



УДК 599.323

## Некоторые особенности биологии полевок рода *Blanfordimys* (Rodentia, Arvicolinae)

С.А. Саблина\*, Е.П. Тихонова и Ф.Н. Голенищев

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

Представлена 6 июля 2023; после доработки 28 ноября 2023; принята 21 декабря 2023.

### РЕЗЮМЕ

Обобщены данные из литературных источников и полученные нами результаты полевых исследований по распространению, стациальной приуроченности, численности и размножению полевок рода *Blanfordimys* Argurpulo, 1933: афганской полевки *B. afghanus* (Thomas, 1912) с подвидами *B. a. afghanus* и *B. a. balchanensis* (Heptner et Shukurov, 1950), бухарской полевки *B. bucharensis* (Vinogradov, 1930), с подвидами *B. b. bucharensis* и *B. b. davydovi* (Golenishchev et Sablina, 1991) и памирской полевки *B. juldaschi* (Severtzov, 1879) с подвидами *B. j. carruthersi* (Thomas, 1909) и *B. j. juldaschi*, в природных условиях на территории Туркмении, Таджикистана и Киргизии. По градиенту высотности от низко- до высокогорья эти полевки распределяются следующим образом: афганская, бухарская и памирская, соответственно. Исследованы особенности размножения и постэмбрионального онтогенеза в условиях неволи. Размножение происходило круглогодично с низкой интенсивностью; число новорожденных в помете у всех рассмотренных видов невелико – в среднем 3 детеныша, средний интервал между пометами – около 50 дней. Несколько быстрее развиваются детеныши полевок, обитающих на меньших высотах (*B. afghanus* и *B. bucharensis*) по сравнению с более высокогорными (*B. juldaschi*). В целом для изученных видов отмечено медленное развитие, запаздывание появления в постэмбриональном онтогенезе наиболее важных признаков (прорезывание резцов, прозревание) по сравнению с большинством равнинных представителей полевок трибы Arvicolini. Эти особенности сильнее выражены у полевок *B. j. juldaschi*, обитающих на больших высотах. Таким образом, в ключе теории синдрома темпа жизни (pace-of-life syndrome (POLS)) мы наблюдаем сдвиг от более быстрого темпа жизни (r-стратегии), характерного для большинства равнинных грызунов, к более медленному (k-стратегии). Отмечена уязвимость полевок рода *Blanfordimys* в процессе аридизации климата и в условиях антропогенного пресса.

**Ключевые слова:** Arvicolinae, *Blanfordimys*, полевки, постэмбриональный онтогенез, размножение, распространение, Rodentia

## Distribution and some features of the biology of voles of the genus *Blanfordimys* (Rodentia, Arvicolinae)

S.A. Sablina\*, E.P. Tikhonova and F.N. Golenishchev

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

Submitted July 6, 2023; revised November 28, 2023; accepted December 21, 2023.

\* Автор-корреспондент / Corresponding author

**ABSTRACT**

The following data was acquired from literary sources and obtained by us as a result of field studies on the distribution, stationality, abundance and reproduction of voles of the genus *Blanfordimys* Argyropulo, 1933: Afghan vole *B. afghanus* (Thomas, 1912) with subspecies *B. a. afghanus* and *B. a. balchanensis* (Heptner et Shukurov, 1950), Bukhara vole *B. bucharensis* (Vinogradov, 1930), with subspecies *B. b. bucharensis* and *B. b. davydovi* (Golenishchev et Sablina, 1991) and Pamir vole *B. juldaschi* (Severtzov, 1879) with subspecies *B. j. carruthersi* (Thomas, 1909) and *B. j. juldaschi* in natural conditions on the territory of Turkmenistan, Tajikistan and Kyrgyzstan. According to the elevation gradient from low to high altitude, these voles are distributed as follows: *B. afghanus*, *B. bucharensis* and *B. juldaschi* respectively. The features of reproduction and postembryonic ontogenesis in captivity have also been studied. Reproduction took place year-round with low intensity: the number of newborns in the litter of all the species considered is small, 3 cubs on average, the average interval between litters is about 50 days. The young of voles living at lower altitudes (*B. afghanus* and *B. bucharensis*) develop somewhat faster compared to higher-altitude ones (*B. juldaschi*). In general, the studied species showed signs of slow development and delay in the appearance of the most important signs in postembryonic ontogenesis (eruption of incisors, epiphany) compared to most of the lowland representatives of the Arvicolini tribe voles. These features are more pronounced in *B. j. juldaschi*, living at high altitudes. Thus, considering the theory of pace-of-life syndrome (POLS), we observe a shift from a faster pace of life (r-strategy), characteristic of most lowland rodents, to a slower one (k-strategy). The vulnerability of voles of the genus *Blanfordimys* in the process of climate aridization and in conditions of anthropogenic pressure is noted.

**Key words:** Arvicolinae, *Blanfordimys*, voles, postembryonic ontogenesis, reproduction, distribution, Rodentia

**ВВЕДЕНИЕ**

Род *Blanfordimys* Argyropulo, 1933 полёвок трибы Arvicolini (Gray, 1821) включает три вида центрально-азиатского региона: афганскую *B. afghanus* (Thomas, 1912), бухарскую *B. bucharensis* (Vinogradov, 1930) и памирскую *B. juldaschi* (Severtzov, 1879) полевок. Полевки этого рода – мелкие и среднего размера, с коротким хвостом. Из трех видов наиболее крупной является *B. bucharensis*: длина ее тела может достигать 119 мм, тогда как у афганской – до 110, а у памирской – до 115 мм. Для ее черепа характерны уплощенный межглазничный промежуток (без гребня), крупные слуховые барабаны и упрощенное строение первого нижнего моляра (m1).

До молекулярно-генетических исследований эти полевки входили в состав обширного рода *Microtus* Schrank, 1798 (Musser and Carleton, 2005), однако данные анализа mtDNA и nDNA (Bannikova et al. 2009; Bannikova et al. 2010; Martinkova and Moravec 2012), а также митохондриального генома (Abramson et al. 2021) указывают на то, что эта группа серых полевок представляет собой монофилетический род, сестринский полевкам рода *Agricola* Blasius, 1857 (*A. agrestis* Linnaeus, 1761). Ранее в состав рода *Blanfordimys* включали один вид – *B. afghanus*, с подвидами *B. a. afghanus* (Thomas, 1912), *B. a. balchanensis*

(Heptner et Shukurov, 1950) и *B. a. bucharensis* (Vinogradov, 1930). В 1991 г. был восстановлен видовой статус для бухарской полевки и выделены два новых подвида – *B. bucharensis dangarinensis* (Golenishchev et Sablina, 1991) и *B. bucharensis davydovi* (Golenishchev et Sablina, 1991) (Голенищев и Саблина [Golenishchev and Sablina] 1991). По данным молекулярно-генетического анализа гена *cyt b* (Bannikova et al. 2009) памирская полевка *Microtus juldaschi* (Severtzov, 1879), ранее относимая к подроду *Neodon* Hodgson, 1849 (Громов и Поляков [Gromov and Poljakov] 1977), должна быть включена в состав рода *Blanfordimys*. По гену *cyt b* памирская и бухарская полевки достоверно ближе друг к другу, чем каждая из них к афганской полевке. *Blanfordimys juldaschi* представлена двумя подвидами: памирской *B. j. juldaschi* (Severtzov, 1879) и арчевой *B. j. carruthersi* (Thomas, 1909) полёвками. Следует отметить, что таксономический статус этих внутривидовых форм окончательно не определен. При экспериментальной гибридизации между разными формами этого вида получены фертильные самки F1, однако гибридные самцы в разных вариантах скрещивания были как плодовитые, так и стерильные (Большаков и Покровский [Bolshakov and Pokrovsky] 1969; Покровский и др. [Pokrovsky et al.] 1973; Гилева и др. [Gileva et al.] 1982).

Данных по биологии полевок рода *Blanfordimys* сравнительно мало. Постнатальный онтогенез, особенно у афганской и бухарской полевок, практически не изучен. Большинство работ было опубликовано еще в 50-е годы прошлого века. Нашей целью было дать обобщенную характеристику особенностей биологии полёвок как для всего рода *Blanfordimys*, так и для каждого вида отдельно, а также уточнить их распространение.

### Распространение и стациальная приуроченность

Большинство представителей рода *Blanfordimys* обитают в горных условиях, характеризующихся резкими колебаниями температуры, разреженностью воздуха и значительной инсоляцией. Места обитания рассматриваемых трех видов отличаются по высотности над уровнем моря, а также по степени гидрофильности. *Blanfordimys afghanus* – типичный сухолюбивый вид, населяет в основном высоты 500–600 м над у. м., *B. bucharensis* обитает на высотах до 2200 м над у. м., тогда как *B. juldaschi*, одна из самых высокогорных полёвок, встречается на высотах до 4700 м над у. м. Последние два вида обитают в более влажных биотопах.

**Афганская полевка** населяет равнинные и горные степи, а также полупустыни юга Туркмении (Копетдаг, Большой и Малый Балхан, Бадхыз, Карабиль, на север до правобережья Каракумского канала), Узбекистана, южного Таджикистана, северо-восточную часть Ирана и северо-западную часть Афганистана (Давыдов [Davydov] 1958; 1988; Голенищев и Саблина [Golenishchev and Sablina] 1991; Саидов [Saidov] 2010; Kryštufek and Shenbrot 2022). В западной Туркмении она отмечается как типичный обитатель нагорных злаково-разнотравных степей (Бондарь и Жерновов [Bondar and Zhernovov] 1960). Обычно поднимается не выше 1000 м над у. м., однако на Большом Балхане ее ловили на высотах до 1700 м над у. м. (Гептнер и Шукуров [Heptner and Shukurov] 1950) и на склоне горы Арландаг на высоте около 1800 м (коллектор М.Н. Мейер). Для Афганистана есть сведения о нахождении полевки, определенной как афганская, на высотах до 3400 м (Niethammer 1970; Hassinger 1973; Kryštufek and Shenbrot 2022). По нашим предварительным данным анализа

строения первого нижнего зуба m1 у экземпляров из Field Museum of Natural History (Chicago, USA) и Alexander Koenig Zoological Research Museum (Bonn, Germany) на территории Афганистана на больших высотах, вероятно, обитает бухарская полевка, а не афганская.

