подростки детёныши. Самки, с которыми мы работали, не демонстрировали сильной агрессивности. На попытку вынуть крысят из гнезда лишь в редких случаях мать атаковала руки. Чаще до последнего момента самка затаивалась, всё сильнее прижимаясь к подстилке, и в конце концов покидала гнездо, спасаясь бегством. Убегая, мать хватала одного, иногда пару детёнышей, зубами и, перетащив в другое место, пыталась спрятать в подстилке. Возвращенных после измерения детёнышей самка активно затаскивала в гнездо, самец редко в этом принимал участие. Если в клетке присутствуют крысята предыдущего помёта, они также пытаются перетаскивать детёнышей, поскольку инстинкт переноса стимулируется появлением в семье потомства (Пегельман 1974, 1977). Самки, за потомством которых мы наблюдали, принимали осиротевших крысят, как это отмечено для других видов мышевидных грызунов (Пегельман и Милютин 1976). Нами зарегистрирован случай выкармливания детенышей полёвки *Microtus guentheri* самкой «*t*». Выращенные совместно с крысятами полёвки предпочитали спасаться от опасности, не зарываясь в субстрате, как это делают обычно представители данного вида, а лазанием вместе с крысятами, и были более пугливыми. Случаи каннибализма были очень редки и в большинстве случаев связаны с перенаселением клетки.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате изучения биологии размножения и постнатального онтогенеза двух видов крыс, относящихся к разным хромосомным типам, нами обнаружены характерные особенности каждого из них. Для крыс *R. rattus* отмечена сезонность размножения (спад интенсивности размножения в зимний период), размножение *R. tanezumi* протекает круглогодично. Средний размер помета «*r*» равен 6.2 детеныша, «*t*» – 4.9, причем смертность за первые 17 суток составила у «*r*» 4.3%, а у «*t*» – 13.7%. На протяжении всего наблюдаемого

периода роста получены значимые различия по стандартным промерам роста детенышей: крысята «*r*» имеют более крупные размеры. Они опережают особей «*t*» по срокам постнатального развития по следующим признакам: обособлению ушных раковин, расхождению пальцев на передних и задних конечностях, прозреванию. Учитывая значительно меньший процент гибели детенышей и более быстрые темпы развития, можно считать детенышей «*r*» более жизнестойкими. Мы считаем, что найденные различия могут быть связаны с более суровыми климатическими условиями обитания *R. rattus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны М.Н. Мейер, которая была инициатором данной работы и предоставила крыс из Северного Вьетнама, А.И. Милютину за помощь по отлову крыс в Эстонии, Н.Ш. Булатовой, которая провела диагностику хромосомных наборов крыс, а также А.Э. Айрапетьянц и А.В. Сморкачевой за внимательное прочтение статьи и ценные замечания. Исследование было проведено при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

ЛИТЕРАТУРА

- Булатова Н.Ш., Орлов В.Н. и Као Ван Шунг. 1992. Карิโอотипы крыс Вьетнама. В кн.: Соколов В.Е. (Ред.) Зоологические исследования во Вьетнаме. Наука, Москва: 55–74.
- Вигоров Ю.Л. 1992. Сравнительная экология и изменчивость крыс Евразии. Наука, Екатеринбург, 143 с.
- Као Ван Шунг и Кузнецов Г.В. 1992. О таксономическом положении крыс рода *Rattus* (Muridae, Mammalia) во Вьетнаме. В кн.: Соколов В.Е. (Ред.) Зоологические исследования во Вьетнаме. Наука, Москва: 74–81.
- Павлинов И.Я. 2003. Систематика современных млекопитающих. Изд-во МГУ. М., 297 с.
- Пегельман С.Г. 1974. Гнездовое поведение и забота о потомстве у мышевидных грызунов. В кн.: Яблоков А.В. (Ред.) Первый Международный териологический конгресс. Рефераты докладов. Т. 2. М.: 106.
- Пегельман С.Г. 1977. Забота о потомстве в сообществах мышевидных грызунов. В кн.: Соколов В.Е. (Ред.) Поведение млекопитающих. Наука, Москва: 70–83.
- Пегельман С.Г. и Милютин А.И. 1976. Выкармливание детенышей чужих видов мышевидными грызунами. *Зоологический Журнал*, 55: 470–473.
- Baverstock P.R., Adams M., Maxson L.R. and Yosida T.H. 1983. Genetic differentiation among karyotypic

- forms of the black rat, *Rattus rattus*. *Genetics*, **105**: 969–983.
- Bentley E.W. and Taylor E.J. 1965.** Growth of laboratory-reared ship rats (*Rattus rattus* L.). *Annals of Applied Biology*, **55**: 193–205.
- Cowan P.E. 1981.** Early growth and development of roof rats, *Rattus rattus* L. *Mammalia*, **45**: 239–250.
- Gorner M. and Hackethal H. 1987.** Säugetiere Europas. Radenbaul Neuman Verlag. Leipzig, 372 p.
- McCartney W.C. 1972.** A comparative stude of the social behavior, organization and development of two species of the genus *Rattus* (*R. exulans* and *R. rattus*). Dissertation abstracts international B. *Science engineering*, **33**: 2028–2029.
- Musser G.G. and Carleton M.D. 2005.** Superfamily Murroidea. In: Wilson D.E. and Reeder D.M. (Eds.). Mammal Species of the World a Taxonomic and Geographic Reference. The Johns Hopkins University Press, Baltimore: 894–1531.
- Yosida T.H., Udagawa T., Jshibashi M., Moriwaki K., Yabe T. and Hamada T. 1985.** Studies on the karyotypes of the black rats distributed in the Pacific and South Pacific islands, with special regard to the border line of the Asian and Oceanian type black rats on the Pacific Ocean. *Proceedings of the Japan Academy*, **61**, ser. B: 71–74.

Представлена 30 июня 2011; принята 27 февраля 2012.