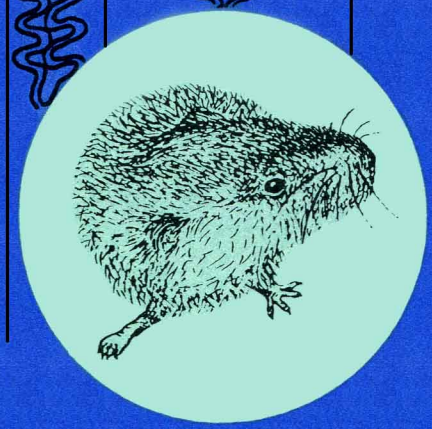
А. В. ПОКРОВСКИЙ, В. Н. БОЛЬШАКОВ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ПОЛЕВОК



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

А. В. ПОКРОВСКИЙ, В. Н. БОЛЬШАКОВ

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ПОЛЕВОК

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1979

УДК 591.5 : 599.323.4

Покровский А.В., Большаков В.Н. **Экспериментальная экология полевок** М.: Наука, 1979. 148 с.

Книга посвящена вопросам изучения биологических циклов полевок, выявлению биологической специфики ряда северных и горных видов в экспериментальных условиях вивария. Исследования проводились в виварии со многими видами и подвидами полевок. Значительное место в книге уделено вопросам гибридизации близких форм полевок неясного таксономического ранга.

Книга представляет интерес для широкого круга биологов.

Табл. 42, ил. 51, библ. 270 назв.

Ответственный редактор

доктор биологических наук

Н.Н. ДАНИЛОВ

П $\frac{21008-115}{055\ (02)-79}$ 643—79, кн. 2. 2 005 000 000

© Издательство "Наука", 1979 г.

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая работа рассматривается нами как исследование экспериментально-экологического характера. В связи с этим мы считаем необходимым напомнить о различиях в задачах и методах исследования двух экспериментальных дисциплин, связанных с изучением экологии: экологической физиологии и экспериментальной экологии. Необходимость эта вызвана тем, что весьма часто термин "экспериментальная экология" употребляется как синоним экологической физиологии. Это смешение понятий возникло отчасти, по-видимому, еще и потому, что в отечественной науке из этих двух дисциплин экологическая физиология представлена значительно более многочисленными исследованиями и пользуется гораздо большей полулярностью.

А.Д. Слоним предлагает следующее определение предмета экологической физиологии: "Под экологической физиологией понимают раздел физиологии, изучающий влияние природных факторов среды обитания на формирование и протекание физиологических функций отдельных видов и популяций животных" [1959, с. 98]. В нашей стране развитие этого направления связано с именами таких известных исследователей, как А.Д. Слоним, Н.И. Калабухов, И.Д. Стрельников. Однако, давая весьма много и для экологов в смысле понимания физиологических предпосылок многих экологических явлений, оно продолжает, по существу, оставаться чисто физиологическим.

Под экспериментальной экологией мы понимаем моделирование экологических явлений и процессов в строго контролируемых условиях эксперимента с целью изучения их феноменологии и причинных связей между ними для установления закономерностей, управляющих жизнью популяции.

". . . причинный анализ большинства принципиальных проблем экологии требует комплексного решения: полевого и экспериментального. Для экспериментальной экологии характерна постановка проблем, непосредственно вытекающая из наблюдений в природе, чем определяется их жизненность и практическая направленность" [Шварц, 1960, с. 41]. Первостепенные задачи экспериментальной экологии это, во-первых, экспериментальная проверка и уточнение наблюдений, сделанных в период полевых исследований, и, во-вторых, выяснение влияния отдельных факторов на феноменологию изучаемых процессов. При этом мы совершенно не исключаем возможности того, что в ходе эксперимента будут выдвинуты новые вопросы, требующие изучения их в полевой обстановке.

Поскольку, как было сказано выше, экспериментально-экологическая работа опирается на моделирование явлений, наблюдаемых в природных популяциях, постольку основной предпосылкой, определяющей успех любого исследования в этой области, является создание условий, которые позволили бы экстраполировать полученные в лаборатории результаты на естественную среду. Отсюда возникает вопрос: что следует считать критерием, позволяющим оценить с этой точки зрения условия, в которых проводится эксперимент? Это прежде всего размножение и рост животных в лабораторной колонии.

"Если плодовитость животных в виварии соответствует плодовитости животных в природе и ее сезонная цикличность совпадает с тем, что наблюдается в природе, если рост молодняка и его развитие существенно не отличается от его роста и развития в природных условиях, это может служить гарантией того, что лабораторная колония действительно может служить моделью природной популяции" [Шварц, 1960, с. 41].

Само собой разумеется, что все это возможно лишь при условии создания соответствующих вивариев и наличия соответствующих объектов. Многие экспериментальные работы, экологические по своей сути, проводились на классических лабораторных животных (мышь, крыса). Однако эти животные, в течение сотен поколений разводимые в неволе, в силу доместикации утратили многие особенности экологии, присущие их диким предкам. Естественно, что работы на таких объектах вряд ли могут служить выяснению всех процессов в природных популяциях, хотя, несомненно, для понимания некоторых вопросов они дали весьма ценный материал.

В последние десятилетия участились попытки разведения в неволе небанальных видов животных. Создана обширная литература, посвященная вопросам разведения и содержания диких животных, что позволяет значительно расширить каталог видов для экспериментально-экологических исследований. К сожалению, приходится почти полностью исключить использование в подобных работах чрезвычайно интересного и охватывающего большее количество видов материала, полученного в многочисленных зоопарках мира. В силу основной специфики своей работы — создания коллекций из возможно большого числа форм — эти учреждения, за редким исключением, не ставят своей задачей создание многочисленных групп одного вида, что, понятно, делает невозможным ведение популяционных наблюдений.

В этом смысле гораздо более перспективно разведение в неволе мелких форм диких млекопитающих, в частности грызунов. Даже при самом беглом обзоре литературы, посвященной экспериментально-экологическим исследованиям, видно, что подавляющее большинство их выполнено именно на мелких грызунах. Предпочтение, оказываемое экспериментаторами этим формам, вполне понятно: довольно простые условия содержания, сравнительно небольшой объем помещений, необходимых для экспериментальных работ, высокая плодовитость и,

что весьма важно, скороспелость делают их незаменимыми объектами для подобного рода исследований.

Введению в практику экспериментальных работ новых видов грызунов в качестве лабораторных животных немало способствовали возросшие потребности ряда биологических наук, и в первую очередь медицины. С расширением круга микробиологических, вирусологических и онкологических исследований потребовались не только значительно большее количество животных, но и качественно новые модели.

Неустанные поиски новых моделей привели к тому, что уже сейчас многие виды диких грызунов разводятся в качестве лабораторных животных. Н.В. Башенина [1975] приводит список ряда видов диких грызунов, апробированных в лабораторной практике: из 38 видов 19 использовались для решения проблем экспериментальной экологии.

1. Обыкновенная полевка (Microtus arvalis Pallas)
2. Пашенная полевка (Microtus agrestis Linnaeus)
3. Полевка-экономка (Microtus oeconomus Pallas)
4. Стадная (узкочерепная) полевка [Microtus (Stenocranius) gregalis Pallas]
5. Общественная полевка (Microtus socialis Pallas)
6. Пенсильванская полевка (Microtus pennsy Ivanicus Ord)
7. Рыжебрюхая полевка (Microtus ochrogaster Wagner)
8. Подземная полевка [Microtus (Pitymys) subterraneus de Selys — Longshamps]
9. Тянь-шанская полевка (Clethrionomys frater Thomas)
10. Белоногий хомячок (Peromyscus boylii Baird)
11. Хомячок оленья мышь (Peromyscus maniculatus Wagner)
12. Хомячок залежная мышь (Peromyscus polionotus Wagner)
13. Пустынный хомячок (Peromyscus eremicus Baird)
14. Хомячок лесная мышь (Peromyscus leocopus Rafinesque)
15. Полевая мышь (Apodemus agrarius Pallas)
16. Лесная мышь (Apodemus silvaticus Linnaeus)
17. Желтогорлая мышь (Apodemus flavicollus Melchior)
18. Щетинистая мышь (Acomys cahirinus Desmarest)
19. Домовая мышь, дикая (Mus musculus Linnaeus).

Число видов, преимущественно подсемейства Microtinae, на которых в лабораторных условиях проводились экспериментально-экологические исследования, несомненно, должно быть значительно расширено. Достаточно назвать, например, лесного лемминга [Kalela, Oksala, 1966], копытного и ряд других видов леммингов [Гилева, 1974, 1975], степную пеструшку [Гладкина, Мейер, Мокеева, 1963; Cooper, 1964; Gebczinska, 1967, 1969], европейскую земляную полевку (Buchalczyk, 1961; Смирнов, 1963], рыжую полевку [Buchalczyk, 1969, 1970], красно-серую полевку [Большаков, 1964а, 1972], ряд американских видов рода Microtus [Rinter, Negnis, 1965; Colvin M.A., Colvin D.V., 1970; Gier, Cooksey, 1967; Kirkpatric, Valentine, 1970; Dieterich, Preston, 1977] и др.

Анализ литературы и собственные многолетние исследования авторов позволяют утверждать, что практически все виды полевок могут быть

использованы в качестве лабораторных животных для изучения вопросов экспериментальной экологии. Большое число видов, разнообразие приспособительных особенностей полевок (практически все ландшафтные зоны земного шара и высотные пояса гор!) делают эту группу незаменимой моделью для эколога. Даже сравнительно стенобионтные формы могут успешно содержаться и разводиться в условиях даже небольшого экспериментального вивария. Другой подобной группы нет среди териофауны земли.

Понятно, что введение в широкую культуру новых форм сопровождается и работами по их содержанию и разведению. Это создает базу для экспериментально-экологических работ. В свою очередь, в процессе этих работ идет освоение содержания и разведения новых форм, которые часто оказываются весьма перспективными в культуре. Такое "взаимопроникновение" этих направлений должно быть достаточно полезным для каждого из них.

Как уже говорилось, цель экспериментальной экологии — установление закономерностей, управляющих жизнью популяции. При этом, естественно, встают трудности методического порядка при экстраполяции результатов наблюдений в виварии на природу. Осложнения возникают в связи с тем, что, как известно, существует несколько групп факторов, воздействующих на популяцию. Одна из них — группа факторов, зависящих от плотности популяции, точнее от степени внутривидовых контактов.

В основном за последние десятилетия было установлено, что изменение степени видовых контактов ведет к физиологическим сдвигам, вызывающим регуляцию темпов размножения. При повышенной контактности в популяции падает плодовитость, снижается выживаемость молодняка, затягивается половое созревание. Одни из первых исследований в этом направлении принадлежат Франку [Frank, 1953], Кристиану и Дэвису [Christian, Davis, 1955, 1956], Кларку [Clark, 1955], многое сделано польскими экологами — академиком Петрусевичем и его школой. Несмотря на то, что эта группа факторов и оказываемое ею влияние на популяцию весьма сложны для изучения, она, как это иногда бывает, оказалась наилучше изученной в первую очередь. Мы в наших исследованиях не затрагивали этих вопросов.

Остается, однако, широкий круг вопросов, не получивших до сих пор достаточного освещения: влияние сезона на популяцию, сезонность проявления жизненных циклов. Наша работа представляет попытку выяснить некоторые из этих закономерностей.

Из этого широкого круга вопросов в настоящей работе нами рассматриваются вопросы сезонного изменения плодовитости, сезонного изменения скорости полового созревания, сезонный цикл изменений веса, зависимость между временем рождения и скоростью роста молодняка.

Только в экспериментальных условиях вивария, по-видимому, можно выяснить закрепленность специфических адаптационных особенностей специализированных видов. В нашем виварии много места было уделено исследованиям специфики горных и северных грызунов и, хотя основные выводы были опубликованы раньше [см. Большаков, 1972], на целом

ряде вопросов мы останавливаемся в настоящей работе, так как именно эти разделы в значительной степени раскрывают возможности экспериментальной экологии. В виварии были решены и некоторые теоретические вопросы, главным образом микроэволюционных преобразований в популяции: экспериментальное исследование принципа основателя [Шварц, Покровский, Овчинникова, 1966], сближения специфической подвидовой окраски двух резко дифференцированных подвидов путем отбора в лабораторной популяции [Шварц, Покровский, 1966] и др.

С каждым годом увеличивается и количество работ по гибридизации близких форм [Sumner, 1930; Liv, 1954; Lin, 1954; Stein, 1958; Zimmermann, 1959; Шварц, Покровский, 1961; Engländer, Amtmann, 1963; Hoffmeister, Lei, 1963; Орлов, 1964; Bradshaw, 1965; Horner, Taylor, 1965; Jewell, Fullagar, 1965; Bednarz, 1965; Dawson, 1965, 1966; Ларина, 1961, 1966; Павлинин, 1966а; Гладкина, Мейер, Мокеева, 1966; Гладкина, 1968; Brentjes, 1968; Мейер, 1967а, 1968; Мейер, Орлов, 1969; Bernstein, 1968; Frank, 1968; Покровский, Кривошеев, Гилева, 1970, и др.].

Подобные исследования позволяют наиболее полно выявить природу межпопуляционных различий, оценить степень генетической закрепленности ряда экологических и морфофизиологических особенностей сравниваемых форм. С другой стороны, гибридологические исследования имеют весьма существенное значение для выяснения и уточнения таксономического ранга близких форм и, следовательно, познания начальных стадий процессов видообразования. Экспериментальные исследования по гибридизации позволяют изучить размножение смешанных пар, жизненность и плодовитость полученных гибридов и т.д. Отсюда — большая роль подобных исследований при решении ряда таксономических вопросов [Sikorska-Piwowska, 1964; Bednarz, 1964; Horner, Taylor, 1965; Мейер, 1968; Большаков, Россолимо, Покровский, 1969, и др.].

Исследования, в которых изучение близких форм дополнялось гибридологическими данными, показали большую перспективность такого направления, особенно при изучении форм, таксономический ранг которых находится под сомнением. Однако число работ, проведенных в этом направлении, крайне мало. К тому же большинство их идет не далее решения вопроса о таксономическом статусе скрещиваемых форм, хотя само по себе это имеет большое значение.