Наиболее типичными местообитаниями афганской полевки в Туркмении являются залежные богарные земли, горные и равнинные степи, кустарниковые заросли (Парамонова и др. [Paramonova et al.] 1958). В южном Таджикистане она была найдена в районе междуречья рек Яхсу и Кызылсу, где отмечена на островных пастбищах, среди колонии краснохвостой *Meriones libicus* (Lichtenstein, 1823) и тамарисковой *M. tamariscinus* (Pallas, 1773) песчанок и на покосах (Саидов [Saidov] 2010). Как типичный сухолюбивый вид она отсутствует в тугайно-пойменных биотопах этого региона и на перевыпасаемых участках. На перевале Шар-Шар обнаружена в зарослях дикорастущего шиповника. В окрестностях Муминабада афганская полевка встречается на окультуренных участках. В районе Нурекского водохранилища она отмечена на припосевных полосах между виноградниками и пшеничными полями. В урочище Алимтай (Дангаринская степь) афганскую полевку (*M. a. dangarinensis*) отлавливали на целинных участках, залежах и посевах зерновых культур (Давыдов [Davydov] 1958).

**Бухарская полевка** населяет степные горные склоны и плато на больших высотах по сравнению с афганской полевкой (Виноградов [Vinoogradov] 1930, 1931). Встречается на травянистых склонах Зеравшанского и Туркестанского хребтов северо-западного Таджикистана (Согдийская область), юго-восточного и юго-западного Узбекистана, в отрогах Гиссарского хребта (Байсунтау и Нуратау), в северо-восточных отрогах Бабатага, на Кугитанге в районе южной границы между Туркменистаном и Узбекистаном. (Давыдов [Davydov] 1988; Голенищев и Саблина [Golenishchev and Sablina] 1991; Kryštufek and Shenbrot 2022). Везде встречается спорадично. По нашим наблюдениям бухарская полевка менее ксерофитный вид, чем афганская. Следует отметить, что в статье Ф.Н. Голенищева и О.В. Саблиной (1991) неверно указано местонахождение подвида *B. bucharensis davydovi*. На этикетке типового экземпляра № 45021

место поимки обозначено как Шахринау, кишлак Ташахур. Кишлак Ташахур расположен не в «Гиссарском р-не», как приведено в статье, а в северо-восточных отрогах Бабатага, Турсунзадевский р-н.

**Памирская полевка.** В связи с существенными различиями в местообитаниях и экологии двух подвиговых форм этого вида мы приводим данные по распространению и их биологии отдельно.

Подвид *B. j. juldaschi* встречается в Памиро-Алайской горной системе, в западном Каракуме; на юго-востоке Таджикистана, юго-западном Кыргызстане, северо-востоке Афганистана, северо-западном Пакистане и северо-западном Китае. Обитает по долинам рек и берегам озёр, в зоне субальпийских лугов на высотах до 4730 м над у. м. (Hassinger 1973; Давыдов [Davudov] 1988; Kryštufek and Shenbrot 2022).

Ареал *B. j. carruthersi* занимает северную часть предгорий Памиро-Алая, западный Тянь-Шань в восточном Узбекистане, западном Таджикистане, северо-западном Кыргызстане и Казахстане. В центральном Таджикистане встречается как в древесно-кустарниковом поясе, так и в зоне субальпийских и альпийских лугов на высотах 1500–3900 м над у. м. (Давыдов [Davudov] 1988) и 2500–3100 м над у. м. в Казахстане (Таласский Алатау). В Тянь-Шане отмечена на высотах 3900–4300 м над у. м. (Слудский и др. [Sludsky et al.] 1978).

### Численность

**Афганская полевка.** Многие авторы (Виноградов и Иванов [Vinogradov and Ivanov] 1945; Войцеховский [Voitsekhovskiy] 1957; Давыдов [Davudov] 1988 и др.) отмечают резкие подъемы и спады численности *B. afghanus* по годам. Вид колониальный, с резко выраженной очаговостью поселений. На небольшой территории (данные для Карабиля) численность может достигать до 1000 особей на 1 га, до 8–12 отверстий нор на один квадратный метр (Войцеховский [Voitsekhovskiy] 1957) и до 144–360 животных на гектар (Нургельдыев [Nurgeldyev] 1956). В юго-западном Таджикистане при пике численности в районе Алимтай (Дангаринское плато) процент попадаемости полевок в плашки колебался от 3.6 до 42.0%, а число нор достигало до 20 тыс. на 1 га (Давыдов [Davudov] 1958). По

данным А.С. Саидова [Saidov] (2010) в междуречье Яхсу и Кызылсу (урочище Каримберди) в апреле 1989 г. максимальная попадаемость зверьков составляла 22.4%. При значительной плотности входных отверстий нор, отмеченных на цветнике около Мулинабадской птицефабрики (237 отверстий на 330 квадратных метров) при полном отлове полевок на данном участке оказалось только 8 животных. Средняя относительная численность афганской полевки в остальных районах Южного Таджикистана в целом невысокая и варьирует в пределах 1.0–6.9% (Саидов [Saidov] 2010).

**Бухарская полевка.** Литературных данных по бухарской полевке очень мало, и к тому же, поскольку до недавнего времени афганская и бухарская полевки рассматривались как один вид, мы не можем достоверно разграничить данные, касающиеся только бухарской полевки.

Численность этого вида по нашим данным варьирует слабо. За три года (1987–1989) в районе Пенджикента численность практически осталась постоянной и в целом невысокой. Колония, где проводился отлов, была небольшой, всего по 3–4 входных отверстия в нескольких местах на площади около 0.4 га. Однако в 2009 г. на том же самом месте, где мы ранее отлавливали бухарскую полевку, мы поймали памирскую полевку. Следует отметить, что наши попытки найти эту полевку в районе Бабатага весной 2008 г. не увенчались успехом, хотя поиски велись именно в тех местах, где в середине прошлого века бухарскую полевку отлавливал Г.С. Давыдов. Также мы не смогли отловить бухарскую полевку в типовой местности в 2007–2008 гг., а вместо нее мы поймали памирскую полевку.

Следует отметить трудности отлова полевок данного вида: в некоторых случаях зверьки не ловились на традиционную приманку (хлеб с подсолнечным маслом), а предпочитали сочную, например, яблоко.

Для бухарской полевки наиболее неблагоприятным фактором, сокращающим ее численность, является перевыпас скота. Дальнейшее усиление перевыпаса может привести к полному исчезновению этого реликтового (по строению зубов сближается с вымершим родом *Allophajomys* Kormos, 1932 (Голенищев и Саблина [Golenishchev and Sablina] 1991) и редкого для мировой фауны вида.



**Памирская полевка.** Многие авторы указывают отсутствие резких колебаний и невысокую численность для этого вида (Янушевич и др. [Yanushevich et al.] 1972; Слудский и др. [Sludsky et al.] 1978; Покровский и Большаков [Pokrovsky and Bolshakov] 1979). Отмечено, что в северном Таджикистане зверьки попадают в 2.1–8.4% ловушек (Давыдов [Davydov] 1988). Тем не менее весной на субальпийских лугах западной части хребта Чаар-Таш попадимость достигала 25–30%. Также и у подножья Заалайского хребта эта полевка доминирует среди других мелких грызунов (Янушевич и др. [Yanushevich et al.] 1972).

### Питание

Доминирующим компонентом рациона афганской полевки, как и у остальных видов серых полевок, являются зеленые части растений. Семена и подземные части растений в питании играют второстепенную роль, встречаясь в 3.9–21.4% исследованных желудков; при этом их доля увеличивается в летне-осенний период. Разнообразии поедаемых растений велико: для Таджикистана приводится около 80 видов (Давыдов [Davydov] 1988). Обычно это – злаки, осоки, астрагалы, полыни, маки и лилии. Изредка в рацион попадают и насекомые.

Подробных данных о питании бухарской полевки нет. По нашим наблюдениям основу питания полевок в окрестностях поселка Зебон и в Кугитанге составляет полынь.

Основу рациона памирской полевки на альпийских лугах составляют листья лука, родиола, хохлатка, ветреница. Интересно отметить, что злаки в рационе памирской полевки отмечаются редко.

### Размножение в природе

Сведений о размножении полевок рода *Blanfordimys* в природе немного.

**Афганская полевка**, по данным А.С. Саидова [Saidov] (2010), в условиях юго-западного Таджикистана размножается в течение девяти месяцев в осенне-зимне-весенний период, за исключением летней паузы. Число детенышей и эмбрионов колеблется в значительных пределах. Размножение может продолжаться и в первую декаду июня (беременная самка была поймана 8 июня в окр. Муминабада на высоте 1400 м над у. м.). Ранее было отмечено, что на территории юго-

западного Таджикистана афганская полевка размножается с октября по май в благоприятные (влажные) годы и с февраля по апрель – в засушливые (Давыдов [Davydov] 1988). Это связано в первую очередь с вегетацией эфемеров и наличием влажного корма. С наступлением периода засухи размножение полевок прекращается. В работе Г.С. Давыдова [Davydov] (1988) данные приведены отдельно для двух подвидов афганской полевки – *B. a. afghanus* (южный Таджикистан) и *B. a. bucharensis* (северный Таджикистан). Автор отмечает различия в интенсивности размножения этих двух регионов. Для южного Таджикистана Г.С. Давыдов [Davydov] (1988) приводит следующие показатели: число эмбрионов колеблется от 2 до 8 (в среднем 4.31), число новорожденных – от 2 до 6 (в среднем 2.69). На севере Таджикистана показатели несколько ниже и число эмбрионов колеблется от 2 до 7 (в среднем 3.97), число новорожденных – от 2 до 5 (в среднем 2.66). Данные по северному Таджикистану, видимо, относятся к *B. bucharensis*.

Пауза в размножении афганской полевки во время летней засухи отмечена также для Туркмении (Щербина [Shcherbina] 1962; Попов и др. [Popov et al.] 1968). По данным Щербиной [Shcherbina] (1962) в Бадхызе (юго-восточная Туркмения) она размножается в течение 9 месяцев с сентября по май включительно. Автор указывает на 2 пика размножения: в весенний период пик наблюдается в марте, в осенний – в ноябре. В этой популяции в размножении участвуют особи разных возрастных групп. Наибольшее число размножающихся самок составляют взрослые особи 75.8%; доля полувзрослых составляет 19.7%, молодых – 4.5% (Щербина [Shcherbina] 1962). Половозрелыми полевки становятся рано, не достигнув полного роста. Среднее число эмбрионов составляет 4.1 (1–8, чаще 3–5), причем весной – 4.3, осенью – 3.5. Беременность длится 20–25 дней, а новое оплодотворение возможно в период лактации. В год самки могут приносить 2–3 помета (Щербина [Shcherbina] 1962). Ранее для Туркмении было описано большее число эмбрионов – от 5 до 9, в среднем 7 (Нургельдыев [Nurgeldyev] 1956); и на юге Туркмении размножение регистрировали круглый год, указывая наибольшую его интенсивность в феврале и в начале весны.

