

УДК 599.323.4:576.312.3

© 1996 г. М.Н. МЕЙЕР, В.Г. МАЛИКОВ

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА МЫШЕВИДНЫХ ХОМЯЧКОВ (CRICETIDAE, CALOMYSCUS)

Произведен сравнительный анализ данных по постнатальному росту и развитию различных видов и хромосомных форм мышевидных хомячков. Значения одних показателей этих процессов оказались практически одинаковыми, по другим наблюдаются достоверные, возможно видоспецифические, отличия, которые, сами по себе, очевидно не имеют адаптивного значения.

До недавнего времени считалось, что на территории Туркмении обитает один вид мышевидного хомячка – *Calomyscus bailwardi* Thomas, 1905, описанный из юго-западного Ирана. Проведенное нами исследование туркменских хомячков показало, что **здесь встречаются** по крайней мере два вида – *C. mystax* Kaschkarov, 1925, описанный с **горного массива** Большой Балхан, и *Calomyscus* sp. из Центрального и Восточного Копетдага, **не имеющий** пока видового названия (Мейер, Маликов, 1995). Оба вида существенно **различаются** кариологически (Графодатский и др., 1989), и полученные при их скрещивании гибридные самцы первого поколения стерильны (Мейер, Маликов, 1995). Кроме того, известен еще один вид этого рода из Азербайджана – *C. urartensis*, описанный Воронцовым с соавторами по данным хромосомного анализа (Воронцов и др., 1979). Видовая самостоятельность этой формы была нами подтверждена результатами экспериментальной гибридизации.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение особенностей биологии и постнатального онтогенеза различных видов и хромосомных форм мышевидных хомячков для общей характеристики мало исследованного рода и проверки видоспецифичности рассмотренных показателей у форм, которым придается видовой ранг.

К роду *Calomyscus* относятся стенобионтные виды, которые населяют скальные выходы различного типа от 500 (Малый Балхан) до 2700 м над ур. м. (г. Душак-Эрикдаг, окрестности Ашхабада). Зверьки находят убежища в естественных пустотах, трещинах скал, нагромождениях камней, под корнями арчи. Зонально-климатический диапазон – от аридной зоны до сухих субтропиков. Они встречаются в горах Ирана, Афганистана, Пакистана, Сирии (Воронцов и др., 1979; Пешев, 1988); распространены в окрестностях Нахичевани (Азербайджан) и в Туркмении – гряда Эрсары-Баба на северо-западе, Большой Балхан и горные системы Копетдага, включая Малый Балхан на северо-западе и Западный Бадхыз на юго-востоке (Бобринский и др., 1965; Воронцов и др., 1979).

Биология мышевидных хомячков изучена довольно слабо. Наиболее подробные сведения содержатся в статьях Гамбаряна и Мартиросяна (1960), а также Сапаргельдыева (1984). Представленные в этих работах материалы по размножению и постнатальному онтогенезу достаточно фрагментарны и в основном затрагивают вопросы фенологии и интенсивности размножения.

C. urartensis. По данным Гамбаряна и Мартиросяна (1960) размножение начинается с конца марта и длится до начала июня. Авторы считают, что самки приносят два помета в год – весной и в начале лета. Число детенышей в помете составляет три-четыре особи. Самки кормят детенышей до одного месяца, и в трехмесячном возрасте молодые зверьки почти достигают размеров взрослых животных.

C. mystax. Размножение начинается во второй половине марта и заканчивается в первой половине июня. За это время самки успевают дать два помета. В разные годы, в зависимости от погоды, начало и окончание периода размножения могут смещаться на две-три недели. Пик размножения приходится на май. Число эмбрионов колеблется от трех до семи (в среднем 5,3). В популяциях этого вида доминируют самки. Так, в период размножения они составляли 66% (Сапаргельдыев, 1984). Весной основу популяции образуют взрослые перезимовавшие особи. В дальнейшем, в июле преобладают прибылые зверьки, а взрослые особи постепенно вымирают. Таким образом, по Сапаргельдыеву, за 14–15 мес происходит полное обновление популяции.

Calomyscus sp. из Центрального Копетдага (Фирюзинское ущелье) также начинают размножаться со второй половины марта. В мае число самок, участвующих в размножении, достигало 75% (Сапаргельдыев, 1984). Число эмбрионов составляло в среднем 4,6. В популяциях также преобладали самки, в период размножения они составляли 57,1% среди взрослых животных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Размножение и развитие мышевидных хомячков изучали в экспериментальных условиях на зверьках, пойманных в природе, а также на животных I–II лабораторных поколений.