Для обильного видами подсемейства Microtinae известны единичные случаи гибридизации близких форм (4 вида рода Clethrionomys и 9 видов рода Microtus). В трех случаях (при скрещивании M. arvalis с M. arcadensis; M. carruthersi с M. jedaschi; M. middendorfi с M. hyperboreus) получены плодовитые гибриды первого и второго поколений, на основании чего авторы рассматривают исходные формы в качестве подвидов [Stein, 1958; Zimmermann, 1959; Большаков, Россолимо, Покровский, 1969; Покровский, Кривошеев, Гилева, 1970].

Полная нескрещиваемость обнаружена при гибридизации M. fortis с M. ungurensis и M. arvalis M. с M. mongolicus [Мейер, 1967а, 1968] и Clethrionomys rufocanus с другими видами рода Clethrionomys [Орлов, 1964]. Хотя межвидовые гибриды получены при скрещивании

Cl. glareolus с Cl. rutilus и Cl. glareolus с Cl. frater [Rauschert, 1963], при скрещивании самок Cl. frater с самцами Cl. rutilus или Cl. glareolus наблюдаются эмбриональная смертность и нарушения эмбриогенеза на поздней стадии беременности [Орлов, 1964].

Наши исследования, связанные с гибридизацией близких форм неясного таксономического ранга, проводились, как правило, комплексно, с использованием ряда методик (кариология, аллометрия, изменчивость морфологических и морфофизиологических признаков), а также в сравнении природного и экспериментального материала по биологии изученных форм. Это позволило в ряде случаев не только уточнить статус этих грызунов, но и выявить их биологическую специфику.

Материалы, положенные в основу настоящей книги, были получены авторами в экспериментальном экологическом виварии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Виварий был организован в 1956 г., и к настоящему времени в нем с той или иной степенью детализации было изучено около 20 различных форм подсемейства Microtinae.

Необходимо отметить большую роль академика С.С. Шварца в организации исследований по экспериментальной экологии, а также вклад, который внесла в решение многих проблем бывшая аспирантка и сотрудница института Н.А. Овчинникова, материалы которой по изучению двух подвидов полевки-экономки в значительной степени входят в настоящую монографию.

СОДЕРЖАНИЕ И РАЗВЕДЕНИЕ ПОЛЕВОК В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Настоящая глава имеет целью обобщение нашего опыта содержания и разведения полевок в лабораторных условиях. Причина, побудившая нас сделать это, заключается в том, что потребность в организации виварием диких грызунов возрастает, а отечественная литература, посвященная вопросам содержания и разведения этих форм, весьма небогата и представлена в основном отрывочными сведениями, содержащимися в отдельных работах. Правда, в последнее время этот пробел в значительной степени заполнен монографией Н.В. Башениной [1975], что дает нам возможность остановиться на узко практических вопросах содержания и разведения. В этом отношении наш опыт, накопленный в течение многих лет, представляет определенный интерес.

Здесь же мы приводим и некоторые сведения о поведении полевок при содержании их в лабораторных условиях. Должны оговориться: мы не имели целью проведение специальных наблюдений за поведением подопытных животных, поэтому излагаемые сведения носят отрывочный характер и не претендуют на особую полноту. Однако в процессе содержания и разведения были получены некоторые сведения по этому вопросу, небезынтересные и в практическом отношении, почему мы и сочли нужным уделить им здесь место.

Для содержания животных используются стандартные клетки с подъемными дверцами с укрепленной на них наружной пластмассовой кормушкой для зернового корма и колесом-моционником.

В качестве подстилки в клетку насыпается слой свежих, слегка влажных опилок толщиной около 2 см. Эта подстилка, кроме того что создает более благоприятные условия для животных, благодаря своей гигроскопичности значительно облегчает работу по уходу: даже летом, при обильной даче влажного корма (свежескошенной травы), клетки чистят раз в неделю.

Основной рацион одинаков для всех видов полевок. С конца августа по начало июня все животные получают овес, сено, морковь и яблоки, с начала июня по конец августа — сено, овес и свежескошенную траву. Сено, кроме того, используется зверьками как гнездовой материал. Летом, при кормлении свежескошенной травой, ежедневно, при даче очередной порции следует убирать несъеденные остатки, так как накопление приводит к их загниванию и возникновению излишней влажности в клетке. Из других видов кормов в небольших количествах (из расчета не более 1 г на полевку) дается подсолнечник. И зимой, и летом, не реже чем раз в неделю, даются побеги ивы, которые хорошо поедаются почти всеми видами полевок.

В качестве добавки к корму даются "мучные черви" (личинки мучного хруща Tenebrio molitor), которые также охотно поедаются всеми видами полевок. Следует отметить, что в ряде случаев введение в рацион мучных червей представляет эффективную меру для предотвращения поедания пометов.

Ни зимой, ни летом вода животным не дается. Так как все животные хорошо размножаются, мы считаем, что потребность во влаге полностью удовлетворяется за счет сочных кормов и травы.

Размножающиеся животные содержатся в клетках парами. Постоянное присутствие самца в клетке позволяет получать от самки максимально возможное число пометов, поскольку спаривание у многих видов очень часто происходит в первые несколько часов после родов. При таком содержании во многих случаях перерывы между родами равны сроку беременности (20—22 дня у степной пеструшки, 18—20 у всех остальных изучавшихся видов).

В тех случаях, когда требовалось получение "обезличенного", но возможно более многочисленного материала для физиологических и микробиологических исследований, нами практиковалось формирование групп из одного самца и двух-трех самок (следует сразу оговориться, что эта методика использовалась нами только при разведении степных пеструшек и видов рода Microtus).

Содержание большего числа самок в одной клетке нерационально, так как перенаселение вызывает большую смертность молодняка, задержку роста и развития, учащаются случаи поедания самками пометов. В таких группах самки обычно приносят помет в одном гнезде, иногда с интервалами в 2—3 дня, иногда — одновременно. Молодняк кормится всеми самками.

В таких случаях при осмотре гнезд можно видеть, как самка кормит явно разновозрастных детенышей. За очень редкими исключениями, родившие самки даже после родов не проявляют враждебности ни к остальным самкам, ни к самцу. Нами зарегистрирован лишь один случай (у степной пеструшки), когда родившая первой самка не только не допускала находившихся с ней в одной группе в гнездо, но и преследовала их по всей клетке. В течение двух дней две остальные самки пали в результате нанесенных им повреждений. До родов эта самка мирно уживалась со всеми животными группы.

Для получения здоровых, нормально развивающихся животных большое значение имеет своевременная отсадка молодняка. Отсадка молодняка производится по достижении им возраста 18—20 дней. Этому есть две причины. Во-первых, все полевки очень быстро и резко реагируют на перенаселенность угнетением роста и торможением полового созревания и для "выравнивания" таких животных требуется значительное время. Во-вторых, можно считать установленным, что в этом возрасте антагонизм по отношению к особям другого выводка, другой семьи у молодых животных отсутствует. Это проверено нами в сотнях случаев на всех разводимых нами видах полевок. Поведение отсаженного в этом возрасте в одну клетку молодняка разных выводков не отличается от поведения особей одного выводка, содержащихся вместе.

Если отсаживается один выводок, самцы и самки вместе, то в таком случае образуется своеобразная "семейная группировка", в которой антагонизм проявляется поздно и в сравнительно нерезкой форме. Отметим, кстати, что размножение в таком сообществе начинается, как правило, значительно позже, чем у пар, сформированных из самцов и самок того же возраста, взятых из разных выводков, несмотря на одинаковые сроки наступления половой зрелости. Франк [Frank, 1956], работавший с обыкновенной полевкой, сообщает, что этот вид вообще не размножается в подобных условиях. При запоздалой отсадке молодняка от родительской пары наблюдались случаи, когда молодые самки при первой течке спаривались с отцом. Самка степной пеструшки № 221 в возрасте 15 дней была покрыта старым самцом.

Через некоторое время, по достижении зрелости самцами, начинаются схватки между ними, почти никогда, однако, не имеющие смертельного исхода. Тем не менее, если в такой группе есть несколько самцов, один из них резко обгоняет остальных в росте. Среди самок доминирование одной особи наблюдается много реже и не бывает так заметно выражено.

При дифференцированной отсадке самцов и самок небольшими группами (4—6 зверьков) все они развиваются и растут нормально и более или менее ровно. Но даже при такой же отсадке больших групп (20—30 зверьков), хотя бы и в значительно большие клетки, отношения внутри групп складываются иначе. В группах, составленных из самцов, через некоторое время (к моменту достижения ими возраста 6—7 недель) начинаются драки, наблюдаются случаи гибели животных. Хотя отход зверьков идет далеко не так интенсивно, как при отсаживании самцов в возрасте 1—1,5 месяца (о чем будет сказано ниже), все же за последующие 2—3 месяца совместного содержания гибнет до 30% зверьков. Примерно через месяц после формирования группы среди составляющих ее самцов намечается резкая дифференциация; среди массы мелких, явно затянувшихся в развитии, выделяются 1—2 крупных самца, которые выглядят так же, как их ровесники, содержащиеся в парах. В группах, составленных из самок, драки возникают очень редко, резкой разницы в размерах животных не наблюдается, а отход животных невелик.

При попытке слить в одну группу животных из разных выводков в возрасте старше месяца мгновенно возникают ожесточенные схватки, даже при раздельной отсадке самцов и самок. Повреждения, которые наносятся полевками друг другу в этих схватках, настолько серьезны, что часто становятся причиной гибели животных. Так, из 30 самцов степной пеструшки, отсаженных из разных выводков в возрасте 35—45 дней в клетку размером 60 х 60 см, через неделю осталось в живых 14 экз., из 30 самок того же возраста за тот же срок погибло 9 особей. Трупики павших носили следы ожесточенных драк: множественные покусы на туловище, на морде, прокушенные веки, вытекшие глазные яблоки. Были случаи каннибализма, хотя корм давался явно в избыточном количестве и никогда не поедался полностью.

Всякая сложившаяся группировка, будь то пара, неразделенный выводок или содержащиеся вместе животные разных пометов, чрезвычайно враждебно относится к любой вновь появившейся особи или группе осо-

бей. Полевки, подсаженные к такой группе, почти всегда уничтожаются. Неоднократные попытки соединить вместе две группы полевок в клетке одной из них неизменно кончались гибелью всех "пришельцев" и лишь изредка — кого-либо из "хозяев". То же самое происходит при подсадке в клетку к сидящим в паре животным "чужого" самца или самки: через несколько часов "чужой" обнаруживается или мертвым, или сильно травмированным.

Враждебное отношение членов сложившейся группировки к "пришельцам" свойственно, по-видимому, большинству животных. Ретель [Rehthel, 1958] говорит об этом как об одной из основных причин гибели животных в зоопарке.

Интересно, что, как мы могли наблюдать, даже в тех случаях, когда "пришельцы" значительно крупнее, чем "хозяева", последние всегда легко побеждают. Во всех случаях "пришельцы" лишь обороняются, даже если противник явно физически слабее. Совершенно аналогичные данные приводит Петрусевич [Petruszewicz, 1958, 1959] на основании наблюдений за лабораторными популяциями белых мышей.

Подсадка самца в группу, состоящую из нескольких самок, — это, пожалуй, единственный вариант подсадки "чужака" в сложившуюся группу, проходящий без осложнений. Отношения между животными в этом случае складываются сходно с тем, что наблюдается при формировании пар. Кстати, только таким образом мы формировали полигамные группы, о которых говорилось выше. Если же к группе самцов подсаживается самка, она быстро погибает в результате травм, наносимых ей самцами при преследовании и попытках к спариванию. Кроме того, вспыхивает антагонизм между самцами.

Один из самых ответственных этапов работы по разведению — формирование пар. При подборе пар из молодых, еще не размножавшихся животных не возникает особых затруднений. Если самка подсаживается к самцу в состоянии охоты, она обычно кроется в течение первого часа совместного пребывания в одной клетке. Если же самка еще не созрела или период охоты пропущен, она в течение нескольких часов относится к самцу настороженно, не подпускает его к себе. Однако по истечении максимум 4—5 часов животные уже держатся совершенно спокойно, вместе уходят в гнездо, вместе кормятся. Совершенно так же ведут себя при формировании пары и животные, ранее размножавшиеся, но затем более или менее длительное время содержащиеся в одиночных клетках.

Иногда возникает необходимость подсадить самца к беременной самке (обычно в том случае, если самец из этой пары пал). В таком случае, как показывает наш опыт, нового самца следует подсаживать как можно ранее и во всяком случае не позже чем за 3—4 дня до родов, так как самки в конце срока беременности и имеющие слепых детенышей чрезвычайно агрессивно относятся к новым особям, подсаживаемым в клетку. Если самку от детенышей, которые еще не в состоянии существовать самостоятельно, подсадить в клетку к самцу или обоих животных поместить в новую для них клетку, самка все равно не подпускает самца к себе. Однако уже при достижении детенышами

возраста 18–20 дней отсаженная от них самка при подсадке к самцу держится почти так же, как и холостая.

Учитывая, что при формировании пар самцы ведут себя более агрессивно, следует или подсаживать самца в клетку самки, или помещать вновь сформированную пару в новую, "нейтральную", клетку.

Как видно из сказанного, формирование пар, при соблюдении некоторых простейших правил предосторожности, обычно не представляет особых затруднений.

Следует подчеркнуть, что животные, результаты наблюдений за которыми послужили материалом для настоящей работы, содержались нами или в парах, или группами не более 5–6 зверьков, что исключает возможность искажения данных за счет повышенной плотности популяции.

РАЗМНОЖЕНИЕ

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЛОДОВИТОСТИ

Существование сезонных изменений плодовитости[1] у мелких грызунов и насекомоядных констатируется результатами работ многих исследователей и, бесспорно, может считаться вполне доказанным. Так, Франк [1956] на разводимой в неволе обыкновенной полевке установил сезонные изменения численности помета. Им же [Frank, 1957] и, кроме того, ранее рядом других авторов [Наумов, 1937; Максимов, 1948; Kratochvil, Pelikan, 1956] установлено на полевом материале изменение средней численности помета у этого вида в зависимости от сезона размножения.