**Бухарская полевка.** Литературные данные по размножению в природе фрагментарны, и их

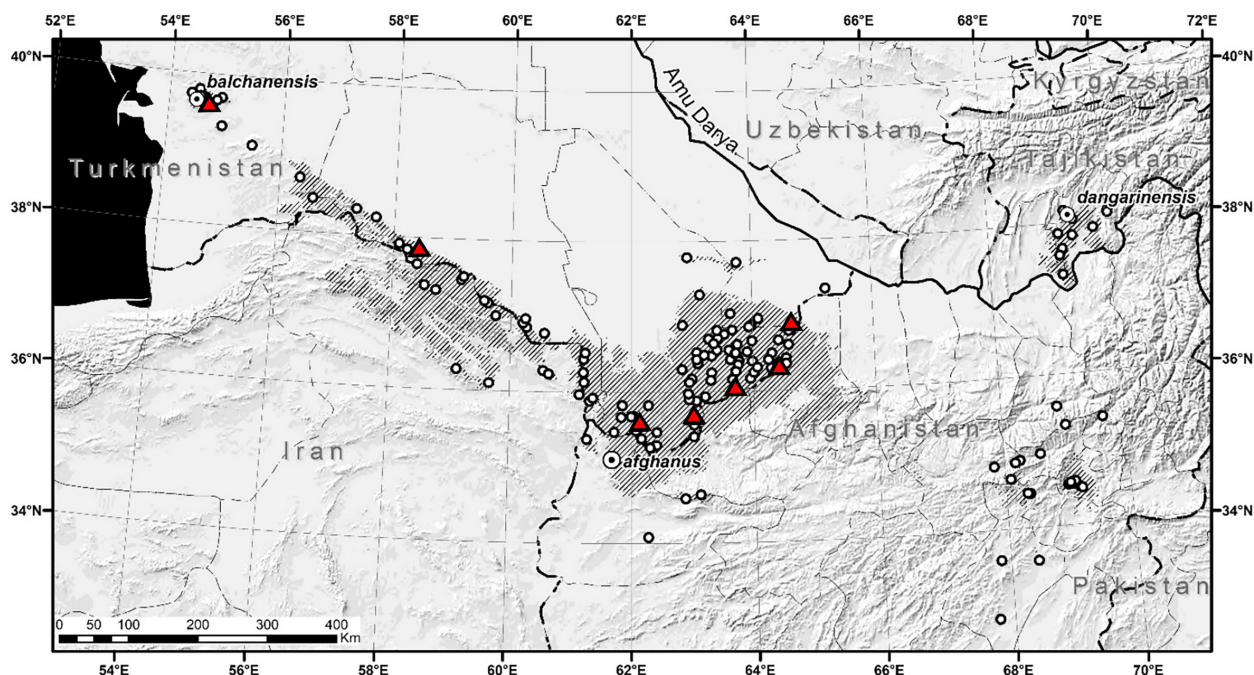


Рис. 1. Распространение *Blanfordimys afganus* (по: Kryštufek and Shenbrot 2022). Красным обозначены наши данные.

Fig. 1. Distribution of *Blanfordimys afganus* (after: Kryštufek and Shenbrot 2022). Our data are shown in red.

нельзя использовать, так как они приводятся для обоих видов (афганской и бухарской), которые ранее считались одним видом.

**Памирская полевка.** Размножение на восточном Памире (высота 3800–4300 м над у. м.) обычно происходит с июня по сентябрь, самки приносят 2 помета, количество эмбрионов 4–5 (Одинашоев [Odinashoev] 1976).

Слудский и Мишкин [Sludsky and Mishkin] (1986) на Восточном Памире (высота 4200–4350 м над у. м.) отлавливали первый раз молодых зверьков 29 июня. Они также считают возможным периодом размножения полевок интервал с июня по сентябрь, поскольку для этих мест характерен сухой климат с холодным летом и суровой малоснежной зимой, с температурным минимумом  $-49^{\circ}\text{C}$  и среднегодовой температурой от  $-5$  до  $-7$  градусов). Количество зарегистрированных эмбрионов в июне составило 5.3 (4–7;  $n=9$ ), в июле – 5.6 (4–7;  $n=5$ ), в августе – 5 ( $n=2$ ). Достаточно большое количество эмбрионов, не характерное для памирской полевки, авторы объясняют тем, что работа проводилась в год депрессии популяции на фоне низкой численности.

Для окрестностей озера Каракуль на Памире (Таджикистан) допускают возможность 3 пометов, в зависимости от погодных условий (Покровский и Макаранец [Pokrovsky and Makaranets] 1981). По данным Покровского и Большакова [Pokrovsky and Bolshakov] (1979) число эмбрионов у памирской полевки составляет 4.2 (3–6) (Памир, пос. Чечекты), у арчевой полевки из Майхуринского ущелья Гиссарского хребта – 3.2 (2–4).

Ранее большинство авторов отмечали такие особенности адаптации полевок к существованию в условиях гор, как увеличение продолжительности жизни и сроков полового созревания, уменьшение интенсивности размножения, высокую удельную скорость роста, растянутые сроки постнатального онтогенеза ( $k$ -стратегия) (Покровский и Большаков [Pokrovsky and Bolshakov] 1968, 1969, 1979; Большаков [Bolshakov] 1972; Абрамов и др. [Abramov et al.] 2022). Существует мнение, что последовательность и сроки появления основных признаков развития детенышей (отхождение ушных раковин, прорезывание резцов, расхождение пальцев, прозревание) наследственно закреплены и сохраняются

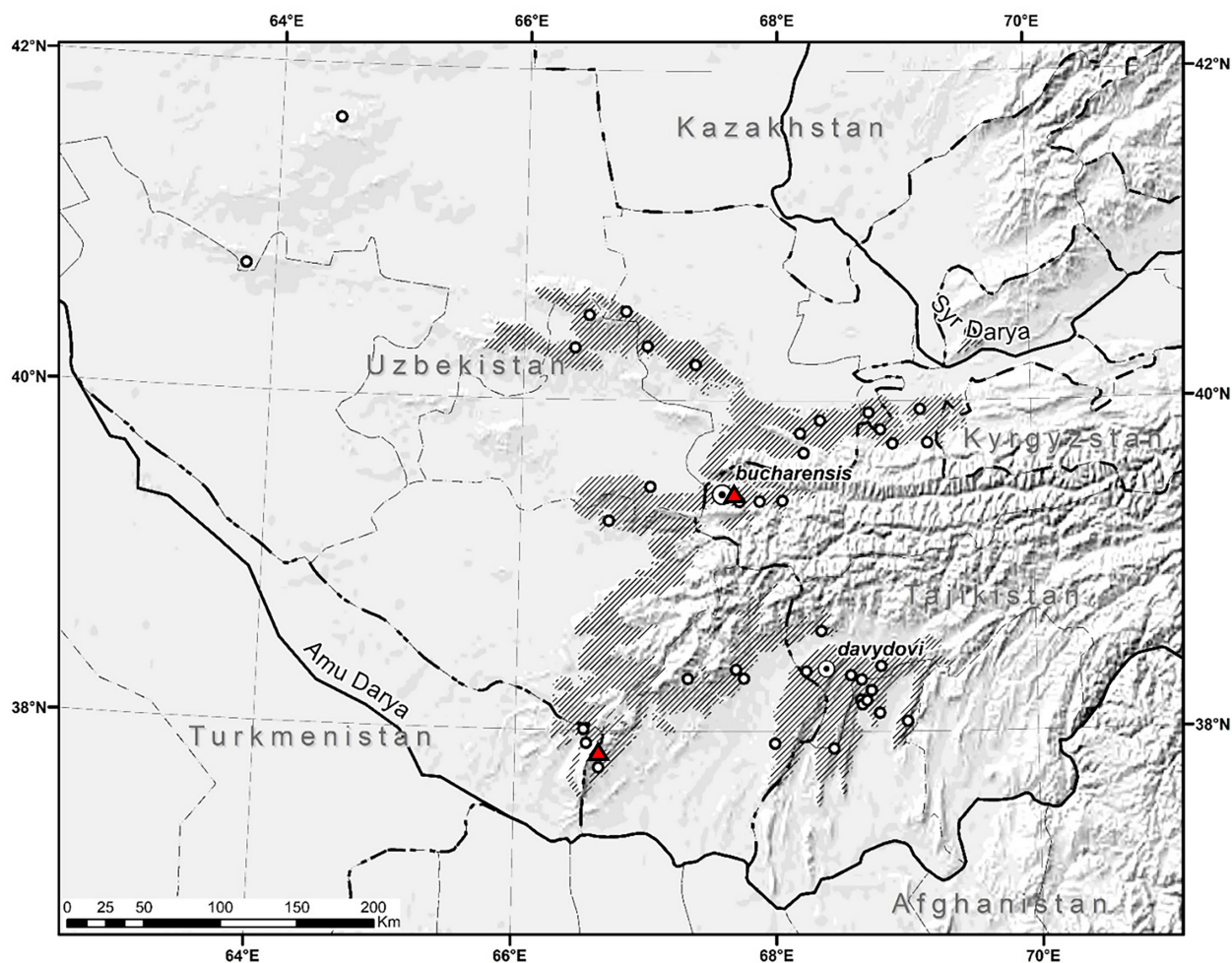


Рис. 2. Распространение *Blanfordimys bucharensis* (по: Kryštufek and Shenbrot 2022). Красным обозначены наши данные.  
 Fig. 2. Distribution of *Blanfordimys bucharensis* (after: Kryštufek and Shenbrot 2022). Our data are shown in red.

при разведении животных в стационарных условиях в течение многих поколений (Зоренко [Zorenko] 1981; Цветкова и Кривошеев [Tsvetkova and Krivisheev] 1985; Маликов и Мейер [Malikov and Meyer] 1990; Голенищев и др. [Golinishchev et al.] 1991; Зоренко и др. [Zorenko et al.] 1994; Чепракова [Cherakova] 2005; Саблина и Тихонова [Sablina and Tikhonova] 2012; Саблина и др. [Sablina et al.] 2015; Smorcacheva and Bushuev 2022).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Полевок рода *Blanfordimys* отлавливали в течение нескольких полевых сезонов (1987–1989 гг.) в составе экспедиций ЗИН РАН на тер-

ритории Туркмении, Таджикистана, Киргизстана. Отлов афганской полевки проводили на территории Туркмении: на Большом Балхане, в Копетдаге по Фирюзинскому ущелью, в холмостом юго-восточного Карабиля в окрестностях пограничной заставы Таракчи и в Бадхызе по периферии колонии большой песчанки *Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823) (Рис. 1).

Бухарскую полевку отлавливали на пологом щебнисто-лессовом северном склоне Зеравшанского хребта, ранее использованном под сельскохозяйственные посадки, а также в Кугитанге (Рис. 2).