Calomyscus urartensis ($2n = 32$) был добыт в Азербайджане (окрестности г. Нахичевань) в Джульфинском р-не в 1985 и 1987 гг. (10 экз.), *C. mystax* ($2n = 44$) – в горном массиве Большой Балхан в 1989 г. и 1990 гг. (23 экз.), а *Calomyscus* sp. n. ($2n = 44$) – в Центральном Копетдаге (Фирюзинское и Чулийское ущелья) – в 1987 и 1989 гг. (22 экз.). Последний вид существенно отличается от *C. mystax* количеством добавочных гетерохроматиновых плеч. Хромосомная форма $2n = 30$ добыта в Западном Копетдаге, в окрестностях Кара-Калы (Ай-Дере) и Кизил-Арвата в 1987 и 1989 гг. (10 экз.). К этой же форме относятся хомячки, пойманные в Центральном Копетдаге с высот более 1600 м над ур. м. (гора Душак) в 1987 и 1989 гг. (10 экз.). Гибриды первого поколения, полученные от скрещивания последних с западно-копетдагскими зверьками, плодовиты.

Изучение постнатального онтогенеза проводились на 15-ти выводках каждой формы, кроме *C. urartensis* (6 выводков), в течение одного месяца со дня рождения. Детенышей ежедневно взвешивали, измеряли длину тела, хвоста, задней ступни и фиксировали сроки развития и формирования основных экстерьерных признаков. Грызуны содержались в сетчатых террариумах $60 \times 30 \times 30$ см или в невысоких аквариумах примерно такого же объема. Кормовой рацион состоял из небольшого количества разных овощей (моркови, свеклы, капусты, лука), а также семян подсолнечника, проса и овса. Периодически хомячкам давали яблоки, плоды шиповника и насекомых (личинки мучного хруща и тропических тараканов). В летнее время овощи заменяли травой. Круглый год хомячки получали сено. Температура в виварии колебалась на протяжении года в пределах $15\text{--}18^\circ\text{C}$, освещение было искусственным (лампы дневного света), поэтому время от времени включались ультрафиолетовые эритерно-увиолетовые лампы (ЭУВ – 30 Вт).

В виварии все изученные формы мышевидных хомячков размножались круглый год, хотя плодовитость их была явно понижена в осенне-зимнее время (табл. 1).

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что мышевидные хомячки потенциально способны размножаться в течение всего года. Однако на интенсивность размножения каждой формы существенно влияют конкретные условия. Так, сильная засуха и жара вызывают полное прекращение размножения. В то же время можно предполагать, что в отдельные годы, характеризующиеся отсутствием морозных дней, которые периодически наблюдаются в Туркмении, хомячки, обитающие в невысоких предгорьях, могут до наступления летней засухи и жары принести три помета.

Самая ранняя беременность была зарегистрирована у *Calomyscus* sp. в 3 мес 20 дней (от возраста самки в день рождения ее первого помета вычиталась продолжительность беременности). Массовая беременность наступает в 6–7 месяцев. Ее продолжительность, вычисленная по минимальному интервалу между пометами, составляет 30–31 день. Соотношение полов в пометах, определяемое по новорожденным детенышам, не одинаково. У всех форм, кроме хомячков из Западного Копетдага, преобладают самцы. Так, в популяциях *C. mystax* они составляют 61,3%, у *C. urartensis* – 70,7%. В популяциях из Центрального Копетдага самцы составляют 58,9%, и только в популяциях из Западного Копетдага преобладают самки – 52,4%.

Интенсивность размножения, определяемая совокупностью показателей (табл. 2), у разных форм очень близка и невысока, по сравнению с другими видами мелких грызунов. По-видимому, это объясняется сходными условиями микроклимата и микрорельефа в различных поясно-климатических зонах, где обитают исследованные виды *Calomyscus*. Исключение составляет лишь один показатель – процент самок, участвующих в размножении, который очень высок у хомячков из Центрального Копетдага (*Calomyscus* sp.).