Та же закономерность наблюдается у норвежского лемминга [Кошкина, Халанский, 1962], общественной полевки [Ковдыш, 1950], степной пеструшки и узкочерепной полевки [Крыльцов, 1955], северного подвида узкочерепной полевки — Microtus gregalis major [Копеин, 1958], краснохвостой [Шилова, 1957], большой [Камнев, Скворцов, Гурьева, 1959], полуденной и гребенщиковой [Лисицин, Демяшев, 1961], песчанок, туркестанской крысы [Бейшебаев, 1962], многососцовой крысы [Oliff, 1953] и некоторых других видов грызунов [Фенюк, 1950; Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957]. Кроме того, работами польских зоологов показано закономерное изменение численности помета в течение сезона размножения у землероек [Borowski, Dehnel, 1952; Tarkowski, 1957; Mystkowksa, 1959]. Таким образом, влияние сезона на изменение средней плодовитости самок не вызывает сомнения.

Спорным, однако, остается вопрос о влиянии на плодовитость самки ее размеров и возраста. Значительное число исследований показывает, что более крупные и старые самки приносят более многочисленные пометы, чем мелкие и молодые [Жарков, 1938; Формозов, 1948; Дунаева, 1948; Максимов, 1950; Frank, 1956; Beer, Maclood, 1961; Щербина, 1962]; результаты некоторых других [Laurie, 1946; Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957] говорят о том, что это различие не установлено. Кроме того, существуют значительные расхождения во мнениях по вопросу о влиянии плодовитости самок различных возрастных и размерных групп на изменение численности вида. П.А. Свириденко считает, что ". . . различия в плодовитости отдельных самок не так уж велики, чтобы они могли играть решающую роль в тех огромных

---

[1] Под плодовитостью мы понимаем число детенышей в помете у отдельных самок.

амплитудах численности грызунов, которые регистрируются в природных условиях" [1934, с. 14]. В пользу того мнения, что плодовитость различных групп самок не оказывает существенного влияния на колебания численности вида, говорят, в частности, данные, полученные А.А. Максимовым [1950], результаты многолетних наблюдений (в течение 4 лет) показывают незначительные отклонения среднегодовой плодовитости самок в популяциях серой полевки (максимальные отклонения 5,5—6,1 детеныша на самку).

На основании материалов, полученных нами при разведении полевок в лабораторных условиях, мы предприняли попытку выяснить сравнительное значение влияния на плодовитость самок таких факторов, как возраст, размеры (вес) самки и сезон размножения.

Как видно из данных, приведенных в табл. 1, составленной на основании наших наблюдений за размножением полевок в виварии, у большинства разводимых нами видов даже в сравнительно стабильных условиях содержания продолжает сохраняться сезонная цикличность плодовитости.

Различные сроки проявления общей для всех изучавшихся видов закономерности сезонного изменения плодовитости позволяют думать, что эта цикличность носит адаптивный характер по отношению к конкретным для каждого вида условиям существования. Очевидно, период наибольшей плодовитости приходится на месяцы с наиболее благоприятными кормовыми и климатическими условиями. Если для степной пеструшки, занимающей преимущественно степные и полупустынные районы, такими месяцами являются апрель — май — месяцы бурной вегетации степной растительности, то для видов-субарктов, полевки Миддендорфа, северосибирской и большой узкочерепной полевки, — июнь—июль. Цикл изменчивости плодовитости вырабатывался и закреплялся в процессе приспособления вида к определенному циклу изменения природных условий и, вероятно, прежде всего изменения обилия и доступности кормов. Характерно, что у горных видов (Alticola и Cletrionomus — см. ниже) подобная цикличность не проявляется. Не выявлена она четко в виварии и у горного вида рода Microtus — памирской полевки (Microtus juldasichi) — обитателя высокогорий Памира (табл. 2).

Потенциальная физиологическая возможность вида, которая наиболее полно проявляется в месяцы максимальной плодовитости, реализуется им в зависимости от наличия соответствующих условий. Лэк пишет: "Плодовитость каждого вида в результате действия естественного отбора устанавливается на таком уровне, при котором обеспечивается выживание наибольшего числа молоди до такого возраста, когда они способны к самостоятельному существованию. У птиц и млекопитающих эти пределы устанавливаются величиной выводка, так как в семье больше определенной величины гибнет не меньше, а больше молодняка" [1957, с. 71].

Очевидно, биологическое значение сезонной изменчивости плодовитости сводится к тому, что большинство самок во все периоды года приносит пометы такой численности, которая в конкретных условиях обеспечивает наибольшее количество выжившего молодняка.

При разведении в виварии у обоих подвидов узкочерепной полевки максимальная плодовитость была ниже, чем зарегистрированная в природ-

Таблица 1

Сезонное изменение плодовитости у различных видов полевок при разведении

Вид	Показатель	Месяцы			
		I	II	III	IV
Lagurus lagurus	*n*	21	19	18	19
	M	3,5	4,5	5,0	6,0
Microtus gregalis gregalis	*n*	7	12	15	12
	M	3,7	2,6	3,4	4,0
M.g. major	*n*	8	10	11	12
	M	3,0	4,1	3,5	3,7
M.g. middendorfi	*n*	9	10	10	13
	M	3,1	4,5	4,1	5,2
M. hyperboreus	*n*	10	8	5	7
	M	4,2	4,9	6,8	5,4
M. oeconomus	*n*	32	36	33	14
oeconomus	*M*	4,6	4,6	5,0	5,3
M. o. chahlovi	*n*	11	22	29	21
	M	3,9	4,3	5,1	5,3

Таблица 2

Изменения средней численности помета у памирской полевки в течение года

Показатель	Месяцы				
	I	II	III	IV	V
n	32	29	40	38	29
M	2,9	2,9	3,6	3,7	4,0

ных популяциях. Исключение в этом отношении представляют степные пеструшки, у которых не только общий ход сезонного изменения плодовитости, но и показатели плодовитости в каждом месяце были, как это видно из табл. 3, наиболее близки к наблюдавшимся у этого вида в природных условиях [Крыльцов, 1955]. Смещение срока максимальной плодовитости может быть обусловлено двумя причинами: во-первых, разницей в методике (в работе Крыльцова плодовитость определялась по числу эмбрионов, в нашей — по числу родившихся детенышей), что, при продолжительности беременности в 21 день, могло дать смещение в сторону более поздних сроков в среднем примерно на 10 дней; во-вторых, географической изменчивостью этого цикла. Весьма важно отметить и то, что максимальная месячная плодовитость самок степной пеструшки в виварии (в мае) полностью совпадает с данными, полученными при раскопке гнезд природной популяции (Лебяжьевский район, Курганская обл.), откуда был взят исходный материал

их в лабораторных условиях

Месяцы							
V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
38	25	24	16	18	25	4	10
7,1	5,4	4,6	3,7	3,6	4,0	2,7	3,5
8	10	4	5	14	4	6	4
4,7	5,8	5,0	6,2	5,3	3,5	4,7	2,7
8	10	13	13	16	12	12	13
4,5	4,9	6,1	5,0	4,0	4,1	4,0	3,3
15	34	28	18	5	7	7	4
5,8	6,6	7,5	7,1	4,0	3,6	4,0	3,0
17	27	28	8	7	2	6	5
6,3	7,9	8,5	8,1	6,7	5,0	4,8	4,6
13	11	16	25	32	42	19	32
5,5	6,3	6,3	5,0	4,6	4,4	3,8	3,6
21	19	13	28	25	26	13	24
5,7	6,3	6,2	5,6	5,0	5,0	4,3	4,2

Месяцы						
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
31	24	24	27	31	22	27
3,9	3,3	3,4	3,4	3,1	3,1	3,2

Таблица 3

Сезонные изменения плодовитости самок степной пеструшки в виварии и в природных условиях

Показатель	Месяцы						
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Размножение в виварии (наши данные) Среднее число детенышей в помете	6,1	7,1	5,4	4,6	3,7	3,6	4,0
Кокчетавская обл., Сев. Казахстан (Крыльцов, 1955) Среднее число эмбрионов на самку	9,0	6,0	5,8	5,8	4,3	4,1	3,6

Таблица 4

Зависимость между возрастом самки и плодовитостью в различные сезоны

Возрастная группа	Месяцы					
	I	II	III	IV	V	VI
I (до 60 дней)						1
						6,0
II (61–120 дней)	5	1	3	10	10	4
	3–4		3–6	4–9	5–7	2–7
	3,8	3,1	4,7	6,0	6,5	4,2
III (121–180 дней)	7	6	7	2	11	18
	2–5	4–7	3–7	7–9	6–10	4–8
	3,7	5,1	5,6	8,0	7,2	5,9
IV (181–240)	6	4	6	3	2	3
	2–5	3–6	3–10	4–8	6–10	3–6
	3,8	4,5	5,5	6,0	7,3	4,7
V (241–300)	6	8	3	3	3	8
	2–6	3–7	3–5	5–6	7–9	4–8
	3,5	5,4	4,3	5,7	7,7	5,6
VI (301–360)	2		3	1	2	1
	3–4		4–7		7–8	
	3,5		5,3	5,0	7,5	7,0
VII (361–420)	1	1	1			2
						4–5
	3,0	4,0	2,0			4,5
VIII (421–7)	1			1		1
	4,0			2,0		3,0

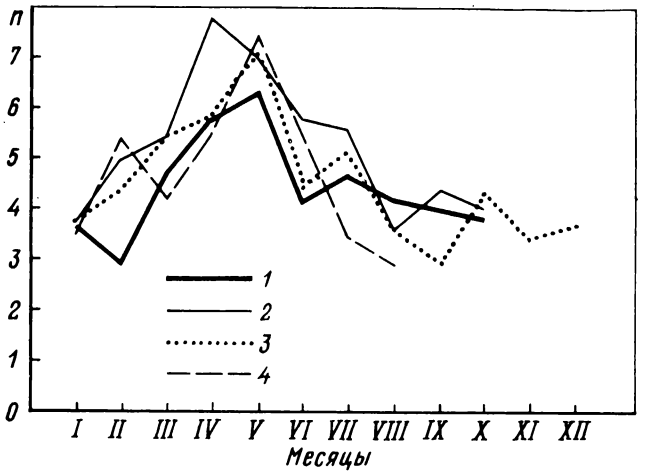
в том же месяце (7,1 — виварий, 7,3 — Лебяжье). На этом основании мы считаем, что условия содержания соответствовали основным потребностям вида, а выводы, сделанные в результате анализа этого материала, могут быть экстраполированы на процессы, протекающие в природных популяциях. Поэтому в дальнейшем изложении результатов работы по этому разделу мы основываемся на данных, полученных при изучении степной пеструшки. К тому же материал по этому виду представлен достаточно полно: изучено 270 пометов, полученных в период с июля 1956 г. по март 1958 г.

Для выяснения влияния возраста на плодовитость самки были разбиты на 8 возрастных групп с интервалом в 2 месяца. Изменение средней численности пометов рассматривалось во всех группах в течение всего года (табл. 4). Общие закономерности изменения плодовитости самок по сезонам хорошо видны на прилагаемом графике (рис. 1).

Месяцы						Средняя численность помета за 10 месяцев
VII	VIII	IX	X	XI	XII	
9						
3–7						
4,7						
8	6	9	4	1		
3–9	3–6	3–6	3–4			
4,9	4,3	4,1	3,8	1,0		4,53
3	3	5	12			
5–7	2–6	3–6	1–6			
5,7	3,7	4,4	4,0			4,83
1	6	5	4	2	8	
	2–6	1–5	4–5	3–6	2–5	
5,0	3,7	3,0	4,5	3,5	3,9	4,80
2	2	3	6		1	
3–4	2–4	1–6	2–7			
3,5	3,0	4,0	4,3		5,0	4,70
1		2		1	1	
		2–4				
5,0		3,0		1,0	5,0	
2					1	
3–5						
4,0					4,0	

Анализ приведенных в таблице данных показывает, что наибольшая плодовитость во всех возрастных группах до года наблюдается в мае, что говорит о примерно одинаковой реакции самок всех возрастов на изменение сезона. Это же подтверждает и одновременный для всех возрастных групп резкий спад плодовитости в июне. У самок в возрасте 121–180 дней (III возрастная группа) максимум плодовитости приходится на апрель, что, по-видимому, можно считать следствием недостаточности выборки.

В плодовитости самок в возрасте от 4 до 10 месяцев (III–IV возрастные группы) не наблюдается существенной разницы в течение всего года. Самки же в возрасте от 2 до 4 месяцев (II возрастная группа) имеют более низкую плодовитость, что особенно заметно в мае; сохраняется эта разница и в июне, однако уже в июле значительно сглаживается, а в сентябре и последующих месяцах по существу исчезает. Даже самки в возрасте до 2 месяцев (I возрастная группа)



Р и с. 1. Сезонное изменение плодовитости разновозрастных самок Laqurus lagurus

Возраст самок, сутки: *1* — 61—120; *2* — 121—180; *3* — 181—240; *4* — 241—300
n — численность помета

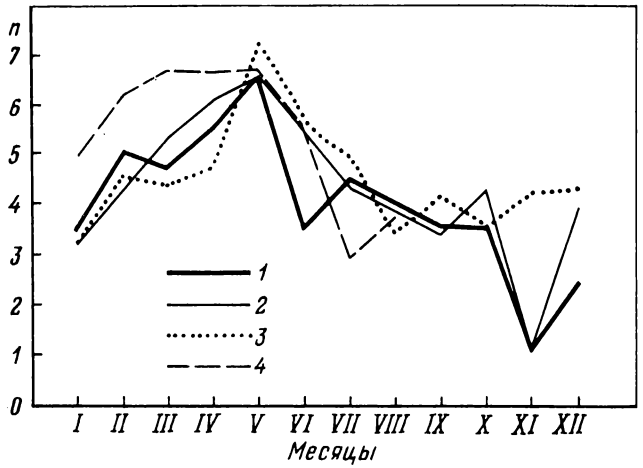
приносящие в июле первые пометы, имеют в этом месяце такую же плодовитость, как и все остальные.

Самки в возрасте 10—12 месяцев (VI возрастная группа) имеют, по-видимому, плодовитость, приближающуюся к плодовитости самок III—V возрастных групп. Однако недостаточность материала не позволяет говорить об этом с полной уверенностью.