Особей *B. j. carruthersi* отлавливали по лугам среди рощи реликтовых берез и тополей на северном побережье озера Искандеркуль на



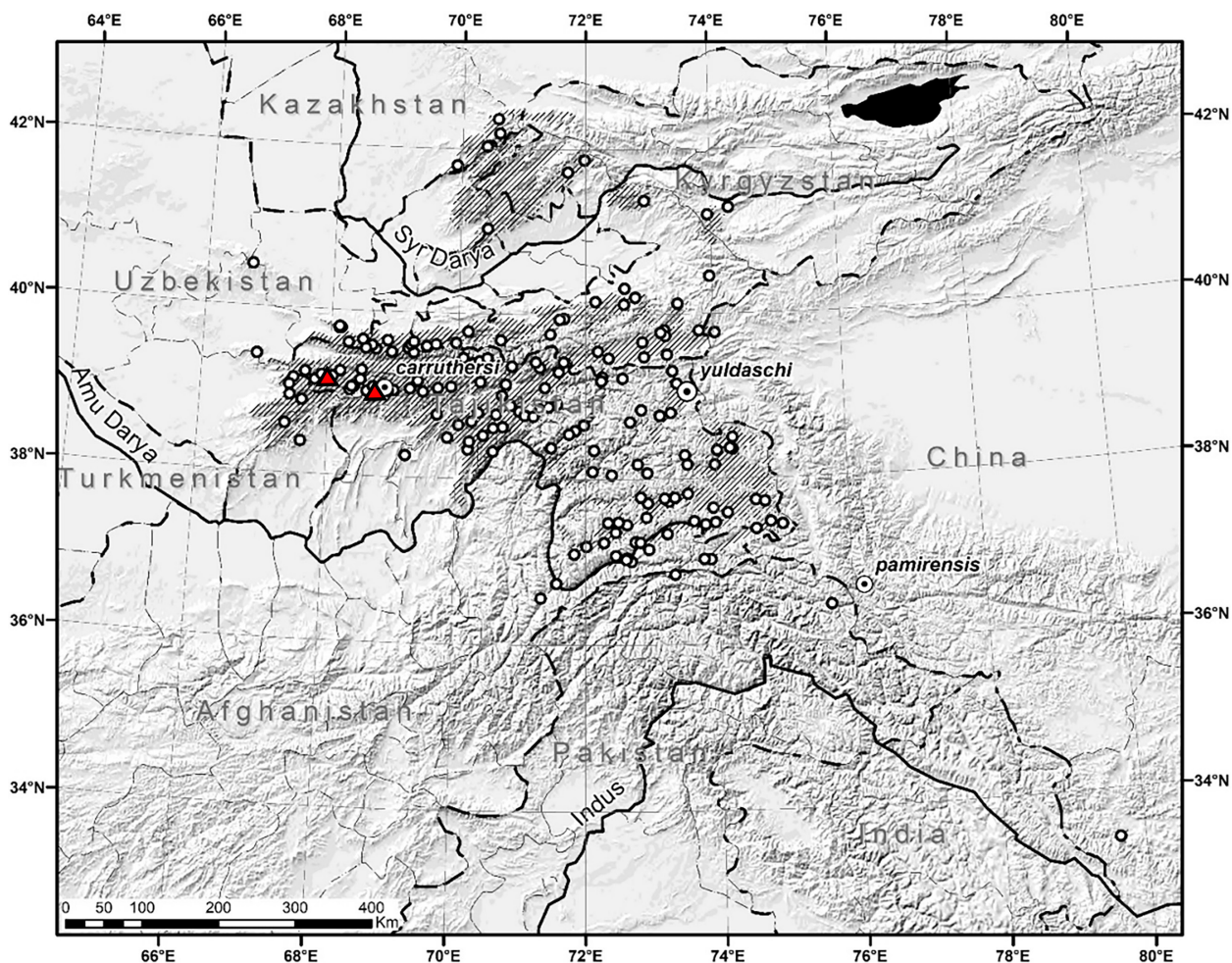


Рис. 3. Распространение *Blanfordimys juldaschi* (по: Kryštufek and Shenbrot 2022). Красным обозначены наши данные.

Fig. 3. Distribution area of *Blanfordimys juldaschi* (after: Kryštufek and Shenbrot 2022). Our data are shown in red.

высоте 2200 м над у. м. и на горно-степном северном склоне Зеравшанского хребта на высоте 1800 м над у. м. (Рис. 3).

Основателями лабораторной популяции афганской полевки послужили 9 экз. (4 самки, 5 самцов) *B. a. afghanus* из Фирюзинского ущелья (h – около 1000 м. над у. м.) (Туркмения) и 6 экз. (3 самки, 3 самца) *B. a. balchanensis* с Большого Балхана (h – около 1500 м. над у. м.) (Туркмения). Бухарскую полевку в лабораторию привезли из Таджикистана: 12 экз. (4 самки, 8 самцов) *B. b. bucharensis* – из окрестностей г. Пенджикента, кишлак Зебон (h – около 1800 м над у. м.); 12 экз. (5 самок, 7 самцов) *B. b. davydovi* – из Кугитанга.

Родоначальниками лабораторной колонии памирской полевки послужили животные, при-

везенные сотрудником Зоологического института М.Н. Мейер: *B. j. juldaschi*, пойманные в окрестностях озера Каракуль (Таджикистан, Памир, 4000 м над у. м.) и *B. j. carruthersi* из центрального Тянь-Шаня (Киргизия, 3000 м над у. м.). Поскольку до недавнего времени памирская и арчевая полевки считались отдельными видами, и их местообитания значительно отличаются по высотам над у. м., в данной работе мы рассматривали их отдельно.

Видовая и подвидовая принадлежность полевков из перечисленных мест была подтверждена как данными морфологии, так и кариотипически.

Животных содержали в стандартных условиях (Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 1991).



При изучении биологии полевок учитывали показатели интенсивности размножения (процент размножившихся самок, число детенышей в помете, смертность детенышей, интервал до первого помета, средний интервал между пометами), сезонность размножения, особенности роста детенышей (измеряли вес детенышей – Р, длину тела – L, хвоста – С и ступни – Pl) и их развития (обособление ушных раковин, прорезывание резцов на верхней и нижней челюсти, расхождение пальцев на передних и задних лапках, прозревание), половой диморфизм. Величину выводка оценивали в первые сутки после рождения. Пол детенышей определяли на третьей сутки. За весь период работы были получены 259 пометов (795 детенышей) афганской и 84 помета (235 детенышей) бухарской полевки. В анализ вошли: у афганской полевки – 153 межродовых интервала от 61 пары, у бухарской – 51 интервал от 18 пар. При описании роста и развития были обследованы: 100 детенышей *B. afghanus* (обоих подвидов), 32 детеныша *B. b. bucharensis* (с 1 по 14 день). Также мы использовали материалы описания по постнатальному развитию 34 детенышей *B. j. juldaschi* (с 1 по 17 день) и 38 детенышей *B. j. carruthersi* (с 1 по 14 день) полученные ранее В.Г. Маликовым и М.Н. Мейер [Malikov and Meyer] (1990). Смертность детенышей учитывали с 1 по 14 день.

Удельную скорость роста вычисляли по общепринятой формуле:

$$C_w = \frac{W_2 - W_1}{W(t_2 - t_1)} 100\%,$$

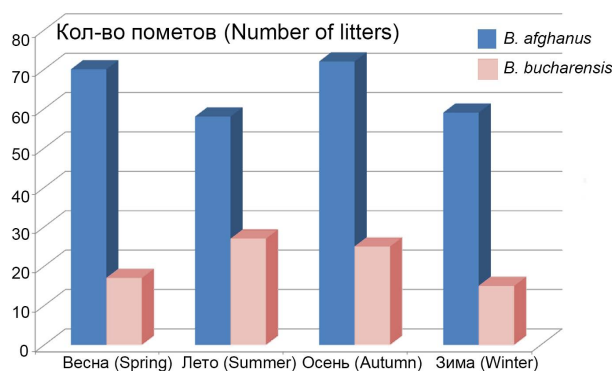
где  $W_2$  – конечный размер за данный период,  $W_1$  – начальный размер,  $W$  – средний размер ( $W = \frac{W_2 + W_1}{2}$ ),  $t_1$  – начальное время,  $t_2$  – конечное время.

Статистическая обработка полученных данных была выполнена с помощью стандартного приложения прикладных программ “Statistica 8.0” для ПК. Отличия считались значимыми при  $P < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Размножение

**Афганская полевка.** Наблюдений за размножением в условиях вивария мало. Имеются данные по развитию детенышей 3 пометов,



**Рис. 4.** Интенсивность размножения *Blanfordimys afghanus* и *B. bucharensis* по сезонам года.

**Fig. 4.** Breeding intensity of *Blanfordimys afghanus* and *B. bucharensis* by seasons.

полученных от трех беременных самок, отловленных в окрестностях Акар-Чашме. Число детенышей в этих пометах составило 3, 4 и 5 (Щербина [Shcherbina] 1957, 1962).

В условиях нашего стационара полевки размножались круглогодично; отмечено лишь некоторое увеличение размножающихся пар в весенний (70 пометов) и осенний (72) периоды, в то время как зимой получено 59 пометов и летом – 58, что подтверждает наследственный характер сезонности размножения (Рис. 4, Табл. 1). За весь период наблюдений число пар оставалось неизменным. Данные в Табл. 1 включают подвиды *M. afghanus* и их гибриды.

Сравнение особенностей размножения подвидов афганской полевки показало следующее. У *B. a. afghanus* средний интервал между пометами составил 47.55 дней ( $n=137$ ), средний интервал от ссаживания до первого помета – 39.33 дней ( $n=46$ ); среднее число детенышей в помете – 3.03 ( $n=148$ ). Для *B. a. balchanensis* средний интервал между пометами – 38.55 ( $n=18$ ), интервал от ссаживания до первого помета – 33.66 ( $n=9$ ); среднее число детенышей в помете – 3.84 ( $n=19$ ). Соотношение полов у обоих близко к 1:1.

**Бухарская полевка.** Привезенные в начале сентября из окрестностей Пенджикента самки *B. b. bucharensis* не были беременными, а при ссаживании в условиях неволи стали активно размножаться. Для этого вида отмечена сезонность размножения. В зимне-весенний период количество размножающихся животных уменьшается почти в два раза (в зимний период полу-

**Таблица 1.** Основные показатели интенсивности размножения рода *Blanfordimys*.**Table 1.** The main indicators of the intensity of reproduction genus *Blanfordimys*.