Мышевидные хомячки, по данным лабораторного содержания, как и многие другие хомяки, способны делать запасы. Для них характерно состояние оцепенения, которое возникает, по-видимому, при неблагоприятных условиях – резких колебаниях температур, в основном их понижении. Но возникновение такого состояния возможно и в летнее время, что может быть связано с повышением влажности в виварии в результате кормления травой. По устному сообщению А.А. Аристова подобное явление было отмечено им и в природе у *C. urartensis*. Наблюдения проводились летом в утренние часы при относительно низкой температуре, что является косвенным доказательством теплолюбивости вида. Действительно, Калабуховым (1969) было показано, что предпочитаемая *C. urartensis* температура составляет 31,2–31,9° и уровень потребления кислорода этими зверьками в зимний период резко повышается.

Представители рода *Calomyscus* отличаются необыкновенно высокой продолжительностью жизни и сохранением на длительный период способности к размножению. Так, в возрасте шести лет, многие хомячки продолжают размножаться, а одна самка, пойманная в 1985 г., приступила к размножению только в 1991 г. и прожила 7,5 лет. Поэтому с мнением Сапаргельдыева о полном обновлении популяций хомячков за 14–15 месяцев трудно согласиться.

Таким образом, все формы мышевидных хомячков характеризуются относительно низкой интенсивностью размножения, длительной продолжительностью жизни и способностью к размножению по крайней мере до 6 лет. С этими особенностями вероятно связано и отсутствие резких колебаний численности. Она достаточно стабильна (практически не изменяется в разные годы), но не высока по сравнению с другими мелкими грызунами.

Детеныши мышевидных хомячков рождаются слепыми, голыми, ушные раковины четко обособлены. Зубы отсутствуют. Пальцы передних и задних конечностей не

Таблица 1

Плодовитость мышевидных хомячков в разные сезоны года

Вид или хромосомная форма	Весна			Лето			Осень			Зима		
	А		В	А		В	А		В	А		В
	А	Б		А	Б		А	Б		А	Б	
<i>C. туника</i> , Большой Балхан	15	0,45	1,55	14	0,46	1,64	4	0,46	1,54	6	0,27	0,48
Хромосомная форма (2n = 30), Зап. Копетдаг и г. Душак	12	0,52	1,62	9	0,52	1,65	10	0,44	1,26	5	0,25	0,56
<i>Salomunxus</i> ср., Центр. Копетдаг (Фирюзинское и Чулийское ущелья)	13	0,50	1,40	10	0,64	2,07	11	0,44	1,26	5	0,33	1,26
<i>C. shirtemia</i> , Нахичевань (окр. Джульфы)	7	0,45	1,04	5	0,58	2,05	-	-	-	-	-	-

Примечание. А – число пар, Б – число пометов на 1 размножающуюся пару/мес, В – число детенышей на 1 размножающуюся самку/мес.