Самки старших возрастов (старше года, VII и VIII возрастные группы), насколько позволяет судить довольно небольшой материал (11 пометов), теряют способность "реагировать на весну" увеличением численности пометов, сохраняя в зимние месяцы тот же уровень плодовитости, что и самки остальных возрастных групп. Вычисленная за десятимесячный период средняя месячная плодовитость самок II—V возрастных групп показывает отсутствие между ними существенной разницы по этому признаку.

С целью выяснения зависимости между размером (весом) самки и ее плодовитостью весь анализируемый материал был разбит на 4 весовые группы и так же, как и в предыдущем случае, рассмотрен по месяцам (табл. 5, рис. 2).

Из приведенного материала видно, что и в весовых группах совершенно четко сохраняются те же основные закономерности изменения численности пометов в зависимости от сезона рождения, что и возрастных (пик в мае, спад в июне). Несколько выделяется на общем фоне III группа (самки весом 25,1—30,0 г). Обладая наибольшей из всех групп плодовитостью в мае, самки этой группы не дают в предшествующие весенние месяцы четкого постепенного подъема плодовитости. Вследствие этого майский "пик" выражен у них наиболее резко.



Р и с. 2. Сезонное изменение плодовитости самок Lagurus lagurus разных весовых групп

Вес самок, г: *1* — 20,0; *2* — 20,1—25,0; *3* — 25,1—30,0; *4* —30,1. *n* — численность помета

Между плодовитостью самок I и II групп (до 20,0 и 20,1—25,0 г) в тех случаях, когда мы имеем дело с достаточным числом данных, не усматривается сколь-либо существенной разницы.

Значительно отличается от всех остальных групп плодовитость в предмайский (февраль — апрель) период группы самых "тяжелых" (30,1 г и более) самок. Однако небольшой объем материала не дает оснований для суждения о реальности этих отличий.

Наряду со сказанным следует отметить, что подсчитанная для первых трех весовых групп среднемесячная плодовитость самок указывает на более значительные различия, чем наблюдавшиеся между самками различных возрастных групп. Наблюдается тенденция к повышению плодовитости самки с увеличением ее размеров.

Попытку рассмотреть зависимость плодовитости от числа пометов, принесенных самкой, представляет табл. 6, где показаны изменения численности первых трех пометов по срокам рождения. Здесь, как и в предыдущих случаях, видна совершенно четкая зависимость между сроком рождения и численностью пометов, с сохранением тех же основных закономерностей.

Особо подчеркнем, что, как видно из этой таблицы, плодовитость молодых самок, приносящих в мае первые пометы, не ниже, чем у остальных.

Следует отметить как общую закономерность для всех групп, что в ноябре размножение прекращается почти полностью. За 2 года в ноябре получено всего 4 помета, из которых 3 родились в первой декаде (1, 3 и 10 ноября), а четвертый — 28 ноября.

Таким образом, на нашем материале достаточно четко показано, что ни возраст, ни вес не оказывают существенного влияния на пло-

Таблица 5

Зависимость между весом самки и плодовитостью в различные сезоны

Весовая группа, г	Показатель	Месяцы				
		I	II	III	IV	V
I (–20,0)		11	3	4	5	8
	lim	2–5	3–7	3–6	5–7	6–8
	M	3,6	5,3	5,0	5,8	6,9
II (20,1–25,0)		9	13	7	7	11
	lim	2–5	3–7	3–10	4–9	5–9
	M	3,4	4,5	5,6	6,4	6,8
III (25,1–30,0)	*n*	5	4	10	6	16
	lim	2–5	3–6	2–7	2–9	6–10
	M	3,8	4,7	4,6	5,0	7,4
IV (30,1–)	*n*	2	2	1	2	3
	lim	4–6	6–7	·	6–8	6–8
	M	5,0	6,5	7,0	7,0	7,0

Таблица 6

Изменения численности первых трех пометов по срокам рождения

Номер помета	Показатель	Месяцы				
		I	II	III	IV	V
1	*n*	9	3	6	9	19
	lim	3–6	3–7	3–10	4–9	6–10
	M	4,1	4,7	5,7	6,3	7,0
	n	5	4	2	4	8
2	lim	3–5	3–6	5–6	4–8	6–10
	M	4,0	4,2	5,5	5,5	7,4
	n	3	3	3		5
3	lim	2–3	3–5	5–7		6–8
	M	2,3	4,0	6,0	–	6,8

довитость самок. Хотя плодовитость более крупных самок несколько выше, однако по сравнению с сезонными изменениями плодовитости разница эта весьма невелика: если в мае наибольшая разница в плодовитости самок различных возрастных групп достигает 1,2 детеныша на самку (II–IV возрастные группы), а весовых – 0,6 (II–III весовые группы), то такая же разница внутри каждой из этих групп между месяцем наибольшей и наименьшей плодовитости более чем двукратна.

Месяцы							Средняя численность помета в течение года
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
3	16	5	6	3	1	2	
2–5	3–9	3–6	1–6	3–4		2–3	4,18
3,7	4,7	4,2	3,7	3,7	1,0	2,5	
11	2	3	11	13	1	4	
3–8	4–5	2–5	1–6	2–7		3–5	4,50
5,6	4,5	4,0	3,5	4,6	1,0	4,2	
19	7	8	7	10	2	4	
3–8	3–7	2–6	2–6	1–5	3–6	4–5	4,72
5,5	5,1	3,5	4,4	3,6	4,5	4,5	
5	1	1				1	
4–8							
5,8	3,0	4,0				5,0	

Месяцы						
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
5	14	4	7	2	1	
2–6	3–9	4–6	1–6	3–4		
4,8	4,6	5,0	3,4	3,5	1,0	
17	3	4	4	8		
3,8	3,7	2–5	4–6	4–5		
5,9	5,3	3,5	3,7	4,2		
6	5	6	3	7	2	1
4–7	3–7	2–6	3–5	1–5	1–3	
5,3	4,8	3,5	4,0	3,3	2,0	3,0

Следовательно, преобладание в размножающейся популяции той или иной возрастной или размерной группы самок не может сколь-либо заметно отразиться на изменении численности вида. Сказанное не относится, однако, к тем случаям, когда отмечается преобладание животных старших возрастных групп в позднелетних и осенних популяциях. Как известно, зимняя популяция в подавляющем большинстве состоит из неполовозрелых зверьков, а размножавшиеся в течение генеративного сезона особи к наступлению осени почти полностью элиминируют [Шварц,

1959а, б; Reichstein, 1959; Страутман, Шубин, 1960; Bazan-Kubik, 1961; Zejda, 1961; Бойков, 1961]. Поэтому значительный процент "стариков" в осенней популяции может вызвать резкое снижение ее численности к весне.

Говоря о нарастании численности вида, следует иметь в виду два типа этого процесса: один — обычное, если можно так выразиться, "нормальное" повышение численности, связанное с ее изменением от начала генеративного сезона до его конца, повторяющееся, коль скоро нет причин, вызывающих катастрофическую гибель зверьков или прекращение размножения, ежегодно, закономерно; другой — повторяющееся отнюдь не каждый год резкое повышение численности в десятки, а порой и в сотни раз [Наумов, Фолитарек, 1945; Семенов-Тянь-Шанский, Нагимович, 1949; Свириденко, 1950; Наумов, 1950, 1953, и др.].

В основе первого лежит интенсивное размножение в течение весенне-летних месяцев. В формировании этого процесса значительную роль играет и сезонное изменение плодовитости, и сезонное изменение скорости полового созревания самок. Однако именно в силу своей закономерности, в силу своей постоянной, установившейся для вида цикличности и регулярной повторяемости эти явления не могут быть причиной нерегулярно наблюдавшихся "вспышек" численности.

Но если оба эти обстоятельства, в силу изложенных причин, не могут вызвать резкое повышение численности вида, то такую роль может сыграть значительное увеличение числа самок, размножавшихся в месяцы высокой плодовитости и скорости созревания. Наращивание же их численности может быть обусловлено ранним началом размножения, т.е. увеличением числа генераций, рожденные в которых животные созревают в течение того же сезона [Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957; Копеин, 1958; Поляков, 1962; Shvartz, Bolshakov, Olenev, Pjastolova, 1969].

ПРИРОДНАЯ И ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ РЯДА СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ ВИДОВ

Изучение природной и потенциальной плодовитости животных имеет большое общебиологическое значение, так как позволяет подойти к оценке действия факторов среды на процесс размножения. Потенциальная плодовитость многих видов животных, как правило, всегда выше плодовитости, устанавливаемой при изучении вида в природных условиях. Н.П. Наумов [1948] справедливо указывал, что высокий и почти единообразный потенциал воспроизведения значительного числа видов мышевидных грызунов свидетельствует о существовании в природных условиях общих для них препятствий к размножению.

В настоящее время накоплено большое количество фактов, говорящих о наличии у грызунов в различных ландшафтных зонах специфических особенностей размножения. Эти особенности могут рассматриваться как комплекс адаптаций к своеобразным условиям существования. Так, для грызунов Субарктики характерны большая плодовитость, раннее половое

созревание, фенологически более раннее начало размножения [Шварц, 1963]. У грызунов с обширным ареалом известна широтная изменчивость плодовитости, выражающаяся наиболее четко в увеличении количества молодых в помете при продвижении к северу и в сдвигах сроков начала и конца размножения [например, у серых и рыжих полевок; Большаков, 1969].

В то же время данные многих авторов говорят о том, что в условиях одного и того же района при наступлении особо благоприятных для определенного вида условий наблюдаются значительные изменения биологии размножения, выражающиеся в начале размножения в зимний период, увеличении числа пометов и т.д. Перечисленные факты свидетельствуют об определенной подвижности различных сторон процесса размножения у мышевидных грызунов и о различном влиянии среды на эти процессы.

В настоящее время размножение грызунов, характеризующихся высокой плодовитостью, значительными колебаниями численности, а в связи с этим и большим значением в жизни биоценозов и в народном хозяйстве изучено достаточно полно; выяснены и основные факторы, влияющие на плодовитость этих видов. Иначе обстоит дело с видами, имеющими узкий ареал и низкую плодовитость. К таким видам могут быть отнесены многие горные грызуны. Для большинства горных видов, например лемминговидной полевки (Alticola lemminus), снежной полевки (Microtus nivalis), тянь-шанской мышовки (Sicista tianschanica), горного гофера (Thomomys talpoides) и других, характерно очень небольшое число пометов, позднее половое созревание сеголетков, начало размножения сеголетков (всех или подавляющего большинства) лишь на следующий год [Frank, 1954; Зимина, Маркова, 1960; Hansen, 1960; Капитонов, 1963; Мартиросян, 1964]. В то же время сравнение особенностей размножения перечисленных горных видов грызунов и горных популяций широко распространенных видов говорит о существенных различиях между этими двумя группами [Большаков, 1972].

Различные особенности размножения горных видов и горных популяций широко распространенных видов, обитающих зачастую на одних высотах в сходных биотопах, делают, на наш взгляд, недостаточным объяснение низкой плодовитости горных видов с хорошей защищенностью биотопов и в связи с этим более слабым влиянием неблагоприятных факторов, снижающих численность грызунов на равнине. В частности, так объясняется низкая плодовитость тянь-шанской полевки (Clethrionomys frater Thomas) — обитателя высокогорных хвойных лесов Тянь-Шаня — в работе А.К. Федосенко и А.Д. Бернштейн [1963], посвященной изучению размножения этого вида в Заилийском Алатау.

Тянь-шанская полевка. Материал по размножению тянь-шанской полевки был собран в 1961, 1963, 1964 и в 1974 гг. при полевых работах в Заилийском Алатау. В июне 1963 г. полевки были привезены в виварий. Наблюдения проведены над 211 пометами, родившимися в виварии.

В природных условиях, в Заилийском Алатау, размножение тянь-шанской полевки начинается в конце апреля — начале мая, первые кормящие самки попадаются во второй половине мая. Перезимовавшие

Таблица 7

Плодовитость самок тянь-шанской полевки в виварии по месяцам

Показатель	Месяцы				
	I	II	III	IV	V
Число пометов	20	18	24	29	29
Среднее количество детенышей в помете	4,4	4,3	4,0	4,3	4,6
lim.	3–6	3–7	2–6	2–6	2–7

самки дают за лето два, реже три помета. В конце августа размножение прекращаеся, в сентябре беременные и кормящие самки уже не встречаются. Таким образом, период размножения тянь-шанской полевки в природных условиях продолжается около 4—4,5 месяца. В конце июня — в июле начинают отлавливаться беременные самки — сеголетки 1-го помета. В августе 1961 г. из 32 обследованных нами самок этой группы [1] лишь у четырех (12,5%) была отмечена вторая беременность, шесть самок были беременны в первый раз (18,7%), 23 — в год своего рождения не участвовали в размножении (68,8%). Сеголетки более поздних выводков в год рождения не размножались (по нашим данным, из 44 исследованных экземпляров этой группы имеется лишь одно исключение). Осенью основную массу особей составляют сеголетки, полевки предыдущего года встречаются единично: во второй половине сентября 1961 г. из 57 пойманных полевок 53 (93%) были сеголетки. По степени развития корней зубов не удается достоверно установить, доживают ли старые полевки до весны следующего года и участвуют ли в размножении и на второй год своей жизни. Число эмбрионов у беременных самок колеблется от 2 до 7 (в среднем 4,5), у сеголеток число эмбрионов лишь немного ниже — в среднем 4,2. Соотношение полов у тянь-шанских полевок в природе, по данным отловов, говорит о некотором преобладании самцов над самками (1,7 : 1).

При содержании тянь-шанских полевок в виварии в биологии их размножения произошли значительные сдвиги. За период наблюдений полевки размножались во все месяцы года, перерыва в их размножении с сентября по апрель, характерного для природных условий, в виварии не отмечено.

Биологическое значение сезонной изменчивости плодовитости сводится к тому, что большинство самок во все периоды года приносит пометы такой численности, которая в конкретных условиях обеспечивает выживание наибольшего количества молодняка. В связи со сказанным особый интерес представляет отсутствие сезонной изменчивости числа моло-

[1] Из-за растянутости сроков появления 1-го помета возможно, что некоторая часть зверьков этой группы попала в группу сеголетков более поздних пометов.