Показатели / Indicators	<i>B. afghanus</i>	<i>B. bucharensis</i>	<i>B. j. juldaschi</i>	<i>B. j. carruthersi</i>
Интервал между пометами, дни Interval between litters, days	49.2 (19–176) n=153	50.1 (20–150) n=51		
Число детенышей в помете The number of pups in the litter	3.03 (1–7) n=795	2.96 (1–6) n=235	2.9*	3.0*
Смертность детенышей с 1 по 14 день, % Mortality of cubs from 1 to 14 days, %	7.00	6.25	17.6	13.16
Удельная скорость роста, с 1 по 10 день, вес, % Specific growth rate, from 1 to 10 days, weight, %	10.4	10.0	8.5*	11,0*
Соотношение полов / Sex ratio	1:1	1:1	1:1	1:1
<b>Сезонная динамика / Seasonal dynamics</b>				
Декабрь–февраль / December–February				
Число пометов / Number of litters	59	15		
Число детенышей в помете The number of pups in the litter	3.07 (1–6) n=181	3.27 (1–6) n=49		
Март–май / March–May				
Число пометов / Number of litters	70	17		
Число детенышей в помете The number of pups in the litter	3.04 (1–6) n=213	2.35 (1–5) n=40		
Июнь–август / June–August				
Число пометов / Number of litters	58	27		
Число детенышей в помете The number of pups in the litter	3.22 (1–7) n=187	2.93 (1–6) n=79		
Сентябрь–ноябрь / September–November				
Число пометов / Number of litters	72	25		
Число детенышей в помете The number of pups in the litter	2.97 (1–6) n=214	2.68 (1–6) n=67		

**Примечание:** \*Данные В.Г. Маликова и М.Н. Мейер (1990). Приведены средние (min–max) значения; n – число экземпляров.

**Note:** \*Data from V.G. Malikov and M.N. Meyer (1990). Average (min–max) values are given; n – number of specimens.

чены 15 пометов, в весенний – 17, в летний – 27, в осенний – 25). Основные показатели интенсивности размножения и сезонность представлены на Рис. 4 и в Табл. 1.

Для бухарской полевки *B. b. davydovi* из Кургитанга средний интервал между пометами составил 54.4 (n=8), среднее число детенышей в помете – 2.64 (n=29).

**Памирская и арчевая полевки.** Согласно наблюдениям за размножением *B. j. juldaschi* и *B. j. carruthersi* в условиях нашего стационара, проведенным ранее, процент размножающихся самок у памирской полевки составлял 31.5%, у арчевой – 34.9% (Маликов и Мейер [Malikov and Meyer] 1990). Основные показатели интенсивности размножения по нашим данным представлены в Табл. 1. На небольшое число дете-

нышей (3–4) в помете памирской полевки ранее указывали и другие авторы (Покровский и Большаков [Pokrovsky and Bolshakov] 1979; Шляпникова [Shlyapnikova] 1979; Покровский и Макаранец [Pokrovsky and Makaranets] 1981), обращая внимание на то, что при разведении в неволе спада интенсивности размножения и плодовитости не наблюдалось в течение нескольких поколений. При круглогодичном размножении в виварии в стабильных условиях сезонные изменения среднего числа детенышей в помете сохраняются при длительном содержании животных. У памирской полевки они выражены заметно слабее, чем у видов, не связанных с горными условиями (Покровский и Большаков [Pokrovsky and Bolshakov] 1968, 1969; Покровский и др. [Pokrovsky et al.] 1973).

## Рост детенышей

Скорость роста, время и порядок формирования признаков являются видоспецифичными и могут быть адаптивными к условиям существования вида в природе. Удельная скорость роста детенышей исследованных видов с 1 по 10 день варьирует от 8.5% до 11.0% (Табл. 1). Динамика роста детенышей (вес – P, длина тела – L, хвоста – C и ступни – Pl) представлена на Рис. 5 (A–D), а также в Табл. 2. На скорость роста влияют размеры самих полевок: обычно, чем крупнее животное, тем медленнее скорость его роста.

При попарном сравнении роста детенышей разных видов (t-критерий Стьюдента) показано следующее. Детеныши у афганской полевки рождаются более мелкими, чем у бухарской. Достоверные различия по весу, длине тела и длине ступни наблюдаются с рождения до 11 дня; к 14 дню различия нивелируются.

Новорожденные афганской полевки также мельче, чем у памирской, различия достоверны по всем параметрам. При сравнении веса тела афганская полевка достоверно легче, и это

соотношение сохраняется до 5 дня. Начиная с 6 дня, различия не достигают уровня значимости. По длине тела афганская полевка достоверно меньше памирской на протяжении всего периода наблюдения, с 1 по 14 день. Хвост у афганской полевки достоверно короче только при рождении, в дальнейшем различия по его длине не достоверны.

Интересная ситуация наблюдается по росту длины ступни. При рождении и до 3 дня у детенышей афганской полевки ступня достоверно меньше, чем у памирской. Вследствие быстрого роста с 4 дня длина ступни афганской полевки начинает превышать длину ступни памирской полевки, и к 6 дню различия становятся достоверными. Это соотношение сохраняется до 11 дня, затем рост ступни афганской полевки замедляется, и памирская полевка по этому показателю догоняет афганскую; с 12 дня различия становятся недостоверными.

При сравнении роста детенышей афганской и арчевой полевок различия по весу не достоверны практически на протяжении всего периода, исключая 3 и 5 день (когда вес афганской полевки больше).

**Таблица 2.** Сравнительные характеристики роста детенышей рода *Blanfordimys*.

**Table 2.** Comparative characteristics of the growth of pups of the genus *Blanfordimys*.

Признак / Features	Вид / Species	1 день / 1st day	7 день / 7th day	14 день / 14th day
		Среднее Average value	Среднее Average value	Среднее Average value
		M ± m, (n)	M ± m, (n)	M ± m, (n)
Вес, г Weight, g (P)	<i>B. afghanus</i>	2.39 ± 0.26 (81)	5.25 ± 0.15 (61)	8.50 ± 0.73 (10)
	<i>B. buharensis</i>	2.64 ± 0.06 (31)	5.62 ± 0.24 (21)	7.75 ± 0.27 (8)
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>	2.84 ± 0.06 (31)	5.50 ± 0.16 (27)	8.42 ± 0.22 (20)
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>	2.37 ± 0.06 (38)	4.86 ± 0.13 (30)	8.08 ± 0.24 (27)
Длина тела, мм Body length, mm (L)	<i>B. afghanus</i>	37.89 ± 0.24 (81)	52.07 ± 0.45 (61)	64.50 ± 1.77 (10)
	<i>B. buharensis</i>	39.45 ± 0.39 (31)	53.81 ± 0.73 (21)	65.38 ± 0.84 (8)
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>	41.29 ± 0.42 (31)	54.37 ± 0.74 (27)	66.60 ± 1.12 (20)
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>	40.39 ± 0.41 (38)	54.33 ± 0.56 (30)	69.04 ± 0.69 (27)
Длина хвоста, мм Tail length, mm (C)	<i>B. afghanus</i>	6.60 ± 0.07 (81)	10.52 ± 0.15 (61)	15.25 ± 0.60 (10)
	<i>B. buharensis</i>	6.63 ± 0.11 (31)	11.14 ± 0.29 (21)	15.50 ± 0.21 (8)
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>	7.06 ± 0.11 (31)	9.81 ± 0.29 (27)	14.16 ± 0.46 (19)
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>	7.00 ± 0.13 (38)	9.40 ± 0.19 (30)	15.93 ± 0.29 (27)
Длина ступни, мм Foot length, mm (Pl)	<i>B. afghanus</i>	6.21 ± 0.05 (81)	9.86 ± 0.12 (61)	13.40 ± 0.24 (10)
	<i>B. buharensis</i>	6.50 ± 0.06 (31)	10.19 ± 0.22 (21)	13.63 ± 0.21 (8)
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>	6.58 ± 0.14 (31)	9.22 ± 0.19 (27)	12.80 ± 0.31 (20)
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>	5.97 ± 0.13 (38)	10.47 ± 0.21 (30)	13.44 ± 0.22 (27)

**Примечание:** M – среднее арифметическое; m – ошибка среднего арифметического; n – количество детенышей.

**Note:** M – the mean; m – the standard error; n – the number of cubs.



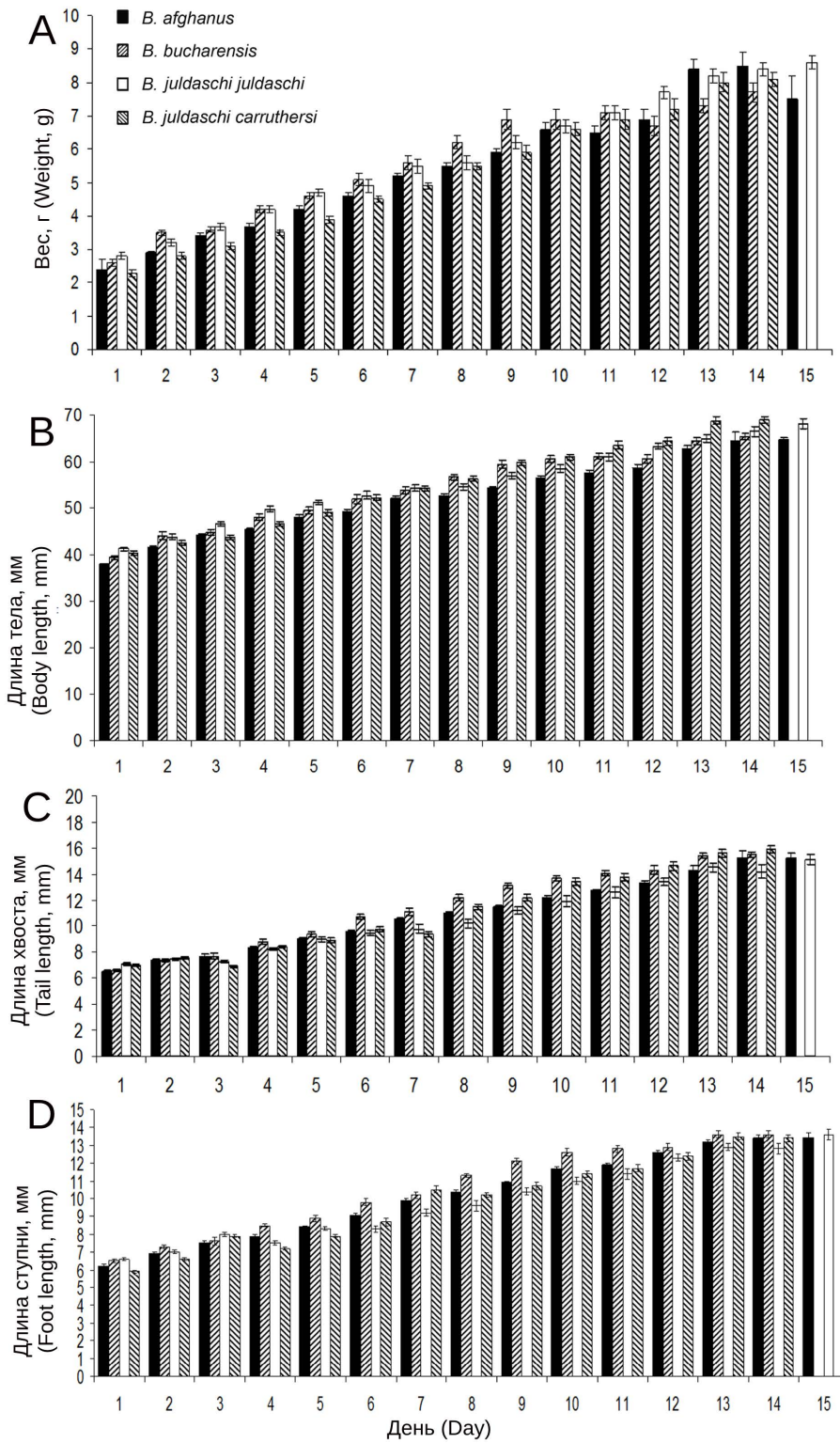


Рис. 5. Рост детенышей полевок рода *Blanfordimys* (А – вес, В – длина тела, С – длина хвоста, Д – длина ступни).  
 Fig. 5. Growth of *Blanfordimys* pups (A – weight, B – body length, C – tail length, D – foot length).