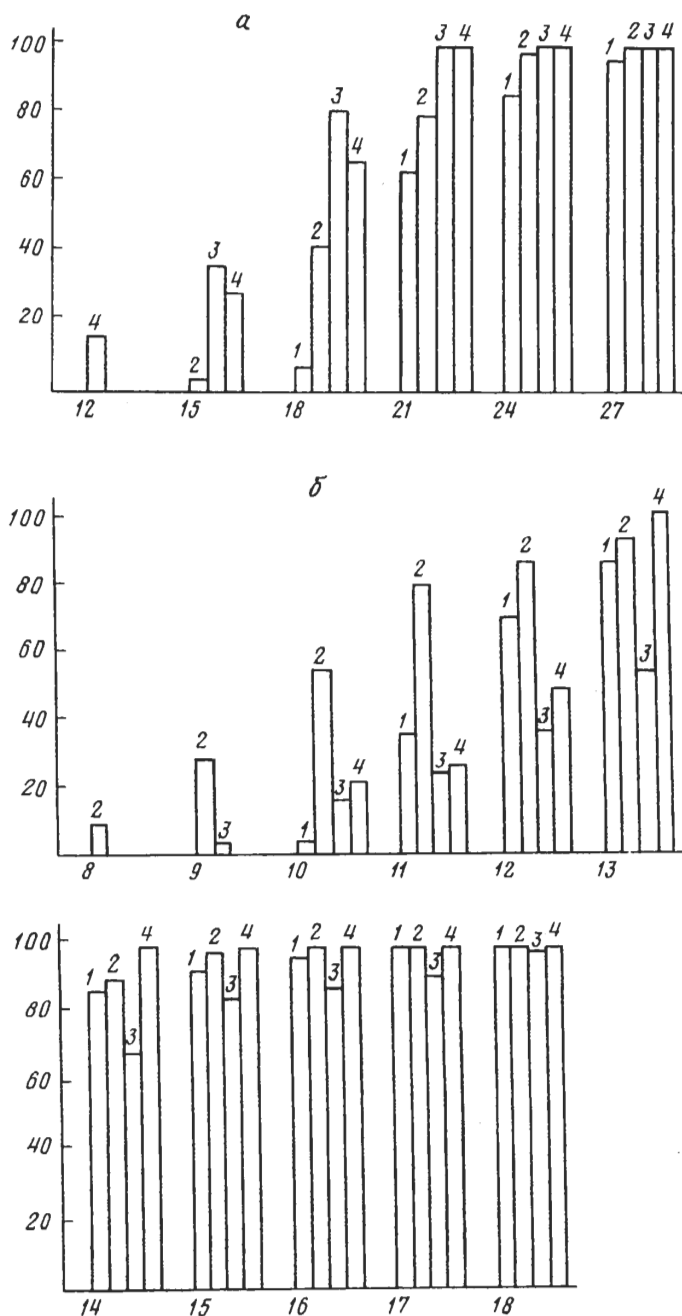


Рис. 1, а, б

обособлены. Сроки проявления возрастных признаков у разных видов и хромосомных форм различны (рис. 1).

Calomyscus mystax. Период прозревания растянут и составляет 13 дней. Он начинается с 18-го дня жизни (70,9% детенышей прозревает на 22 день) и заканчивается на 30-й. Детеныши *C. urartensis* и *Calomyscus* sp. полностью прозревают к 20 и 21 дню соответственно, а начинают прозревать – первые с 12-го дня, вторые – с 13-