Месяцы							Всего
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
29	12	13	7	3	12	15	211
4,2	4,4	4,1	4,5	4,0	3,7	3,1	4,2
2–6	3–7	2–6	3–6	4	2–5	2–5	2–7

дых в помете у тянь-шанской полевки как в природных условиях, так и в условиях вивария. Как видно из табл. 7, количество молодых в помете этой полевки примерно одинаково в весенние, летние и осенние месяцы (некоторое снижение наблюдается только в ноябре и декабре и близко к природным показателям).

У наиболее близкого тянь-шанской полевке вида — рыжей полевки — в условиях северной тайги в течение лета наблюдаются изменения величины помета [Кошкина, 1957]. По нашим данным, такие изменения для рыжей полевки характерны и в горных районах, например на хребте Зигальга (Южный Урал): среднее количество эмбрионов на самку в июне 1960 г. составляло 5,2, в конце июля — 6,8.

В отсутствии сезонной изменчивости величины помета можно видеть своеобразную биологическую особенность, выработавшуюся у тянь-шанской полевки как горного вида.

Таблица 8

Число пометов у отдельных самок тянь-шанской полевки в условиях вивария

Номер самки	Дата рождения 1-го помета	Дата рождения последнего помета за период наблюдений	Число пометов
6	3. XII 1963	8. VI 1964	6
26	23. I 1964	7. VIII 1964	8
32	26. XII 1963	24. V 1964	6
33	21. XII 1963	9. IX 1964	9
66	9. VIII 1964	29. VI 1965	11
72	26. VII 1964	12. VI 1965	10
82	23. I 1965	9. VI 1965	7
85	28. XI 1964	28. VI 1965	11
91	2. XII 1964	7. VI 1965	8
96	24. XI 1964	14. VI 1965	9
99	27. XI 1964	18. VI 1965	7

В условиях вивария, помимо продолжительности сезона размножения, изменились и другие показатели, прежде всего число пометов у самок и участие в размножении сеголеток. Самки и самцы тянь-шанской полевки рано становятся половозрелыми и рано приступают к размножению: точно датированные наблюдения показали, что, как правило, молодые полевки спариваются в возрасте 57—83 дней, однако отмечены случаи, когда самки, покрытые в возрасте 38—48 дней, принесли потомство. Как показывают наблюдения над шестью самками с точно фиксированным временем спаривания, продолжительность беременности у этого вида равна 19 дням. Только что родившая самка снова способна к размножению. Большинство родивших самок покрывается в ближайшие дни после родов, при выкармливании детенышей. Число пометов, приносимых в условиях вивария одной самкой, оказалось значительно бо́льшим, чем в природе. Наиболее наглядно можно проиллюстрировать это на примерах, приведенных в табл. 8. Кроме приведенных в таблице, многие самки принесли по пять пометов в течение года.

У тянь-шанской полевки такой признак, как позднее половое созревание молодняка, оказался нестойким и резко изменился при изменении условий жизни. Число детенышей в помете, как уже указывалось, колеблется в тех же пределах, что и в природе.

Из приведенных данных видно, что в условиях вивария за счет резкого увеличения числа пометов, особенно у самок-сеголеток, стабильной численности помета и круглогодичного периода размножения плодовитость тянь-шанской полевки оказалась вполне сопоставимой с плодовитостью таких быстро размножающихся видов, как обыкновенная полевка и степная пеструшка.

Соотношение между самцами и самками у тянь-шанской полевки, по наблюдениям в виварии, равно 1 : 1,13. Некоторое преобладание самцов в отловах в природных условиях может быть объяснено их большей подвижностью.

Красно-серая полевка Южного Урала. Красно-серая полевка (Clethrionomys rufocanus Sund.) встречается по хребтовой части Урала от 54—55° с.ш. до Полярного Урала включительно, но лишь на горных хребтах Южного Урала она выступает как типичная горная форма, не встречающаяся ниже границы каменистых россыпей. Красно-серые полевки Южного Урала отличаются от полевок Среднего, Северного и Полярного Урала, кроме хорошо выраженной стенотопности, рядом биологических особенностей, например особенностями питания [Большаков, 1963, 1964]. Уже предварительное изучение биологии размножения и сравнение полученных данных с материалами изучения красно-серых полевок на Среднем, Северном и Полярном Урале показало, что полевки Южного Урала характеризуются меньшим количеством эмбрионов на одну беременную самку, чем особи из северных районов. Пониженная плодовитость свойственна многим горным видам грызунов, поэтому в плане работы по изучению путей приспособления грызунов к горным условиям исследование экологии размножения южноуральских красно-серых полевок представляло несомненный интерес.

Особенности размножения изучались как в природных, так и в экспериментальных (виварий) условиях. Природные наблюдения проводились в 1960—1974 гг. на хребтах Зигальга и Сулья, главным образом на горе Кукшик, на высотах около 800 м над ур. м. Красно-серая полевка встречается здесь исключительно в каменистых россыпях, покрывающих склоны гор и поросших кустарниками (малина, рябина, черемуха, шиповник) и древесными породами (береза, осина, лиственница). В мае 1963 г. в виварий было завезено пять пар красно-серых полевок, отловленных на горе Кукшик. За два года получено 29 пометов.

Первых беременных самок красно-серой полевки на горных хребтах Южного Урала мы начинали отлавливать в первой половине мая. Все отловленные самцы в это время имели хорошо развитые семенники, в придатках обнаруживалась сперма. В мае популяция целиком состоит из перезимовавших особей, зимнего размножения за все время наблюдений не отмечено. В середине мая практически все отлавливаемые самки имели эмбрионы. Количество эмбрионов на самку на Южном Урале 4—6, в среднем 5,2. Это ниже, чем плодовитость красно-серых полевок Северного и Полярного Урала: у самок, отловленных на склонах горы Денежкин Камень, количество эмбрионов составляет в среднем 6,0 (колебания 5—7), у самок с горы Красный Камень — 6,7 (колебания 4—10). В период размножения перезимовавшие самки красно-серой полевки имели вес 36,5—42,4, самцы 35,9—43,0 г.

Единичные молодые полевки весом 12—14 г начинают попадаться в ловушки в последних числах мая — начале июня. В середине июня у перезимовавших самок отмечена вторая беременность. В целом процент самок, участвующих в размножении второй раз, на Южном Урале достаточно велик: из 8 отловленных 16—17 июня шесть (75%) самок были беременны во второй раз. Разницы в количестве эмбрионов у самок во вторую беременность по сравнению с первой не наблюдается. Перезимовавшие самки в это время весят 36,4—43,6 г, самцы — 34,8—50,8 г. К концу июня молодые полевки первого помета достигают веса 22,6—33,7 г. Размножающихся молодых полевок в течение всего июня нами не поймано. Возрастной состав популяции в это время легко определяется как по наличию корней зубов у перезимовавших экземпляров (и по отсутствию их у молодых полевок), так и по весу особей.

По-видимому, лишь отдельные перезимовавшие самки приносят в горных районах Южного Урала третий помет: в начале августа мы обнаружили лишь одну такую самку из пяти (20%). В июле начинается размножение у молодых самок первого помета, беременные молодые самки попадаются в течение длительного времени: период размножения и появления у них первого помета значительно более растянут, чем у перезимовавших особей. Вес полевок, родившихся в мае — начале июня, достигает к концу августа 24—36,2 г, во многих случаях по весу они уже не отличаются от старых особей. Отдельные полевки, родившиеся в мае — начале июня, могут в августе давать второй помет: из шести таких самок в период 18—23 августа у одной (16%) обнаружена вторая беременность.

Таблица 9

Плодовитость красно-серых полевок в условиях вивария по месяцам

Показатель	Месяцы				
	I	II	III	IV	V
Число полученных пометов	1	2	2	3	3
Колебания численности молодых	5	5–7	4–6	4–7	5–7
Среднее количество молодых в помете	5,0	6,0	5,0	6,0	5,7

К концу августа размножение красно-серых полевок полностью прекращается. Таким образом, плодовитость красно-серой полевки на Южном Урале сравнительно низка. Для нее характерны: короткий сезон размножения (май — август), незначительное количество выводков у перезимовавших самок и, особенно у сеголеток, небольшое число молодых в помете (в среднем 5,2).

Наблюдения над размножением грызунов в виварии не только позволяют изучить некоторые вопросы, решение которых невозможно в природных условиях (например, продолжительность беременности, развитие молодняка и т.д.), но и выяснить стабильность различных сторон биологии размножения. Из табл. 9 видно, что у красно-серой полевки и в условиях вивария, когда искусственно снято влияние на размножение ряда природных факторов, все же наблюдается перерыв в размножении, хотя и несколько более короткий, чем в природе. Плодовитость в неволе колеблется от 3 до 7 детенышей на самку, в среднем она равна 5–6, т.е. также очень близка к природной. Большинство размножающихся самок приносили в год 1–3 помета, однако удалось заметить и исключения, показывающие определенные потенциальные возможности размножения вида. Так, самка № 49, родившаяся 8 августа 1963 г., за период с 16 марта по 1 сентября 1964 г. принесла 6 пометов со следующими интервалами: 16 марта — 11 апреля — 14 мая — 8 июня — 5 июля — 1 сентября. Эксперимент позволил установить, что размножение у красно-серой полевки может начинаться рано. Так, например, самка № 28, родившаяся 13 июня, уже 23 июля, т.е. в возрасте 40 дней, принесла первый помет, состоящий из четырех молодых, следовательно, в возрасте около 21 дня она была уже способна к размножению. Однако такое раннее участие в размножении, по-видимому, не характерно для красно-серых полевок, обычно самки приносили помет в возрасте не менее трех месяцев. Точно датированными наблюдениями установлено, что беременность красно-серой полевки длится 18–19 дней: самка № 43, родившая 5 июня шесть детенышей, была тут же покрыта самцом и принесла второй помет 24 июня.

Изучение особенностей биологии размножения красно-серых полевок Южного Урала в природных условиях и вивария позволило прийти к следующим выводам.

Месяцы					Всего
VI	VII	VIII	IX	X–XII	
8	3	5	1	–	28
6–7	4–6	3–7	6	–	3–7
6,6	5,0	5,4	6,0	–	5,6

Период размножения вида в горных районах Южного Урала короток и длится с начала мая до конца августа. В виварии у части полевок размножение начинается в зимние месяцы, однако осенью оно прекращается и перерыв в размножении сохраняется.

Продолжительность беременности у красно-серой полевки 18–19 дней. Количество молодых в помете сравнительно невелико и стабильно (5,2– в природе, 5,6 – в виварии), колебания незначительны.

Для большинства самок в природных условиях характерно небольшое число пометов: два, реже три у перезимовавших самок и один, реже два у сеголеток первого помета. В виварии как исключение отдельные самки могут давать по шести пометов в год, но в целом и здесь для них обычны два-три помета.

Красно-серая полевка в условиях горных районов Южного Урала может быть отнесена к видам с низкой плодовитостью. Отдельные стороны биологии ее размножения достаточно закреплены и не испытывают значительных изменений при содержании полевок в виварии.

Природная и потенциальная интенсивность размножения азиатских горных полевок. Полевой материал по биологии размножения A. roylei собирался в июне 1965 г., в мае 1966 г. на Киргизском хребте (верховья р. Иссык-Ата) на высотах 2000–2500 м.

Полевки этого вида обитают в каменистых россыпях верхней части лесостепного и субальпийского поясов. Этот же вид отлавливался нами в заповеднике "Аксу-Джабаглы" (Чимкентская обл.) в 1970–1973 гг.

За время работы добыто более 200 зверьков. В июле 1965 г. 16 особей были доставлены в виварий. К декабрю 1966 г. от них было получено 104 помета, принадлежавших к трем поколениям.

Материал по размножению A. strelzovi собирался в мае – июне 1964 г. в Северном Прибалхашье (ст. Басага Карагандинской обл.) и в тот же период в 1965 г. на юге Целиноградской обл. (горы Ерментау), в 1972 г. – на Горном Алтае (хребет Чихачева). Максимальные высоты в районах исследований не превышали 600 м, а на Горном Алтае – 1800 м. Все полевки отловлены в каменистых грядах и россыпях.

Таблица 10

Размножение A. roylei и A. strelzovi в природных условиях

Место	Продолжительность сезона размножения, месяцы	Число выводков у взрослых самок	Средние размеры выводка	Число детенышей в помете	Число выводков у сеголетков	Автор
		A. roylei				
Заилийский Алатау (2500–2700 м над ур. моря)	3,5 (IV–VIII)	2–3	5,0	2–6	1	Федосенко и др. [1965]
Терскей Алатау (2500–3000 м над ур. моря)	3–4 (IV–VIII)	2, возможно 3	6,0	Нет данных	1	Зимина [1964]
Киргизский хребет (2500–2800 м над ур. моря)	Нет данных	2	5,1	4–7	–	Наши данные
		A. strelzovi				
Казахское нагорье	1–2 (IV–V)	1–2	8,5	4–13	–	Шубин [1959]
Горы Ермен-тау	2	1–2	6,3	5–7	–	Наши данные
						Большаков [1966]

Всего добыто 240 зверьков. В начале июня 1964 г. 17 полевок были доставлены в виварий. С этого времени по конец 1966 г. в виварии получено 88 пометов, принадлежащих, как и у A. roylei, к трем поколениям.

Полевые материалы по размножению A. vinogradovi собраны в 1967 г. на хребте Б. Колюшты (Телецкое озеро) и в 1972 г. на хребте Чихачева. В начале июля 1974 г. из Онгудайского района Горно-Алтайской АО в виварий доставили 2 беременных самок этого вида, которые вскоре принесли потомство. Детеныши из этих пометов дали начало лабораторной колонии.

Сравнительная характеристика особенностей размножения двух первых видов приведена нами в табл. 10, составленной по литературным источникам и результатам наших наблюдений. Из приведенных в таблице данных можно видеть, что размножение A. roylei и A. strelzovi характеризуется рядом особенностей, присущих как тому, так и другому виду. К этим общим особенностям следует отнести короткий период размножения, небольшое число выводков, приносимых самками, и чрезвычайно слабое участие в размножении молодых зверьков. Все перечисленное характерно и для многих других горных видов грызунов.