Длина тела детенышей при рождении у афганской полевки достоверно меньше, чем у арчевой, и это соотношение сохраняется на протяжении всего периода. По длине ступни различия достоверны с 1 по 7 день (лапка афганской полевки больше); с 8 по 14 день различия не достигают уровня значимости, а на 13–14 день по длине ступни арчевая полевка даже немного превышает афганскую. Различия по длине хвоста не достоверны.

Сравнение роста бухарской и памирской (*B. j. juldaschi*) полевок показывает, что детеныши бухарской при рождении достоверно мельче памирской по большинству параметров (вес, длина тела и длина хвоста); исключение составляет длина ступни (различия не достигают уровня значимости). По весу и по длине тела, начиная со 2 дня, различия становятся недостоверными. Скорость роста длины хвоста и ступни у детенышей бухарской полевки выше, чем у памирской. Так, хвост у бухарской полевки при рождении достоверно короче, а начиная с 3 дня, становится достоверно длиннее. По длине ступни при рождении различий нет; с 3 дня этот показатель у бухарской полевки достоверно больше, но начиная с 11 дня, скорость роста длины хвоста и ступни у бухарской полевки замедляется, и к 14 дню различия между видами становятся недостоверными.

Сравнение роста детенышей бухарской и арчевой (*B. j. carruthersi*) полевок показало, что при рождении показатели веса тела и длины ступни у бухарской достоверно больше, а по длине тела различия недостоверны. Длина хвоста у бухарской полевки достоверно меньше. Вес достоверно больше до 9 дня, а на 10 и 11 день различия становятся недостоверными.

В изменении длины тела наблюдается следующая динамика: при рождении детеныши бухарской полевки мельче детенышей арчевой полевки, в следующие 4 дня (со 2 по 5) происходит опережающий рост детенышей бухарской полевки, их длина начинает превышать длину тела детенышей арчевой полевки, но различия не достигают уровня значимости. Начиная с 6 дня, рост бухарской полевки замедляется, и с 11 дня до конца периода наблюдений длина тела бухарской полевки достоверно меньше.

Изменение длины хвоста и ступни детенышей бухарской и арчевой полевок в течение экс-

перимента имело неоднозначную динамику, и к концу периода наблюдений различия становятся недостоверными.

Сравнивая подвиды памирской полевки (*B. j. juldaschi* и *B. j. carruthersi*) мы отмечаем, что при рождении *B. j. juldaschi* крупнее по всем параметрам, но отличия значимы только по весу и длине ступни. Различия по весу остаются достоверными до 5 дня, начиная с 6 дня они не достигают уровня значимости. Длина тела памирской полевки со 2 по 5 день достоверно превышает таковую у арчевой полевки; с 6 дня различия уменьшаются, а с 9 дня арчевая полевка обгоняет памирскую по этому показателю, и эти различия достоверны. По длине хвоста мы не наблюдали заметных различий в первую неделю роста; начиная с 8 дня, хвост памирской полевки становится достоверно короче, чем у арчевой. Длина ступни памирской полевки первые 2 дня достоверно превышает длину ступни арчевой полевки; с 3 по 5 день ее рост замедляется, и с 6 дня размер ступни арчевой полевки превышает длину ступни памирской полевки (различия почти достигают уровня значимости).

Таким образом, нами обнаружена тенденция более быстрого роста размерных характеристик афганской и бухарской полевок в течение первой недели постнатального развития и последующее его замедление в течение второй недели. По сравнению с ними памирская и арчевая полевки, живущие на больших высотах, имеют более медленный и постепенный рост. К концу периода наблюдений (к 14 дню) различия исследованных показателей между видами становятся менее выраженными. При сравнении темпов роста самцов и самок полового диморфизма не обнаружено на протяжении всего периода наблюдений у всех изученных видов.

### Развитие детенышей

При изучении особенностей постнатального развития были рассмотрены наиболее важные видоспецифичные признаки: обособление ушных раковин, прорезывание резцов, расхождение пальцев на передних и задних конечностях и прозревание (Табл. 3). Появление этих признаков у детенышей происходило не одновременно, а было растянуто на несколько дней. На растянутые сроки их формирования у памирской и арчевой полевок указывали

**Таблица 3.** Сравнительные характеристики постнатального развития детенышей рода *Blanfordimys* (% числа детенышей, у которых присутствует признак).**Table 3.** Comparative characteristics of postnatal development of pups of the genus *Blanfordimys* (% of the number of cubs that have the trait).

Наличие признака, % Availability of features, %	Вид Species	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	<i>B. afghanus afghanus</i>		19.6	74.4	97.1	100												
	<i>B. afghanus balchanensis</i>		19.0	60.0	84.6	100												
	<i>B. bucharensis bucharensis</i>		17.7	92.6	100													
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>	3.2	50.0	91.2	100													
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>		23.5	73.5	90.6	100												
Расхождение пальцев на передних конечностях Divergence of fingers, forelegs	<i>B. afghanus afghanus</i>								32.5	51.2	84.4	90.9	100					
	<i>B. afghanus balchanensis</i>									37.9	81.8	89.7	100					
	<i>B. bucharensis bucharensis</i>							3.1	26.1	51.9	76.9	93.8	100					
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>							8.0	43.8	71.9	90.0	100						
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>							28.6	63.0	96.0	100							
Расхождение пальцев на задних конечностях Divergence of fingers, hind legs	<i>B. afghanus afghanus</i>									14.0	53.1	69.7	83.3	100				
	<i>B. afghanus balchanensis</i>									3.4	27.3	55.2	81.0	100				
	<i>B. bucharensis bucharensis</i>										7.4	30.8	56.3	81.8	100			
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>										6.3	26.7	48.0	87.0	90.0	92.0	100	
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>										28.0	36.0	95.8	100				
Прорезывание верхних резцов Eruption of upper incisors	<i>B. afghanus afghanus</i>					23.1	84.4	85.4	100									
	<i>B. afghanus balchanensis</i>						29.4	85.0	100									
	<i>B. bucharensis bucharensis</i>					4.2	45.5	71.4	93.8	100								
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>							25.9	36.0	78.1	100							
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>							50.0	71.4	90.0	100							
Прорезывание нижних резцов Eruption of lower incisors	<i>B. afghanus afghanus</i>					12.8	65.6	79.5	100									
	<i>B. afghanus balchanensis</i>					5.6	23.5	80.0	100									
	<i>B. bucharensis bucharensis</i>					8.3	54.5	90.5	100									
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>						3.9	25.9	88.0	96.9	100							
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>					3.9	35.5	76.7	96.4	100								
Прозревание Eyes opening	<i>B. afghanus afghanus</i>										15.6	37.0	66.7	100				
	<i>B. afghanus balchanensis</i>											17.2	47.6	100				
	<i>B. bucharensis bucharensis</i>											23.1	43.8	63.6	100			
	<i>B. juldaschi juldaschi</i>											3.3	4.0	52.2	53.0	88.0	97.0	100
	<i>B. juldaschi carruthersi</i>											20.0	58.3	95.8	100			

и другие авторы (Покровский [Pokrovsky et al.] 1982).

Обособление ушных раковин у афганской (*B. a. afghanus* и *B. a. balchanensis*) и арчевой полевок (*B. j. carruthersi*) протекало со 2 по 5 день, к концу которого у всех детенышей признак был сформирован. У бухарской (*B. b. bucharensis*) и памирской полевок (*B. j. juldaschi*) признак сформировался у 100% детенышей уже к 4 дню.

Прорезывание нижних резцов у афганской и бухарской полевок протекало с 5 по 8 день, и к 8 дню все детеныши имели нижние резцы.

У арчевой этот признак формируется с 5 по 9 день, а у памирской – с 6 по 10 день. Таким образом, у памирской полевки, обитающей на больших высотах, происходит более позднее формирование признака.

Верхние резцы у *B. a. afghanus* прорезаются с 5 по 8 день, а у *B. a. balchanensis* начинают прорезаться лишь на 6 день; таким образом, можно отметить тенденцию запаздывания появления признака даже на подвидовом уровне. У афганской полевки с Большого Балхана, обитающей на большей высоте по сравнению



с номинативным подвидом, отмечены более поздние сроки прорезывания верхних резцов. У бухарской полевки верхние резцы у отдельных детенышей начинают появляться уже на 5 день, однако только к 9 дню 100% детенышей имеют верхние резцы. Еще более затянуты сроки появления признака у наиболее высокогорных памирской и арчевой полевков, у которых верхние резцы прорезаются с 7 по 10 день.

Расхождение пальцев на передних конечностях у *B. a. afghanus*, *B. b. bucharensis*, *B. j. juldaschi* и *B. j. carruthersi* начинается с 8 дня, у *B. a. balchanensis* – с 9; заканчивается этот процесс у *B. j. carruthersi* – на 11 день, у *B. a. afghanus*, *B. a. balchanensis* и *B. j. juldaschi* – на 12, а у *B. b. bucharensis* – на 13 день.

Расхождение пальцев на задних конечностях у *B. a. afghanus* и *B. a. balchanensis* начинается с 9 дня, у *B. b. bucharensis*, *B. j. juldaschi* и *B. j. carruthersi* – с 10 дня; заканчивается оно у *B. a. afghanus*, *B. a. balchanensis* и *B. j. carruthersi* – на 13 день, у *B. b. bucharensis* – на 14 день, а у *B. j. juldaschi* растянуто вплоть до 15 дня.