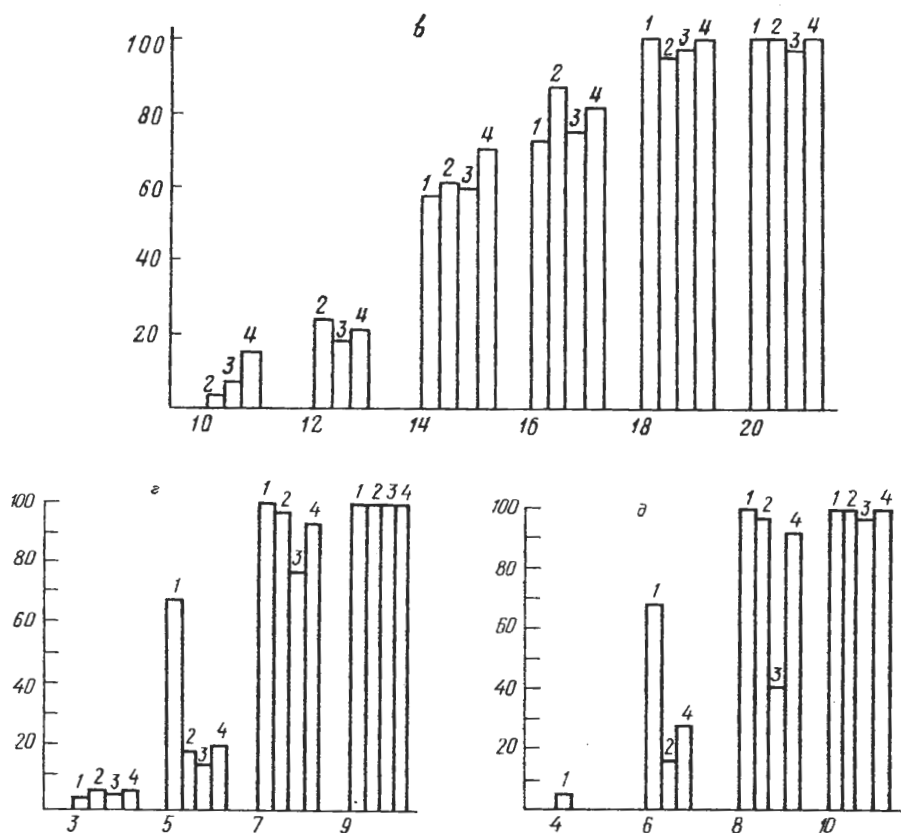


Рис. 1. Темпы постнатального онтогенеза мышевидных хомячков: 1 – *C. mystax*, 2 – хромосомная форма $2n = 30$, 3 – *Calomyscus* sp., 4 – *C. urartensis*; а – прозревание, б – прорезывание нижних резцов, в – прорезывание верхних резцов, г – обособление пальцев на передних конечностях, д – обособление пальцев на задних конечностях. По осям ординат: для а – прозревшие детеныши, %; для б – детеныши с прорезавшимися нижними резцами, %; для в – детеныши с прорезавшимися верхними резцами, %; г – детеныши с разошедшимися пальцами на передних конечностях, %; д – детеныши с разошедшимися пальцами на задних конечностях, %; по осям абсцисс – возраст, дни

го, в то время как прозревшие зверьки *C. mystax* на 20 день составляют лишь 63,5%. Прозревание хомячков из Западного Копетдага начинается с 14-го дня и заканчивается на 26-й (рис. 1, а).

Таким образом для *C. urartensis* характерно быстрое и раннее прозревание, для *C. mystax* и зверьков из Западного Копетдага и г. Душак – позднее и растянутое.

Прорезывание верхних и нижних резцов происходит почти одновременно. Нижние резцы появляются несколько раньше, чем верхние – на восьмой-девятый день, и к 18 дням этот процесс почти полностью заканчивается у всех хомячков (рис. 1, в, г). Наиболее быстро прорезывание нижних резцов происходит у *C. urartensis* – начинаясь с десятого дня, заканчиваясь на 13-й, т.е. длится четыре дня; наиболее растянуто у *Calomyscus* sp. – 11 дней, начинается с девятого дня, а заканчивается на 19-й (рис. 1, б).

Прорезывание верхних резцов у большинства хомячков начинается с 10-го дня жизни. Быстрее всего они появляются у *C. urartensis*, у которых этот процесс длится восемь дней, и к 18 дням все хомячки этого вида имеют верхние резцы. У *C. mystax* резцы появляются лишь на 13-й день, и к 18 дням этот процесс заканчивается. У осо-

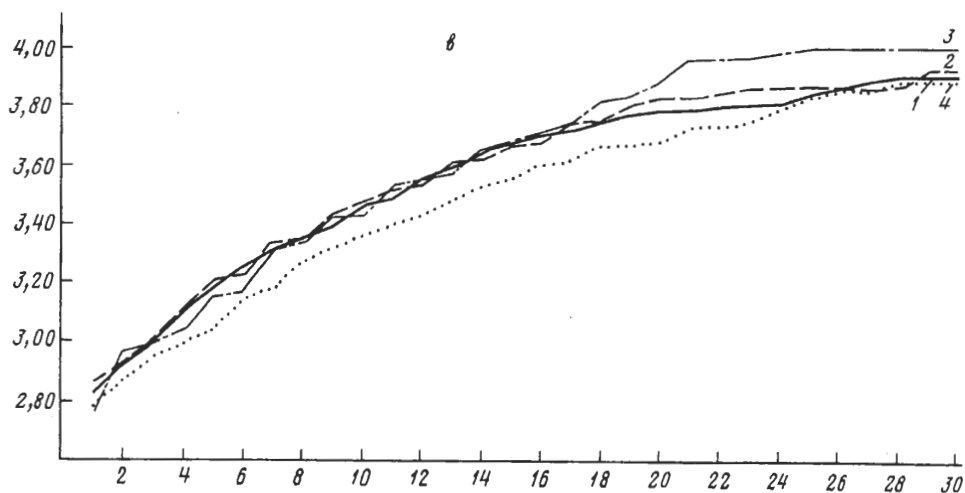
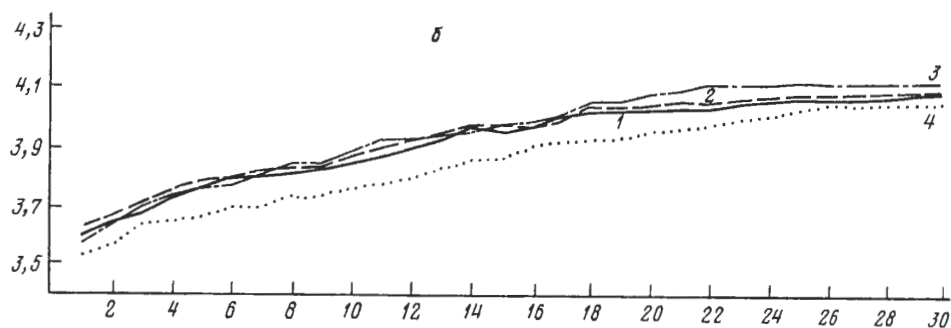
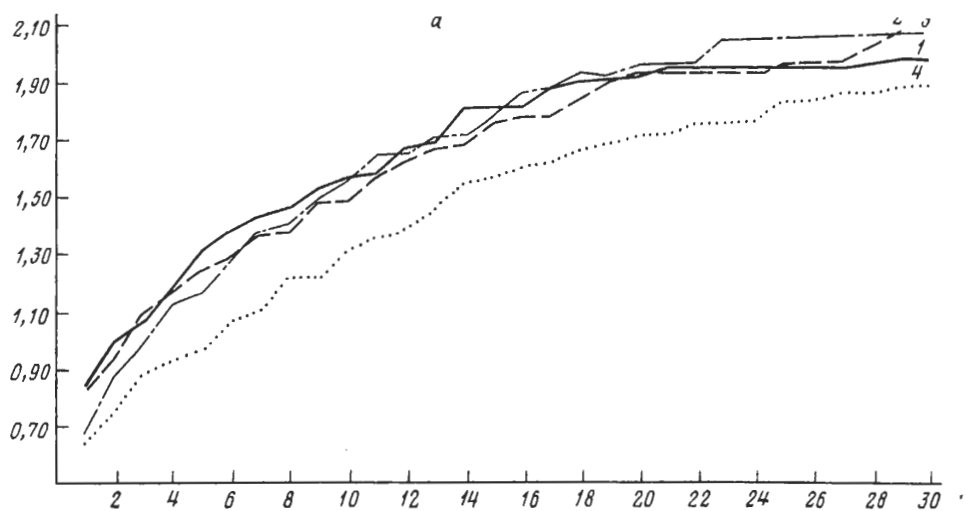