Следует отметить, что в биологии размножения полевок разных географических районов и высотных поясов существуют определенные различия. Так, у A. roylei, обитающих в Заилийском Алатау на высотах более 3000 м, уменьшается количество выводков, но возрастает число молодых в помете [Федосенко и др., 1965]. В более южных районах — на Чаткальском хребте — число молодых в помете у A. roylei составляет в среднем лишь 3,8, однако число выводков, приносимых за сезон размножения, возрастает до 3—4, причем в нижнем поясе наблюдается даже зимнее размножение [Петров, 1965]. Изложенные сведения говорят об определенной лабильности генеративного цикла у A. roylei и о изменчивости его проявления под влиянием факторов внешней среды.

У A. strelzovi все показатели, характеризующие интенсивность размножения, более стабильны [Банников, 1954; Шубин, 1959], однако на северной границе ареала (горы Ерментау) число молодых в помете, как это видно из данных, приведенных в табл. 10, значительно ниже, чем на Казахском нагорье.

Как уже упоминалось выше, A. strelzovi содержались в виварии с июня 1964 г., A. roylei — с июня 1965 г. Лабораторная колония A. strelzovi ведет начало от 8 самцов и 6 самок, A. roylei — от 5 самцов и 6 самок. За период исследования получено 88 пометов A. strelzovi и 104 помета A. roylei.

Установлено, что продолжительность беременности у обоих видов равна 19 дням.

Для выяснения соотношения полов в потомстве просмотрено 370 экз. молодняка A. strelzovi и 300 A. roylei. Оказалось, что этот показатель практически одинаков для обоих видов: отношение числа самцов к числу самок равно 1,20 : 1 у A. strelzovi и 1,25 : 1 у A. roylei.

При размножении в лабораторных условиях генеративный период по сравнению с генеративным периодом природных популяций значительно удлинился. В природе, по имеющимся данным, он длится 2—3 месяца (см. табл. 10), в условиях вивария происходит круглогодичное размножение (табл. 11). Однако период наибольшей генеративной активности приходится на весенне-летние месяцы. Достаточно сказать, что за время с апреля по август получено 65 пометов A. strelzovi и 58 A. roylei.

Следует вместе с тем отметить, что число детенышей в помете снизилось по сравнению с их числом у природных популяций у обоих видов. Итак, по двум показателям — увеличению продолжительности генеративного периода и снижению числа детенышей в помете — направление изменений генеративного цикла в лабораторных условиях у обоих видов совпадает. Однако по ряду показателей наблюдаются заметные отличия.

Наиболее четкие различия между исследуемыми видами в условиях вивария установлены по интенсивности размножения. Несмотря на удлинившийся генеративный период, интенсивность размножения отдельных самок (мы имеем в виду число пометов, приносимых самкой за год) остается у A. strelzovi той же, что и в природных популяциях. Подавляющее большинство самок приносит от 1 до 3 пометов в год. Как исклю-

Таблица 11

Интенсивность размножения и средняя численность пометов A. strelzovi и A. roy-

Месяцы	I	II	III	IV	V	VI
			A. roylei			
Число пометов	11	5	10	9	9	18
Средняя численность помета	3	3,4	3,9	3,9	4,3	4,2
			A. strelzovi			
Число пометов	6	4	3	7	26	15
Средняя численность помета	5,5	3,5	4,0	4,7	5,3	5,4

чение отмечен лишь один случай, когда самка принесла 5 пометов в течение года.

У A. roylei вместе с увеличившейся продолжительностью генеративного периода резко возросла и интенсивность размножения. Это достаточно ясно видно хотя бы из того, что за почти вдвое более короткий период содержания в виварии от A. roylei получено большее число пометов, чем от A. strelzovi. В качестве примера укажем на 2 самок из числа основателей лабораторной колонии, которые принесли за год одна 13, вторая 12 пометов. Так, от самки № 1 получены пометы: 1. IX, 26. IX, 15. XI, 9. XII — 1965 г.; 4. I, 28. I, 24. II, 16. IV, 5. V, 26. V, 18. VII, 11. VIII, 3. IX — в 1966 г. Самка № 10 принесла пометы 6. XI, 6. XII — в 1965 г.; 20. I, 9. II, 4. III, 28. III, 9. V, 19. VII, 29. VIII, 10. X — в 1966 г. Ряд самок, родившихся в виварии, дал по 5—6 пометов в течение 6 месяцев. О значительной интенсивности размножения A. roylei можно судить по следующим данным:

Дни	19	20	21	22	23	24	25
Число пометов	3	6	7	5	6	9	5

Отметим попутно, что нами наблюдался лишь один случай, когда самка A. strelzovi принесла 2 помета с промежутком в 19 дней. Во всех остальных случаях период между родами у этого вида был не менее 45—50 дней.

Оба вида при размножении в лабораторных условиях весьма значительно отличаются по скорости полового созревания. A.strelzovi достигают половозрелости в возрасте от 6 месяцев до года. Отмечен единственный случай созревания самки этого вида в возрасте около 3 месяцев.

lei в экспериментальных условиях

VII	VIII	IX	X	XI	XII	Всего
			A. roylei			
8	14	7	2	3	8	104
3,4	4,2	4,7	4,0	4,0	3,5	4,0
			A. strelzovi			
5	12	5	4	1		88
5,6	4,2	5,2	5,0	4,0	6,0	5,0

У A. roylei в виварии значительная часть особей, как самцов, так и самок, созревает в возрасте 2—2,5 месяца. В возрасте 5—6 месяцев размножается подавляющее большинство зверьков.

Выше мы уже отмечали значительную географическую изменчивость генеративного цикла A. roylei как по числу проносимых выводков, так и по числу в них детенышей. Изложенные в этом разделе сведения по размножению двух исследуемых видов подтверждают, по нашему мнению, высказанное ранее предположение о лабильности генеративного цикла у A. roylei и относительной его стабильности у A. strelzovi.

Наблюдения за размножением исследуемых видов в виварии позволили установить еще одну любопытную деталь: оказалось, что A. strelzovi и A. roylei заметно отличаются по своему отношению к потомству.

За время существования лабораторной колонии A. strelzovi не было зарегистрировано ни одного случая поедания помета родителями, ни одного брошенного выводка. Более того: 3 самки были пойманы беременными и родили еще в поле, при содержании их в тесных переносных клетках. Несмотря на длительную транспортировку и неоднократные пересадки из клетки в клетку, ни один выводок не был брошен, ни один детеныш из этих пометов не погиб.

У A. roylei поедание выводка, полное и частичное, брошенные самкой пометы — явление довольно частое. Гибель молодняка, обусловленная этими причинами, составляет в год до 20% общего числа родившихся. Можно предположить, что этот вид более, чем A.strelzovi, чувствителен к недостатку в корме животного белка. Дело в том, что включение в рацион мелких саранчовых (Acridae) и "мучных червей" (личинок мучного хруща Tenebrio molitor) значительно снижает частоту проявления случаев каннибализма. Отметим попутно, что тот же эффект дает включение этих кормов в рацион C. frater.

Алтайская высокогорная полевка. Сведения о биологии размножения алтайской высокогорной полевки в природных условиях крайне скудны. Единственный известный нам литературный источник, содержащий достоверные данные по этому вопросу, — работа Н.В. Тупиковой и А.П. Шведова [1961]. Основываясь на результатах исследования 37 особей, авторы считают, что перезимовавшие самки в течение генеративного сезона, начинающегося не позднее конца мая, дают 2—3 выводка. Самки-сеголетки достигают половой зрелости и приступают к размножению в то же лето. В выводке бывает 4—7, в среднем 6 молодых. Половозрелых самцов-сеголеток авторы не обнаружили.

Объем собранных нами полевых материалов невелик, однако на их основании можно судить о некоторых особенностях размножения этого вида. 18—20 июня 1967 г. на хребте Б. Калюшты (окрестности Телецкого озера) добыты 4 беременные самки, имевшие 5, 6 и 7 эмбрионов (среднее 6,0). Наряду с этим в ловушки попадались молодые зверьки весом 15—16 г. В июле 1972 г. на хребте Чихачева добывали животных 3 хорошо различавшихся возрастных групп, что позволяет сделать вывод о существовании не менее 2 пометов у перезимовавших самок. У 1 самки обнаружено 5 эмбрионов, у 4 самок — 6 эмбрионов, у 3 — 7 эмбрионов, 4 и 8 эмбрионов не встречено ни разу. Среднее число эмбрионов на самку — 6,25. Полевки-сеголетки в размножении в период лова (16—24 июля) не участвовали. Во всех обследованных районах средняя численность помета была одинаковой.

Первый помет от родившихся в виварии зверьков получен в начале октября 1974 г. (возраст самца и самки около 2,5 месяца). С этого времени и до конца июня 1975 г. от 15 размножавшихся самок получено 53 помета. Размножались все самки, посаженные в пары.

Число детенышей в пометах было следующим:

Число детенышей	Число пометов	Число детенышей	Число пометов
1	2	6	14
2	—	7	11
3	3	8	4
4	4	9	3
5	12		

Средняя численность помета составляла 5,71 детеныша. У первородящих самок численность помета, как правило, была заметно меньше — 4,62, численность остальных пометов — 6,17 детеныша на самку. Эта величина полностью совпадает с данными, полученными для природных популяций.

Таким образом, в виварии по сравнению с природными условиями значительно увеличился размах варьирования численности помета. Представляет интерес не снижение этого показателя, что в лабораторных условиях обычно, а его увеличение, что для всех исследованных нами видов полевок отмечается впервые. Последнее, однако, требует дальнейшего уточнения, так как может быть связано с малым объемом выборок из природных популяций.

Из трех изученных нами видов полевок — серебристой, плоскочерепной и алтайской — в лабораторных условиях наиболее плодовита алтайская полевка, хотя в природе средняя численность помета выше у плоскочерепной полевки. Продолжительность беременности A. vinogradovi, установленная по фиксированным спариваниям, составляет 18—19 дней; таковы же и наименьшие промежутки между пометами. Обычно как у самок, так и у самцов половое созревание наступает в 2—2,5 месяца, иногда позже. Самое раннее созревание самки (возраст спаривания) отмечено в возрасте 35 дней.

Интенсивность размножения в виварии была высокой. При постоянном совместном содержании размножающейся пары промежутки между пометами в большинстве случаев составляют 18—25 дней; с такими интервалами одна самка может принести 5—6 пометов. Так, от самки № 19 были получены пометы 21 января, 20 февраля, 16 марта, 9 и 30 апреля, от самки № 21 — 10 февраля, 4 и 23 марта, 15 апреля, 16 февраля, 8 и 26 марта, 14 и 28 апреля. По потенциальной интенсивности размножения алтайская полевка близка к серебристой. Заметим, что доля брошенных (не вскармливаемых) самками пометов была довольно значительной, но случаев поедания пометов, как у серебристой полевки, не наблюдалось ни разу.

Увеличение веса тела (скорость роста) молодняка A. vinogradovi в первые полтора месяца жизни характеризуется следующими данными:

Возраст, дни	Число особей	Вес, г	Возраст, дни	Число особей	Вес, г
1	46	3,0	25	49	19,0
5	37	4,5	30	52	23,5
10	48	7,0	35	49	26,5
15	41	10,2	40	36	28,5
20	47	15,0	45	32	30,1

Средний вес зверьков к 45 дням достигает 30 г. Вес отдельных особей может достигать веса взрослых (около 30 г) уже через месяц после рождения.

Для описания скорости развития мы использовали три наиболее легко и точно определяемых признака: прорезание нижних и верхних резцов и прозревание:

Возраст, дни	Число особей, у которых отмечены		
	нижние резцы (n = 82)	верхние резцы (n =82)	прозревание (n = 75)
4	—	—	—
5	4	—	—
6	10	1	—
7	55	11	—
8	13	51	—
9	—	18	—
10	—	1	—

Возраст, дни	Число особей, у которых отмечены		
	нижние резцы (n = 82)	верхние резцы (n = 82)	прозревание (n =75)
11	–	–	1
12	–	–	5
13	–	–	14
14	–	–	28
15	–	–	24
16	–	–	3
17	–	–	–

Средний возраст, в котором прорезаются нижние резцы, – 6,94, верхние – 8,09 дня; прозревание отмечено в возрасте в среднем 14,04 дня. Нижние и верхние резцы у алтайской полевки прорезаются в возрасте, очень близком к установленному для серебристой и плоскочерепной полевок [Покровский, Большаков, 1969], тогда как прозревание наступает значительно позднее.

Итак, общей, присущей всем исследованным горным видам Alticola и Clethrionomys особенностью оказалось отсутствие или чрезвычайно нечеткое проявление сезонной изменчивости численности пометов. Поскольку есть все основания считать, что цикличность плодовитости имеет адаптивный характер по отношению к сезонной циклике условий существования, можно думать, что стабильность этого признака связана с относительной стабильностью условий существования видов, обитающих в каменистых россыпях [Зимина, 1962].

Общей для них оказалась и резко возросшая продолжительность генеративного периода в виварии по сравнению с природными условиями. Несколько особняком стоит в этом отношении C. rufocanus, сохранившая и в лабораторных условиях трехмесячный перерыв в размножении. Однако и у этого вида генеративный период составил 9 месяцев по сравнению с 3–3,5 в природных популяциях.

Значительными оказались расхождения в интенсивности размножения. По этому показателю исследованные виды разделились на две группы.

У C. rufocanus и A. strelzovi при содержании в лабораторных условиях интенсивность размножения не изменилась, самки, несмотря на возросшую продолжительность генеративного периода, приносят 2–3 помета в год.

Для второй группы (C. frater, A. roylei, A. vinogradovi) характерна резко возросшая интенсивность размножения: самки приносят более десяти пометов в год.

Весьма примечательно, что Cl. rufocanus и A. strelzovi – виды, наиболее стойко сохраняющие в экспериментальных условиях интенсивность размножения, присущую им в природных популяциях, в значительной степени обособлены от остальных представителей своих родовых так-

сонов. Известно, в частности, что из четырех представителей рода Clethrionomys на территории Советского Союза лишь C. rufocanus не дает помесей с другими видами, а A. strelzovi выделяется в отдельный подрод. Все это в сочетании с меньшей по сравнению с A.roylei и C. frater лабильностью генеративного цикла позволяет достаточно обоснованно, на наш взгляд, высказать предположение о более древнем возрасте этих форм.