Прозревание, один из самых важных признаков, формируется позже всего. Раньше всех глаза открываются у детенышей *B. a. afghanus*. Уже на 10 день 15.6% детенышей становятся зрячими. У *B. a. balchanensis*, *B. b. bucharensis*, *B. j. juldaschi* и *B. j. carruthersi* этот процесс начинается с 11 дня. Следует отметить, что у самой высокогорной полевки *B. j. juldaschi* на 11 день глаза открыты только у 3.3% детенышей, тогда как у *B. a. afghanus* – 37.0%, у *B. b. bucharensis* – 23.1%, у *B. j. carruthersi* – 20.0% и у *B. a. balchanensis* – 17.2%. К 13 дню прозревают все детеныши обоих подвидов афганской полевки. На 14 день прозревают детеныши *B. b. bucharensis* и *B. j. carruthersi*. Позже всего открывают глаза детеныши *B. j. juldaschi*. Признак формируется у 100% детенышей лишь к 17 дню. Наши данные совпадают с результатами других авторов (Щербина [Shcherbina] 1957; Большаков [Bolshakov] 1972). На поздние сроки прозревания (с 8 по 16 день) указывают также Покровский и Макаранец [Pokrovsky and Makaranets] (1981).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Сопоставляя полученные нами результаты с данными других авторов, можно отме-

тить, что для всех изученных нами видов полевков характерна низкая плодовитость так же, как у большинства грызунов, проживающих в горных условиях. На этот же факт указывают Хабаева и Доржиев [Khabaeva and Dorzhiev] (1982), сравнивая выводки горных и равнинных популяций красных и красно-серых полевков. Аналогичные отличия были обнаружены в количестве выводков и числе детенышей в помете у даурской *Ochotona dauurica* (Pallas, 1776) и северной *O. hyperborea* (Pallas, 1811) пищух, обитающих на разных высотах в западном Забайкалье (Доржиев и Хабаева [Dorzhiev and Khabaeva] 1982). Однако некоторые авторы отмечают, что отдельные горные виды имеют высокую потенциальную интенсивность размножения, и при содержании в виварии она порой превышает таковую у равнинных форм. Это отмечено для снеговой полевки *Chionomys nivalis* (Martins, 1842) (Маликов и Мейер [Malikov and Meyer] 1990) и для памирской полевки *B. juldaschi* (Покровский и Большаков [Pokrovsky and Bolshakov] 1968; 1969; 1979). У большеухой полевки *Alticola macrotis* (Radde, 1862), несмотря на повышенную интенсивность размножения в экспериментальных условиях, число детенышей, приносимых самками всех возрастов, в среднем остается по-прежнему невысоким (Цветкова [Tsvetkova] 2003). Маликов и Мейер [Malikov and Meyer] (1990) указывают на сложную картину различий и сходств равнинных и горных форм на основании изучения *Microtus arvalis* (Pallas, 1779) из разных точек обитания. В своей работе исследователи выдвигают гипотезу о том, что указанные большинством авторов особенности не являются адаптивными к условиям гор, а были присущи равнинным предкам горных полевков и послужили одной из причин сокращения ареалов этих видов и сохранения их в отдельных рефугиумах. Покровский и Большаков [Pokrovsky and Bolshakov] (1968, 1969; 1979) высказывают мнение, что наследственная закрепленность пониженной интенсивности размножения характерна только для более древних и специализированных форм.

При сопоставлении скорости развития детенышей горных полевков рода *Blanfordimys* с полевками, обитающими в равнинных условиях, считаем необходимым обратить особое внима-

ние на различие в сроках созревания детенышей, поскольку открытие глаз приводит к резкому повышению двигательной активности и самостоятельности.

Из литературных данных известно, что представители рода *Microtus* имеют следующие сроки созревания: к 11 дню созревают 100% детенышей *M. kirgisorum* (Ognev, 1950) (Зоренко [Zorenko] 1981); к 12 дню созревают детеныши *M. arvalis*, *M. ilaeus* (Thomas, 1912), *M. transcaasicus* (Satunin, 1905), а у *M. rossiaemeriodionalis* (Ognev, 1924) к 12 дню обнаружено 97.3% созревших детенышей (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996), также на 12 день созревает 100% детенышей *M. mystacinus* (De Filippi, 1865) (наши неопубликованные данные). Полевки рода *Alexandromys* Ognev, 1914: к 10 дню созревают детеныши *A. fortis* (Büchner, 1889), к 11 дню – *A. maximowiczii* (Schrenck, 1859), *A. mujanensis* (Orlov et Kovalskaya, 1978), *A. evoronensis* (Kovalskaya et Sokolov, 1980), к 12 дню – *A. sachalinensis* (Vasin, 1955). Для представителей группы «mongolicus» этого рода описаны следующие сроки: у полевок *A. middendorffii middendorffii* (Poljakov, 1881) период созревания длится с 7 по 11 день, у полевок *A. m. hyperboreus* (Vipogradov, 1933) – с 8 по 12 день, у *A. mongolicus* (Radde, 1861) – до 12-го дня (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Есть, однако, и некоторые исключения. Так у полевок *M. socialis* (Pallas, 1773) и *M. guentheri* (Danford et Alston, 1880) самый ранний срок созревания зарегистрирован в возрасте 10 дней, а к 14 дню созревают 100% детенышей (Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 1991). У китайских полевок *Lasiopodomys mandarinus* (Milne-Edwards, 1871), адаптированных к подземному образу жизни, созревание протекает с 12 по 16 день (Зоренко и др. [Zorenko et al.] 1994). Безусловно, на продолжительность онтогенеза полевок влияет целый комплекс составляющих: наследственные (в том числе размерные), климатические, ландшафтные, стациальные, а также образ жизни. Сравнивая развитие детенышей полевок близких размеров, но обитающих на разных высотах, нами отмечено замедление сроков их развития по мере возрастания высоты. Так, полевки рода *Blanfordimys*, которым посвящено настоящее исследование, имеют окончание сроков созревания детенышей с 13 по 17 день (в зависимости от

вида). Возможно, что более поздние сроки созревания предохраняют детенышей высокогорных видов от раннего выхода из гнезда и от угрозы переохлаждения в условиях гор.

В результате изучения биологии размножения и постэмбрионального онтогенеза полевок рода *Blanfordimys* трибы Arvicolini нам удалось выявить адаптивный комплекс признаков, характерных для более суровых мест обитания: низкое число детенышей в помете, запаздывание появления в постнатальном онтогенезе наиболее важных критериев (прорезывание резцов, созревание) по сравнению с большинством равнинных представителей трибы Arvicolini. Таким образом, в ключе теории синдрома темпа жизни (race-of-life syndrome (POLS)) (Réale et al., 2010) можно отметить, что у представителей рода *Blanfordimys* наблюдается сдвиг от более быстрого темпа жизни r-стратегии (MacArthur and Wilson 1967), характерной для большинства грызунов, к более медленному (k-стратегии). Эти особенности наиболее выражены у *B. juldaschi*, обитающих на больших высотах.

На численность полевок рода *Blanfordimys* существенно влияет антропогенное воздействие, а также опустынивание ряда регионов Азии. Самым неблагоприятным фактором, по-видимому, является перевыпас скота. Наиболее уязвима бухарская полевка, которой в настоящее время присвоен охранный статус LC (вызывающие наименьшие опасения). Дальнейшее усиление перевыпаса и аридизации может привести к полному исчезновению этого реликтового и (в настоящее время) редкого вида. По нашему мнению, следует повысить охранный статус для данного вида до VU (Уязвимые) или даже – EN (Исчезающие).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем благодарность В.Г. Маликову, А.В. Абрамову, Н.А. Орлову, помогавшим в получении животных, Т.М. Саблиной – за работу над рисунками, А.А. Тихоновой – за перевод текста на английский язык, а также рецензентам за ценные замечания и советы.

Данная работа была выполнена в рамках госзадания Зоологического института РАН № 122031100282-2.