Рис. 2. а, б, в

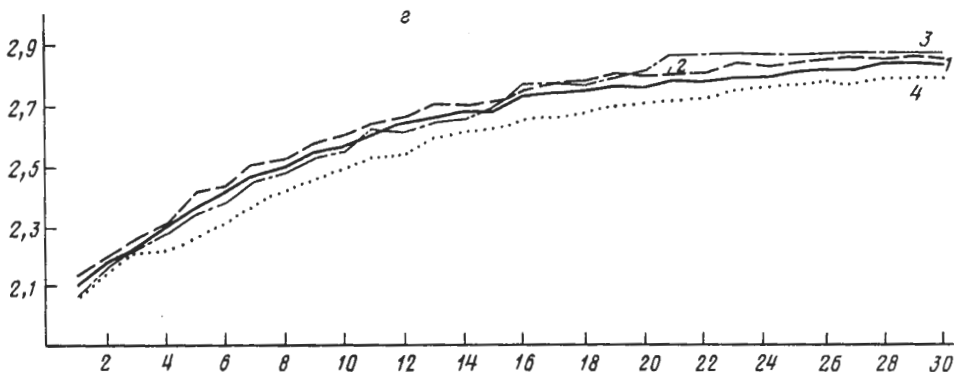


Рис. 2. Темпы постнатального роста мышевидных хомячков: 1 — хромосомная форма $2n = 30$, 2 — *C. mystax*, 3 — *C. urartensis*, 4 — *Calomyscus* sp.: а — изменение массы тела, б — изменение длины тела, в — изменение длины хвоста, г — изменение длины задней ступени. По осям ординат — логарифм значений признаков, по осям абсцисс — возраст, дни

бей из Западного Копетдага прорезывание верхних резцов длится 11 дней — с 10-го по 20-й. Наиболее растянут этот процесс у *Calomyscus* sp. (рис. 1, в).

Расхождение пальцев на передних и задних конечностях у всех хомячков происходит также почти одновременно и в короткие сроки (рис. 1, г, д). На передних лапах пальцы начинают разъединяться с третьего дня жизни, на задних — с четвертого. Быстрее всего расходятся пальцы на передних конечностях у *C. mystax*, позже всего у *Calomyscus* sp. (рис. 1, г). Разъединение пальцев на задних конечностях у всех хомячков, кроме зверьков из Западного Копетдага, происходит на протяжении пяти дней (рис. 1, д). К восьмому дню жизни большинство *Calomyscus* имеют "взрослые лапы", отстает лишь *Calomyscus* sp., у которого к этому дню только 41% детенышей имеют разошедшиеся пальцы на задних лапах.