Сравнивая результаты наших экспериментальных исследований с данными, полученными при изучении природных популяций, мы пришли к выводу, что пониженная интенсивность размножения отнюдь не является наследственной биологической особенностью всех без исключения горных форм полевок. Вполне вероятно, что интенсивность размножения, представляющая в конечном счете одну из наиболее действенных сторон механизма регуляции численности, определяется разными факторами у разных видов.

"Молодые" виды с достаточно лабильным генеративным циклом (A. roylei, C. frater) имеют весьма высокую потенциальную плодовитость, однако в природных условиях не реализуют ее. Наши предположения сводятся к следующему: ограниченность площади типичных местообитаний при их высоких защитных свойствах приводит к быстрому накоплению в них зверьков до оптимальной плотности. Дальнейшее нарастание плотности и частоты контактов вызывает состояние стресса, ограничивающее генеративную активность популяции. Таким образом, вполне резонно предположить, что у этих видов пониженная интенсивность размножения, наблюдающаяся в природных популяциях, представляет не наследственную их особенность, а определяется совершенно конкретными факторами среды. Нейтрализация некоторых из них приводит к тем, несколько неожиданным с наиболее широко распространенной точки зрения эффектам, которые отмечаются нами в условиях эксперимента.

Вместе с тем, как это нам представляется, мнение о низкой интенсивности размножения и ее наследственной закрепленности справедливо, очевидно, для более древних и специализированных видов, в частности, как говорят об этом наши данные, для C. rufocanus и A. strelzovi.

Лесные полевки. Литература по размножению лесных полевок (рыжей и красной) в природных условиях чрезвычайно велика, поэтому мы здесь не приводим конкретных данных о плодовитости этих видов в природе.

Представляет несомненный интерес изучение в этом же плане — природная и потенциальная плодовитость — данных по размножению лесных видов полевок, полученных в экспериментальных исследованиях, проведенных в нашем виварии М.С. Шляпниковой.

Прежде всего обращает на себя внимание хорошо выраженное снижение интенсивности размножения красной и рыжей полевок в осенне-зимний период. Так, при относительно постоянном в течение года числе пар с апреля по сентябрь (период, совпадающий с генеративным сезоном в природных популяциях) у красной полевки родилось более 86%, у рыжей — более 82% всех принесенных пометов.

Таблица 12

Сезонные изменения численности помета в виварии у красной и рыжей полевок

Вид		Месяцы			
		I	II	III	IV
Cl. rutilus	*n*	4	4	10	18
	m	4,0	4,3	4,4	4,2
Cl. glareolus	*n*	7	7	8	23
	m	3,7	4,1	4,6	4,8

Таблица 13

Интенсивность размножения лесных полевок в виварии

Cl. glareolus				Cl. rutilus			
Номер самок	Дата рождения 1-го помета	Дата рождения последнего помета	Число пометов	Число самок	Дата рождения 1-го помета	Дата рождения последнего помета	Число пометов
241	16.IV	23.VIII	6	6	19.V	25.VIII	4
256	29.III	18.IX	8	10	15.IV	28.VII	6
258	18.IV	25.X	8	26	20.IV	10.IX	5
261	4.IV	1.VIII	6	27	7.III	12.X	8
325	20.V	17.VIII	6	54	30.VI	3.VIII	3
391	17.IV	28.VII	5	63	26.VI	26. X	6

Численность помета (табл. 12) у этих видов подвержена сезонным изменениям, амплитуда которых, однако, заметно меньше, чем у серых полевок. Можно сказать, что по этому признаку они занимают промежуточное положение между группами равнинных видов, с четко выраженной сезонной изменчивостью численности помета и горных, с практически полным ее отсутствием.

Несмотря на то, что у обоих видов в виварии существует практически полугодовой перерыв в размножении, интенсивность размножения отдельных самок в сезон "пика размножения" может быть чрезвычайно велика, особенно у рыжей полевки (табл. 13). Естественно, что при этом во многих случаях перерыв между рождением последующего помета равен длительности беременности. В связи с этим небезынтересно отметить, что наименьший промежуток между пометами у рыжей полевки составляет 16 дней, у красной — 15. В обоих случаях пометы были жизнеспособны.

Месяцы							
V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
32	25	27	39	23	4	2	2
4,6	5,1	5,2	5,1	5,2	3,8	3,5	4,0
36	36	34	24	17	10	5	–
5,1	5,3	5,2	5,3	5,1	4,8	4,0	–

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СКОРОСТИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ САМОК

Полевые исследования ряда авторов установили, что скорость полового созревания полевок зависит от времени их рождения. Общая закономерность этого явления сводится к следующему: зверьки весенних и раннелетних пометов созревают быстро и вступают в размножение в лето своего рождения; родившиеся в позднелетний и осенний периоды задерживаются в созревании и начинают размножаться лишь весной следующего года.

Это установлено на ряде видов как отечественными [Наумов, 1948; Павлинин, Шварц, 1953; Павлинин, Шварц, 1955; Карасева, Нарская, Бернштейн, 1957; Крыльцов, 1957; Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957; Башенина, 1962], так и иностранными [Bramball, Rowlands, 1936; Barbehen, 1955; Frank, 1957; Kubik, 1957] исследователями.

Почти все авторы склонны трактовать отсутствие в осенней популяции половозрелых особей поздних пометов как следствие задержки их созревания под влиянием природных условий. В частности, Н.В. Башенина [1962], на основании достаточно широко известных и многочисленных случаев находок размножающихся самок мелких грызунов зимой, пишет: "...таким образом, потенциальная способность к круглогодичному размножению в природе несомненна, но под влиянием климатических условий более обычен его циклический характер". Высказывались, однако, и предположения иного рода. Так, например, Штиве [Stive, 1923] предполагал, что осенние выводки представляют собой "особую физиологическую группу", которая созревает только к весне.

Однако детальный анализ этой закономерности на основании материала, собранного в природных условиях, затруднителен, так как, рассматривая такой материал, нельзя выяснить, являются ли эти различия в скорости полового созревания следствием изменения условий существования (температура, питание) или проявлением сезонной цикличности жизнедеятельности вида. В пользу первого предположения говорят как будто случаи зимнего размножения полевок.

С целью проверки этого предположения был поставлен эксперимент в лабораторных условиях, в значительной степени исключающий влияние

Таблица 14

Изменение скорости полового созревания самок степной пеструшки в зависи-

Показатель	Месяцы				
	I	II	III	IV	V
n	23	12	12	9	17
$M \pm m$ (в днях)	84,5± 5,05	56, 3± 5,0	43,2± 3,92	28,9± 1,42	21,6± 0,75
C_v	28,6%	30,7%	26,6%	14,6%	14,4%
lim	48–135	31–83	31–63	26–39	15–28

изменений внешней среды, в ходе которого мы пытались выяснить сезонные изменения скорости полового созревания самок грызунов, родившихся в неволе.

Нами была прослежена скорость полового созревания 130 самок степной пеструшки, родившихся в течение 11 месяцев (размножение в ноябре у пеструшек в нашем виварии практически отсутствует).

Для определения возраста половозрелости самка еще до открытия вагинальной щели подсаживалась к половозрелому самцу. Активность самца предварительно проверялась на половозрелых самках. Возраст половозрелости определялся вычитанием продолжительности беременности (21 день) из возраста самки к моменту родов. Мы считаем, что несмотря на возможные отклонения продолжительности беременности у некоторой части самок от принятого нами (а случаи эти, как показывают наши наблюдения, довольно редки и отклонения незначительны — 20–22 дня), точность этого способа вполне удовлетворительная для поставленной нами задачи.

Данные, полученные в результате эксперимента, представлены в табл. 14. Для каждого месяца подсчитана средняя, ошибка средней, коэффициент варьирования скорости созревания. Кроме того, подсчитаны средние показатели для периода, включающего август, сентябрь и октябрь, что мы сочли возможным сделать ввиду незначительного количества данных, полученных для этих месяцев, и их относительной равнозначности.

Как видно из приведенных в таблице цифр, изменение средних сроков полового созревания самок находится в связи со временем их рождения и происходит закономерно в течение всего года.

Наиболее медленно созревают самки, рожденные в августе — сентябре. В природе это, по-видимому, наиболее поздние пометы, составляющие основу для нарастания численности популяции в следующем году. Основная масса самок, родившихся в этот период, вступает в размножение в январе — феврале, т.е. в наиболее ранние в природных условиях сроки.

мости от времени рождения

Месяцы					
VI	VII	VIII	IX	X	XI
17	12	5	4	11	8
29,8±	55,9±	128,8±	127,0±	140,9±	107,7±
1,06	10,55	21,5	22,8	14,9	10,2
			134,6±11,8		
14,3%	65,5%	37,8%	45,7%	35,7%	26,9%
			39,1%		
23–35	26–157	47–168	93–214	62–203	55–144

Коэффициент варьирования индивидуальных показателей для самок, рожденных в этот период, наиболее высок (за исключением июля когда это, по-видимому, связано со специфическими особенностями этого месяца, о чем речь пойдет ниже).

Затем скорость полового созревания самок постепенно увеличивается из месяца в месяц. Как чрезвычайно важное, по нашему мнению, обстоятельство, отметим следующее: основная масса самок, родившихся зимой и ранней весной, с декабря по март (т.е. молодые первых пометов зверьки последних пометов прошлого сезона размножения), начинает размножаться в апреле и мае, т.е. в месяцы не только ускоренного созревания, но и наивысшей плодовитости [Крыльцов, 1955; Покровский, 1959], создавая, таким образом, предпосылки для резкого увеличения численности вида в очень сжатые и, по-видимому, оптимальные для этого сроки. Коэффициент варьирования для этого периода несколько снижается по сравнению с предыдущим, оставаясь все же довольно высоким.

Максимальная скорость полового созревания наблюдалась нами у самок весеннего и раннелетнего рождения (апрель — июнь). Наиболее быстро ($M = 21,6$) созревают самки, родившиеся в мае, причем для многих особей возраст созревания, по-видимому, близок к физиологическому пределу для вида. Так, самка № 221 была покрыта в возрасте 15 дней, самка № 887 — в 16, самка № 385 — в 19 дней.

У самок, родившихся в июне, уже намечается спад скорости полового созревания ($M = 29,8$)

Коэффициент варьирования в течение трех этих месяцев (апрель, май, июнь) почти не изменяется, оставаясь значительно меньшим, чем в любой другой период.

Особый интерес, по нашему мнению, представляет анализ данных о скорости созревания самок, родившихся в июле, о чем уже упоминалось выше. Почти двукратное замедление средней скорости созревания по сравнению с предыдущим месяцем — июнем сочетается с самым высоким в течение всего года коэффициентом варьирования. Столь высокий коэффициент варьирования дает основание предполагать, что

Таблица 15

Изменение скорости полового созревания самок M. g. gregalis, M. g. major в зави-

Показатель	Месяцы				
	I	II	III	IV	V
		M.g. gregalis			
n	4	2	7	5	5
M	91,5	59,5	55,9	35,8	35,2
		M. g. major			
n	4	–	6	3	6
M	58,2	–	58,0	58,0	52,0

в данном случае мы имеем дело с неоднородной группой. Действительно, самки, родившиеся в течение этого месяца, созревают с весьма различной скоростью: одни с "июньской", другие значительно медленней, ближе к скорости созревания самок, родившихся в августе — октябре. Поэтому мы рассматриваем июль как переходный, "переломный" месяц между летним и осенним периодами.

Нет оснований полагать, что при любых изменениях условий максимальная среднемесячная скорость созревания (майская) может существенно измениться, поскольку она, по-видимому, близка к физиологическому пределу для данного вида. Следовательно, если исходить из предположения об относительной стабильности показателя максимальной среднемесячной скорости созревания, этот признак может быть использован в качестве одного из показателей экологической характеристики вида.

Эксперимент проводился, как мы уже указывали, на степной пеструшке. По ряду причин мы не смогли провести аналогичные исследования на других видах со столь же строгим контролем и подбором материала. Однако те немногочисленные и отрывочные данные, которые нам удалось собрать при работе с двумя подвидами узкочерепной полевки (табл. 15), при сопоставлении с результатами эксперимента дают право полагать, что описанная закономерность не является лишь частным случаем, а характерна для мелких полевок вообще.

Таким образом, на основании результатов анализа экспериментальных данных мы пришли к выводу о существовании сезонной изменчивости скорости полового созревания у полевок (по крайней мере у самок). Предположение, высказанное Штиве, по-видимому, соответствует действительности, с некоторыми, однако, оговорками: не только животные поздних пометов представляют собой "особую физиологическую группу", но животные, рожденные в различные периоды, представляют группы, для каждой из которых характерна определенная средняя скорость полового созревания. Кстати, следует упомянуть, что физиологическая специфичность генераций по некоторым другим признакам достаточно

симости от времени рождения

Месяцы						
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
		M.g. gregalis				
–	–	7	7	–	–	–
–	–	122,7	136,9	–	–	–
		M. g. major				
3	4	3	7	–	–	4
51,7	39,5	62,0	132,6	–	–	101,7

наглядно показана экспериментально на водяной полевке [Шварц, Павлинин, Сюзюмова, 1957].

Не меньший интерес представляет анализ результатов эксперимента и с другой точки зрения — как свидетельство физиологической неоднородности популяции.

К настоящему времени собран обильный фактический материал, говорящий о неоднородности видовых популяций по ряду признаков. Данные о морфологической неоднородности популяций широко известны и учитываются в работе исследователей-систематиков; данных о физиологической неоднородности популяций значительно меньше.

Нам кажется, что представленный в настоящей главе материал дает право говорить о неоднородности популяции по одному из важнейших комплексных физиологических признаков: скорости полового созревания самок. То, что популяция по данному признаку неоднородна, достаточно ясно показывают высокие коэффициенты варьирования скорости полового созревания самок, родившихся в осенне-зимний период.

И коэффициент варьирования, и отклонения скорости полового созревания от средних показателей для каждого месяца достаточно наглядно показывают, что даже среди рождающихся в месяцы "замедленного созревания" самок есть такие, которые созревают значительно быстрее всех остальных. Невольно возникает вопрос: каково же возможное значение высокой индивидуальной изменчивости скорости созревания самок, родившихся в этот период, для популяции?