## ЛИТЕРАТУРА

- Abramov S.A., Litvinov Yu.N., Lopatina N.V. and Moroldoev I.V. 2022.** Breeding strategies of three species of rock voles. Materials of the conference with international participation: XI Congress of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences. Mammals in a Changing World: Current problems of Theriology (March 14–18, 2022). Moscow: 5. [In Russian].
- Abramson N.I., Bodrov S.Y., Bondareva O.V., Genelt-Yanovskiy E.A. and Petrova T.V. 2021.** A mitochondrial genome phylogeny of voles and lemmings (Rodentia: Arvicolinae): Evolutionary and taxonomic implications. *PLoS ONE*, **16**(11): e0248198. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248198>
- Bannikov A.A., Lebedev V.S. and Golenishchev F.N. 2009.** Taxonomic position of Afghan vole (Subgenus *Blanfordimys*) by the sequence of the mitochondrial *cytb* gene. *Russian Journal of Genetics*, **45**(1): 91–97. <https://doi.org/10.1134/S102279540901013X>
- Bannikova A.A., Lebedev V.S., Lissovsky A.A., Matrosova V., Abramson N.I., Obolenskaya E.V. and Tesakov A.S. 2010.** Molecular phylogeny and evolution of the Asian lineage of vole genus *Microtus* (Rodentia: Arvicolinae) inferred from mitochondrial cytochrome b sequence. *Biological Journal of the Linnean Society*, **99**: 595–613. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01378.x>
- Bolshakov V.N. 1972.** Ways of adaptation of small mammals to mountain conditions. USSR Academy of Sciences. Ural Scientific Center. Nauka Publishing House. Moscow: 1–200. [In Russian].
- Bolshakov V.N. and Pokrovsky A.V. 1969.** On the degree of reproductive isolation between Pamir (*Microtus juldaschi* Severtzov) and juniper (*M. carruthersi* Thomas) voles. *Reports of the USSR Academy of Sciences*, **188**(4): 910–942. [In Russian].
- Bondar E.P. and Zhernovov I.V. 1960.** Ecological and faunal essay of rodents of Western Turkmenistan. *Issues of natural foci and epizootology of the plague in Turkmenistan, Ashgabat*: 291–319. [In Russian].
- Cheprakova A.A. 2005.** Features of ecology and biology of the Central Caucasian populations of the common vole (*Microtus arvalis* Pall) in natural and experimental conditions. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Makhachkala, 24 p. [In Russian].
- Davydov G.S. 1958.** To the distribution and ecology of some rodents of the foothills of Southwestern Tajikistan. *Proceedings of the Institute of Zoology and Parasitology of the Academy of Sciences of the Tajik SSR*, **89**: 165–193. [In Russian].
- Davydov G.S. 1988.** Fauna of the Tajik SSR. Mammals (rodents), Dushanbe, **20**(3): 1–314. [In Russian].
- Dorzhiiev Ts.Z. and Khabaeva G.M. 1982.** On the comparative ecology of lowland and mountain closely related mammalian species (using the example of the Daurian and Northern pines). In: F.V. Kryazhinsky and A.G. Vasiliev (Eds). Ecology of mountain mammals. Sverdlovsk: 35–37. [In Russian].
- Gileva E.A., Bolshakov V.N., Chernousova N.F. and Mamina V.P. 1982.** Cytogenetical differentiation of forms in the group of Pamir (*Microtus juldaschi*) and juniper (*M. carruthersi*) voles and data on their reproductive isolation. *Zoological Journal*, **61**(6): 912–921. [In Russian].
- Golenishchev F.N., Gerasimov S. and Sablina O.V. 1991.** Reproduction, postnatal growth and development of voles of the subgenus *Sumeriomys*. *Proceedings of the Zoological institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **243**: 71–80. [In Russian].
- Golenishchev F.N. and Sablina O.V. 1991.** On taxonomy of *Microtus (Blanfordimys) afghanus*. *Zoological Journal*, **70**(7): 98–110. [In Russian].
- Gromov I.M. and Polyakov I.Ya. 1977.** Fauna of the USSR: Mammals, **3**(8). Voles (Microtinae). Science: Leningrad, 504 p. [In Russian].
- Hassinger J.D. 1973.** A survey of the mammals of Afghanistan, resulting from the 1965 Street Expedition (excluding bats). *Fieldiana Zoology*, **60**: 1–195. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3065>
- Heptner V.G. and Shukurov G.Sh. 1950.** On the systematics and distribution of the Afghan vole (*Microtus afghanus* Thomas). *Reports of the USSR Academy of Sciences*, **74**(1): 149–153. [In Russian].
- Khabaeva G.M. and Dorzhiiev Ts.Z. 1982.** On the population features of the ecology of forest voles on the ridges of Western Transbaikalia. In: F.V. Kryazhinsky and A.G. Vasiliev (Eds). Ecology of mountain mammals. Sverdlovsk: 129–130. [In Russian].
- Kryštufek B. and Shenbrot G.I. 2022.** Voles and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region. University of Maribor, University Press, 449 p. <https://doi.org/10.18690/um.fnm.2.2022>
- MacArthur R.H. and Wilson E.O. 1967.** The theory of island biogeography. Monographs in Population Biology I. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 p.
- Malikov V.G. and Meyer M.N. 1990.** The characters of breeding and postnatal ontogeny of mountain and plain voles (Rodentia, Arvicolinae) in connection with their distribution. *Proceedings of the Zoological institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **225**: 21–33. [In Russian].
- Martinkova N. and Moravec J. 2012.** Multilocus phylogeny of arvicoline voles (Arvicolini, Rodentia) shows small tree terrace size. *Folia Zoologica*, **61** (3–4): 254–267. <https://doi.org/10.25225/fozo.v61.i3.a10.2012>
- Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radjably S.I. and Sablina O.V. 1996.** Voles (subgenus *Microtus* Schrank) of Russia and adjacent territories. *Proceedings of the*



- Zoological institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **232**: 320 p. [In Russian].
- Musser G.G. and Carleton M.D. 2005.** Superfamily Muroidea. In: D.E. Wilson and D.M. Reeder (Eds). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. 3rd edition. The John Hopkins University Press, Baltimore, MD: 894–1531.
- Niethammer J. 1970.** Die Wühlmäuse (Microtinae) Afghanistans. *Bonner Zoollogische Beiträge*, **21**(1/2): 1–24.
- Nurgeldyev O.N. 1956.** Mass reproduction of the Afghan vole (*Microtus (Blanfordimys) afghanus* Thomas, 1912) in the South-East of Turkmenistan. *Proceedings of the Institute of Biology of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR*, **4**: 58–73. [In Russian].
- Odinashoev A.O. 1976.** Towards the ecology of the mouse-like rodents of the Pamirs. *Ecology*, **1**: 100–102. [In Russian].
- Paramonova A.N., Vasilyeva L.F. and Guvva L.A. 1958.** Rodents and their ectoparasites of the Bolshoy Balkhan mountain system. *Proceedings of the Turkmen anti-plague station*. Ashgabat, **1**: 79–84. [In Russian].
- Pokrovsky A.V. and Bolshakov V.N. 1968.** Natural and potential breeding intensity of two species of Asian mountain voles. *Acta Theriologica*, **8**(9): 117–128. [In Russian]. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.68-9>
- Pokrovsky A.V. and Bolshakov V.N. 1969.** Experimental studies of seasonal changes in body weight, growth and development of mountain voles (*Alticola*, *Clethrionomys*). *Acta Theriologica*, **14**(2): 11–19. [In Russian]. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.69-2>
- Pokrovsky A.V. and Bolshakov V.N. 1979.** Experimental ecology of voles. Nauka, Moscow, 148 p. [In Russian].
- Pokrovsky A.V., Gileva E.A., Ishchenko V.G. and Mikhalev M.V. 1973.** Experimental study of Pamir and juniper voles and their hybrids. In: N.N. Danilov (Ed.). *Experimental studies of the type problem*. Ural Scientific Center. *Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology*, Sverdlovsk, **86**: 19–40. [In Russian].
- Pokrovsky A.V., Kuznetzova I.A. and Kourova T.P. 1982.** On some biological peculiarities of *Microtus juldaschi* and *M. carruthersi* (experimental data). *Zoological Journal*, **61**(11): 1735–1739. [In Russian].
- Pokrovsky A.V. and Makaranets I.A. 1981.** Experimental data on the ecology of the Pamir vole. *Ecology*, **1–3**: 101–104. [In Russian].
- Popov V.A., Voitsekhovskiy D.P., Nikitin V.P. and Zaitseva V.I. 1968.** Ecology of the Afghan vole in Turkmenistan. In: B.K. Fenyuk (Ed.). *Rodents and their ectoparasites*. Saratov University, Saratov: 5–14. [In Russian].
- Réale D., Garant D., Humphries M.M., Bergeron P., Careau V. and Montiglio P.O. 2010.** Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**: 4051–4063. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208>
- Sablina S.A. and Tikhonova E.P. 2012.** Postnatal development and some features of reproduction of the two species of rats (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758 and *Rattus tanezumi* Temmink, 1844). *Proceedings of the Zoological institute of the Russian Academy of Sciences*, **316**(1): 71–82. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2012.316.1.71>
- Sablina S.A., Tikhonova E.P. and Golenishchev F.N. 2015.** Features of reproduction and postnatal ontogenesis in the Gromov vole (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988). *Proceedings of the Zoological institute of the Russian Academy of Sciences*, **319**(3): 418–427. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2015.319.3.418>
- Saidov A.S. 2010.** Rodents of Southwestern Tajikistan (fauna, systematics, ecology, landscape placement, impact of anthropogenic factors, zoogeography, biocenotic relationships, practical significance). Donish Publishing House, Dushanbe, 222 p. [In Russian].
- Shcherbina E.I. 1957.** Materials for the study of the postembryonic development of the Afghan vole (*Microtus afghanus afghanus* Thomas). *Proceedings of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR*, **2**: 115–118. [In Russian].
- Shcherbina E.I. 1962.** To study the reproduction of the Afghan vole (*Microtus afghanus afghanus* Thomas) in Badkhyz. *Proceedings of the Academy of Sciences of the Turkmen SSR. Series of Biological Sciences*, **1**: 69–73. [In Russian].
- Shlyapnikova M.S. 1979.** The intensity of reproduction of the Pamir vole in laboratory conditions. In: *Information Materials of the Institute of Plant and Animal Ecology*. Sverdlovsk: 71 p. [In Russian].
- Sludsky Al.A. and Mishkin K.V. 1986.** Materials on the biology of the Pamir vole in the Eastern Pamirs. *Bulletin of the Moscow Society of Nature Testers. Department of Biology*, **91**(4): 22–28. [In Russian].
- Sludsky A.A., Borisenko V.A., Kapitonov V.I., Makhmutov S., Mokrousov N.Ya., Orlov G.I., Sludsky Al.A., Strautman E.I., Fedosenko A.K. and Shubin I.G. 1978.** Mammals of Kazakhstan, **1**(3): Rodents (Gerbils, voles, Altai tsokor). Nauka, Alma-Ata, 492 p. [In Russian].
- Smorcacheva A.V. and Bushuev A.V. 2022.** Reproduction, postnatal development and resting metabolic rate of a poorly studied subterranean rodent, the longclawed vole (*Prometheomys schaposchnikowi*). *Mammalian Biology*, **57**(1): 1–11. <https://doi.org/10.1007/s42991-022-00302-x>
- Tsvetkova A.A. 2003.** Experimental and natural fertility of the big-eared vole. Materials of the International Meeting: VII Congress of the Theriological Society: Theriofauna of Russia and adjacent territories

- (February 6–7, 2003, Moscow). Moscow: 375–376. [In Russian].
- Tsvetkova A.A. and Krivosheev V.G. 1985.** Growth and development of the Subarctic voles (*Microtinae*) during the first month of post-embryonic period. In: V.G. Krivosheev and F.B. Chernyavsky (Eds). Ecology of mammals of tundra and sparse forest in North-East of Siberia. Vladivostok: 133–145. [In Russian].
- Vinogradov B.S. 1930.** A guide to the definition of rodents of Central Asia. Samarkand, 1–50. [In Russian].
- Vinogradov B.S. 1931.** Mammals. Proceedings of the Pamir Expedition of 1928, 8: 1–22. [In Russian].
- Vinogradov B.S. and Ivanov A.I. 1945.** Rodents of Tajikistan. Stalinabad, Gosizdat under the SNK of the Taj SSR: 83 p. [In Russian].
- Voitsekhovskiy D.P. 1957.** Ecological and faunal sketch of rodents of the Karabil upland. *Proceedings of the Turkmen anti-plague station*. Ashgabat, 1: 145–152. [In Russian].
- Yanushevich A.I., Aizin B.M., Kydyraliev A.K., Umrikhina G.S., Fedyanina T.F., Shukurov E.D., Grebenyuk R.V. and Tokobaev M.M. 1972.** Mammals of Kyrgyzstan. Ilim Publishing House, Frunze, 463 p. [In Russian].
- Zorenko T.A. 1981.** The comparative analysis of postnatal development of voles within *Microtus arvalis* group. In: R.M. Eglite (Ed.). Ecological and behavioural investigations of vertebrate animals in the Baltic States. Riga: 15–47. [In Russian].
- Zorenko T.A., Smorkacheva A.V. and Aksenova T.G. 1994.** Reproduction and postnatal ontogenesis of the Chinese vole *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae). *Zoological Journal*, 73(6): 120–129. [In Russian].