В возрасте 19–20 дней хомячки начинают самостоятельно питаться и активно двигаться. Постнатальный онтогенез у всех форм продолжается около 30 дней. К этому времени молодые зверьки отличаются от взрослых лишь размерами, весом и окраской шерсти.

Таким образом, в ходе онтогенеза исследуемых форм наблюдаются различия: по одним признакам форма может иметь ускоренное развитие, по другим — замедленное. Так, например, для *C. mystax* характерно длительное и растянутое прозревание, а скорость расхождения пальцев на задних конечностях выше, чем у других видов. То же относится и к другим исследованным формам. Исключение составляет лишь *C. urartensis* — вид, характеризующийся ускоренным развитием по большинству изученных признаков.

В работе Тупиковой и Каледы (1957) указывается, что сроки развития признаков, обеспечивающих наиболее ранний переход к самостоятельной жизни (прозревание, прорезывание резцов, обрастание шерстью и т.д.) и к размножению у полевок более ранние, чем у мышей. Хомячки (род *Cricetulus*) занимают промежуточное положение. Обособление пальцев на конечностях, видимо зависящее от подвижности грызунов, наиболее быстро происходит у мышей, затем у хомячков и позже всего у полевок.

Действительно, расхождение пальцев у серых полевок происходит значительно позже, чем у мышевидных хомячков. Так, например, если на 10-й день жизни у *Microtus arvalis* только 32% зверьков имеют "взрослую ступню", то у рассматриваемых нами видов рода *Calomyscus* — 92–100%. Все виды рода *Calomyscus* хорошо приспособлены к обитанию в горах, это типично скальные формы с высокой подвижностью, поэтому у них, как и у мышей, формирование пальцев на конечностях происходит значительно быстрее, чем у полевок и хомячков рода *Cricetulus*. Последние —

Основные показатели интенсивности размножения мышевидных хомячков

Вид или хромосомная форма	Число самок	Из них размножающихся		Всего пометов	Среднее число поместов на 1 размножающуюся самку/мес	Среднее число детенышей в помете	Среднее число детенышей на 1 размножающуюся самку/мес	Средний % гибели детенышей до 30-дневного возраста	Средний интервал между пометами, дни
		абсол. число	%						
<i>C. mystax</i>	22	18	81,8	45	0,38	2,95 (1-5)	1,03	16,5	139,5
<i>C. irartensis</i>	10	5	50,0	26	0,43	2,65 (1-5)	1,19	37,7	92,7
<i>Calomyscus</i> sp.	26	24	92,3	67	0,38	2,99 (1-5)	1,09	29,0	91,2
Хромосомная форма 2n = 30	24	16	66,7	59	0,34	2,61 (1-5)	1,19	37,7	92,7

Таблица 3

Масса (г) и размеры (мм) детенышей мышевидных хомячков в первый (1) и 20-й (2) дни жизни

Вид или хромосомная форма	Масса тела		Длина					
			тела		задней ступни		хвоста	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>C. mystax</i> , Большой Балхан	2,30±0,05	6,98±0,21	37,77±0,27	57,75±0,66	8,40±0,07	16,69±0,15	17,39±0,25	46,11±0,80
Хромосомная форма 2n = 30, Зап. Копетдаг и г. Душак	2,30±0,06	6,80±0,21	36,30±0,31	56,30±0,68	8,20±0,08	16,10±0,14	17,00±0,24	44,30±0,87
<i>Calomyscus</i> sp., Центр. и Вост. Копетдаг	1,90±0,05	5,60±0,20	33,70±0,30	51,70±0,70	7,80±0,08	15,00±0,17	16,08±0,27	39,10±1,03
<i>C. irartensis</i> , Нахичевань	1,97±0,10	7,18±0,38	35,60±0,62	60,17±1,21	7,77±0,17	16,92±0,36	15,58±0,57	48,83±2,15

обитатели равнинных или предгорных степей и полупустынь – малоподвижны и ведут норный или полунорный образ жизни (Воронцов, 1982).

Для характеристики роста рассматривается обычный для мелких млекопитающих набор признаков: масса тела (W), длина тела (L), длина хвоста (C) и длина задней ступни (Pl). В целом темпы роста по всем рассматриваемым признакам резко снижаются после 20-го дня жизни (рис. 2). В качестве показателей темпов роста нами была выбрана истинная (удельная) скорость роста, вычисляемая по формуле:

$$CW = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1},$$

и константа роста $K_W = C_W \times t$, где W_1 – масса тела в первый день жизни, W_2 – масса тела в конце рассматриваемого периода (20-й день), t_1 – начальное время (1-й день), t_2 – конечное время (20-й день) и $t = \frac{t_1 + t_2}{2}$.

Для всех форм, распространенных в Туркмении, эти показатели практически одинаковы с точностью до второго знака после запятой. Так, истинная скорость и константа роста *Calomyscus* sp. и западно-копетдагской формы ($2n = 30$) равны соответственно 0,057 и 0,60, а для *C. mystax* – 0,058 и 0,61. Для *C. urartensis* эти показатели не приводятся ввиду слишком малого объема материала. Что касается абсолютных размерных величин, то *Calomyscus* sp. характеризуется наименьшими их значениями, по сравнению с другими туркменскими формами и *C. urartensis* (табл. 3).

При исследовании близких видов одного подрода, а иногда и рода, функциональный смысл темпов роста и проявления тех или иных признаков развития затушевывается, и поэтому объяснить более быстрое развитие одного вида, по сравнению с другим, сложно. Еще сложнее объяснить причины, по которым один и тот же вид по одним признакам может характеризоваться ускоренным развитием, а по другим – замедленным. Вероятно, эти признаки генетически связаны с другими чертами, которые и определяют вид как некую обособленность, характеризующуюся определенными эколого-физиологическими и морфологическими свойствами.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 94-04-12382 и 94-04-12283) и ГНТП "Биоразнообразие" (№ 2.1138БР).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П., 1965. Определитель млекопитающих СССР // М.: Просвещение. С. 1–307.
- Воронцов Н.Н., 1982. Низшие хомякообразные мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология // Л.: Наука. С. 1–451.
- Воронцов Н.Н., Картавецова И.В., Потапова Е.Г., 1979. Систематика мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Cricetidae). 1. Кариологическая дифференциация видов-двойников из Закавказья и Туркмении и обзор видов рода *Calomyscus* // Зоол. журн. Т. 58. Вып. 8. С. 1213–1224.
- Гамбарян П.П., Мартиросян Б.А., 1960. Об экологии мышевидного хомячка (*Calomyscus ballwardi* Thom.) // Зоол. журн. Т. 39. Вып. 9. С. 1408–1413.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И., Мейер М.Н., Маликов В.Г., 1989. Сравнительная цитогенетика хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 3. С. 151–157.
- Калабухов Н.И., 1969. Периодические (сезонные и годовичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука. С. 5–247.
- Мейер М.Н., Маликов В.Г., 1995. К вопросу о распространении, таксономическом ранге и биологии мышевидных хомячков рода *Calomyscus* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 7. С. 96–100.
- Сапаргельдыев М.С., 1984. К экологии мышевидного хомячка *Calomyscus mystax* (Rodentia, Cricetidae) в Туркменистане // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 9. С. 1388–1394.

Тупикова Н.В., Каледа Л.В., 1957. Определение возраста грызунов // Матер. по грызунам. М.: Изд-во МГУ. Вып. 5. С. 119–154.

Пешиев Д., 1988. *Calomyscus bailwardi* – нов. вид за фауната на Арабская полуостров и подвидовия статус на вида и неговия ареал // Юбилейна научна сессия. Резюмета. София. С. 57.

Зоологический институт РАН,
С.-Петербург

Поступила в редакцию
9 января 1996 г.

M.N. MEYER, V.G. MALIKOV

PECULIARITIES OF BIOLOGY AND POSTNATAL ONTOGENESIS
IN *CALOMYSCUS* (CRICETIDAE, *CALOMYSCUS*)

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
St.-Petersburg, Russia

S u m m a r y

A comparative analysis of the data on postnatal growth and development of various *Calomyscus* species and their chromosomal forms has been conducted. Values of some indices of these processes turned out to be practically identical, the others reveal significant, species-specific differences which appear to have no adaptive importance.