Наши предположения по этому поводу сводятся к следующему. Так как часть самок, родившихся в позднелетние, осенние и зимние месяцы, созревала значительно быстрее основной массы, то в популяции всегда есть некоторое количество особей, способных к репродуктивной деятельности. Иными словами, популяция всегда, в любой сезон способна реализовать любую возможность, любые локально возникшие условия (мягкая зима, длительная оттепель, убежище с достаточным количеством корма и т.д.) для увеличения численности. Таким образом, "скорос-

пелые" самки составляют "маневренную группу" данного вида в данных условиях.

Естественно, что отсутствие таких локально возникших благоприятных условий в необычное время тормозит половое созревание этих самок. Достаточно наглядно это подтверждается хотя бы тем, что зимнее размножение полевок наблюдается далеко не регулярно. С этой точки зрения хорошо объяснимы и те случаи зимнего размножения, на которые ссылается Н.В. Башенина, — это лишь частные примеры реализации подобной возможности.

Казалось бы, коль скоро созревание самок регулируется погодными условиями, то в целях максимального увеличения численности вида весьма выгодно раннее созревание всех самок. В таком случае при первой благоприятной возможности могло бы начаться массовое размножение. Однако такие условия, как мягкая зима или длительная оттепель, могут сменяться или перемежаться резкими похолоданиями, т.е. оказаться своеобразной "провокацией". Общеизвестно, что зачастую именно так и происходит. Естественно, что в таких условиях и начавшие размножаться самки и их пометы имеют весьма мало шансов выжить. При таких обстоятельствах массовое размножение, в котором принимают участие все или по крайней мере подавляющее большинство самок, было бы катастрофой для вида.

В свете этого предположения становится ясным значение основной "позднеспелой" группы самок. Как мы уже говорили, большинство из них становится способно к размножению лишь в те сроки, когда возможность резких и длительных изменений погодных условий наименее вероятна, т.е. в сроки, оптимальные для наращивания численности вида. Таким образом, роль этих "позднеспелых" самок в популяции, по-видимому, заключается в том, что они образуют "гарантийное стадо", обеспечивающее при любых условиях перезимовки сохранение резерва для наращивания численности вида.

О ВОЗРАСТНЫХ ПРЕДЕЛАХ СОХРАНЕНИЯ ПОЛОВОЙ ПОТЕНЦИИ У МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ

Известно, что мелкие грызуны, в частности полевки, представляют собой тип животных-эфемеров, длительность жизни которых практически не превышает года. В связи с этим большое значение приобретают наблюдения в экспериментальных условиях за жизнедеятельностью, в частности размножением животных, прошедших через этот предельный в природных условиях возраст.

Основной материал по размножению животных группы veteres (старше года) был получен на степных пеструшках. Материал собирался в течение 1958—1959 гг., поэтому в качестве "фона" для анализа плодовитости группы veteres и ее сезонных изменений мы использовали данные по плодовитости животных в возрасте до года за тот же период (табл. 16).

Мы рассматривали плодовитость трех вариантов пар.

Плодовитость пар I варианта ниже "фоновой", однако разница очень незначительна и сохраняется, хотя и более сглаженно, чем у "фоновой" группы, сезонная цикличность плодовитости.

Плодовитость пар II и III вариантов, в которые входят самки veteres, резко падает. Она почти вдвое ниже плодовитости "фоновой" группы, за исключением отдельных месяцев. Сезонная цикличность полностью утрачена, что подтверждает наше предположение об утрате старыми самками способности "реагировать на весну" увеличением числа детенышей в помете [Покровский, 1959].

Поскольку резкое снижение плодовитости и утрата сезонной цикличности отмечены только в тех вариантах, где в парах были самки старшего возраста, мы считаем, что возраст самки имеет большее значение для плодовитости пары, чем возраст самца.

Весьма интересно, что плодовитость в сентябре во всех трех вариантах или равна плодовитости "фоновой" группы (I вариант), или значительно выше (II и III варианты). Однако пока нет реального объяснения этого феномена.

Для детального анализа плодовитости veteres у двух подвидов узкочерепной полевки материал недостаточен. Поэтому мы рассматриваем в одной группе плодовитость всех пар, в состав которых входят животные возраста veteres (табл. 17). У M. g. major нами не отмечено реального снижения плодовитости, У M.g. gregalis оно довольно хорошо заметно.

У всех исследованных видов и форм предельный возраст самцов, от которых получены пометы, значительно выше возраста самок (что обусловлено, очевидно, большей продолжительностью жизни самцов):

Возраст самцов, дни	Возраст самок, дни	Возраст самцов, дни	Возраст самок, дни	Возраст самцов, дни	Возраст самок, дни
Lagurus lagurus		M.g. major		M.g. gregalis	
1007	655	593	403	614	502
1028	664	629	430	664	511
1043	665	664	444	684	516
1075	669	709	546	700	566
1107	689	744	582	719	604

СКОРОСТЬ РОСТА МОЛОДНЯКА ПОЛЕВОК В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВРЕМЕНИ РОЖДЕНИЯ

Известно, что скорость роста полевок, родившихся в разное время года, различна [Фенюк, Шейкина, 1940; Тупикова, 1950; Свириденко, 1951, 1959]. Как показали наши наблюдения, эта разница в скорости роста сохраняется и в лабораторных условиях.

Результаты наших наблюдений за ростом полевок, родившихся в виварии, показаны в табл. 18. В качестве характеристик скорости роста брался вес самцов в возрасте 45 дней. Так как для большинства видов собранный материал сравнительно невелик, мы сочли возможным раз-

Таблица 16.

Плодовитость степных пеструшек разных возрастных групп

Группа	Показатель	Плодовитость по месяцам		
		I	II	III
Животные до года	*n*	7	15	23
	M	4,0	3,1	3,7
I — самец старше года,	*m*	3	5	6
самка моложе года	*M*	2,7	3,2	3,8
II — самец моложе года,	*n*	1	—	1
самка старше года	*M*	6,0	—	4,0
III — самец и самка	*n*	2	—	—
старше года	*M*	3,5	—	—

Таблица 17

Плодовитость группы veteres у двух подвидов узкочерепной полевки

Возраст	Показатель	Плодовитость по месяцам			
		I	II	III	IV
		M.g. gregalis			
Животные до	*n*	7	12	15	12
года	*M*	3,7	2,6	3,4	4,0
Группа veteres	*n*	2	4	3	3
	M	2,0	2,2	4,7	4,0
		M.g. major			
Животные до	*n*	8	10	11	12
года	*M*	3,0	4,1	3,5	3,7
Группа veteres	*n*	—	1	1	1
	M	—	3,0	6,0	4,0

бить наш материал на группы, объединяющие животных, родившихся в течение двух смежных месяцев, наиболее сходных по скорости роста.

Наши данные подтверждают, что у животных, родившихся в разные периоды, есть различия в скорости роста.

Быстрее всего растут зверьки, родившиеся в апреле—мае. Разница в скорости роста между этими полевками и родившимися в предшествующие периоды (феврале — марте и июне — июле) в несколько раз больше, чем при сравнении всех остальных периодов между собой. Исключение составляют M.g. gregalis, у которых вес полуторамесячных животных изменяется от периода к периоду без резких скачков в течение всего года.

Плодовитость по месяцам							
IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XII
27	32	40	28	42	25	9	7
4,3	5,1	4,4	4,1	3,7	4,2	3,0	3,4
4	7	12	12	14	14	4	3
3,7	3,9	4,9	4,2	4,1	4,1	2,2	3,3
5	4	6	3	3	3	2	–
2,8	2,2	2,5	2,0	1,7	5,3	1,5	–
2	3	5	7	–	5	1	2
2,5	2,3	5,0	3,5	–	5,8	1,0	4,5

Плодовитость по месяцам							
V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
			M.g. gregalis				
8	10	4	5	14	4	6	4
4,7	5,8	5,0	6,2	5,3	3,5	4,7	2,7
2	4	1	4	3	4	4	2
1,5	3,7	2,0	4,2	3,7	3,5	4,2	3,0
			M.g. major				
8	10	13	3	16	12	12	13
4,5	4,9	6,1	5,0	4,0	4,1	4,0	3,3
2	3	3	6	5	1	1	1
6,5	5,3	5,7	3,1	4,0	5,0	4,0	5,0

Обратимся к данным, характеризующим биологическую особенность исследованных горных видов.

Для выяснения особенностей роста и развития у горных видов мы сопоставили скорость роста молодняка A. roylei и A. strelzovi с данными, полученными нами ранее для других видов, примерно равных им по размеру. В табл. 19, где приводится вес 45-дневных полевок разного времени рождения, сравниваются две, как мы уже говорили, относительно равноразмерные пары видов: A. roylei — L. lagurus и A. strelzovi — M. gregalis major. Можно видеть, что у представителей рода Alticola изменчивость скорости роста молодняка в зависимости от времени рождения или выражена значительно менее четко, чем у соответствующего ей равнин-

Таблица 18

Скорость роста самцов полевок в зависимости от времени их рождения (средний

Вид	Показатель	Месяц рождения	
		XII–I	II–III
Lagurus lagurus	$M \pm m$	34 19,1±0,5	14 20,7±0,61
M.g. gregalis	$M \pm m$	7 13,5±1,48	18 16,9±0,83
M.g. major	$M \pm m$	7 17,5±0,58	11 19,8±1,06
M. middendorfi	$M \pm m$	—	11 25,0±1,68

ного вида (A. roylei – L. lagurus), или вообще не может быть констатирована (A. strelzovi – M.g. major), так как отмеченные изменения не имеют закономерного характера.

При сравнении веса зверьков, родившихся в мае, разница между Alticola и их равнинными аналогами невелика. Однако во все остальные месяцы, по которым мы располагаем достаточным для сравнения материалом, молодняк Alticola растет значительно быстрее. В нашем виварии при изучении красно-серых полевок было также установлено [Большаков, 1966], что наибольшего веса в возрасте 60 дней достигают особи, родившиеся в апреле – мае; рост полевок, родившихся в летние месяцы, прекращается раньше, и в возрасте 60 дней они имеют меньший вес.

В литературе отсутствуют данные о развитии молодых A. roylei и A. strelzovi, поэтому мы считаем необходимым привести в настоящей главе полученные нами материалы.

Как и у всех других видов полевок, молодые A. roylei и A. strelzovi рождаются голыми и слепыми. Однако уже у новорожденных на мордочке хорошо заметны вибриссы белого цвета, спина слегка пигментирована. На 5–6-й день у зверьков голова и спина покрываются шерстью, брюхо, лапы и хвост остаются голыми и полностью покрываются шерстью лишь на 10–12-й день. Ушные раковины начинают отходить у обоих видов уже на 2–3-й день, на 5-й день они отходят полностью, однако слуховой проход открывается лишь на 11–12-й день. На день раньше открываются глаза. Время прозревания может быть растянуто на 2–3 дня. На 5–7-й день на лапах начинают расходиться ногтевые фаланги, причем в первую очередь – на передних лапах, на задних лапах пальцы расходятся на 2–3 дня позднее.

Первыми у молодых "проклевываются" (на 6-й день в виде двух белых точек) нижние резцы, на 7-й день они прорезываются. Верхние резцы появляются на 10-й день, когда нижние достигают размеров около 2 мм в длину. На 13-й день молодые переходят на питание травой и пытаются

вес 45-дневных животных в г)

Месяц рождения			
IV–V	VI–VII	VIII–IX	X–XI
30	50	24	9
23,9±1,13	19,1±0,72	18,0±0,67	17,9±0,67
13	10	57	–
17,9±1,50	15,2±0,65	13,0±0,27	–
6	27	13	22
29,7±2,39	19,8±0,52	18,8±0,49	18,0±0,48
10	15	9	–
33,5±1,57	22,0±0,84	18,8±1,25	

кусаться. Отсаженные от родителей на 16–17-й день после рождения, они питаются исключительно растительной пищей. Из приведенных данных видно, что темпы и ход развития молодняка практически не различаются у обоих видов.

Примечательно, что в то время как максимумы других циклов (плодовитости, сезонного изменения веса) проявляются у разных видов в разное время, максимум скорости роста молодых приходится на один период. По-видимому, этот цикл больше других зависит от условий обитания и в связи с этим легче сдвигается в сроках.

При полевом и экспериментальном изучении полевок была отмечена высокая специфичность их сезонных генераций [Шварц, Копеин, Покровский, 1960]. Позднее эти данные по ряду видов были обобщены в работе С.С. Шварца с соавторами [1964].

Известно, что некоторые показатели, которыми предложено пользоваться в качестве индикаторов возраста, в частности вес тела, вес хрусталика глаза [Добринский, Михалев, 1966; Покровский, 1967], у мелких грызунов подвержены закономерным сезонным изме-

Таблица 19

Скорость роста молодняка различных видов полевок в зависимости от времени рождения (средний вес 45-дневных животных в г)

Вид	Месяц рождения				
	I	V	VI	VIII	IX
A. roylei	20,5	23,5	22,2	22,1	20,8
L. lagurus	19,0	23,9	20,3	18,7	17,5
A. strelzovi	–	28,3	26,0	29,4	24,0
M.g. major	–	29,7	19,8	19,5	18,4

Таблица 20

Сезонные изменения темпов образования корней зубов у тянь-шанской лесной полевки

Показатель	Месяцы					
	I–II	III–IV	V–VI	VII–VIII	IX–X	XI–XII
Число просмотренных экземпляров	34	14	22	35	20	23
Из них с укореняющимися зубами	16	8	22	7	2	0
В % от общего числа	47,1	57,1	100,0	20,0	10,0	0
Длина корня, мм	0,156	0,212	0,220	0,129	0,100	0
Вес тела, г	22,9	27,0	29,7	23,6	21,4	18,9

нениям. Их размеры находятся в зависимости не только от календарного возраста, т.е. времени, прожитого зверьком, но и от сезона его рождения, определяющего темпы роста и созревания. Вместе с тем принято считать [Кошкина, 1955; Tupikova et al., 1968], что у полевок рода Clethrionomys сношенность коронок и степень развития корней зубов позволяет достаточно определить возраст каждой отдельной особи.

В связи с изложенным выше у нас возникло предположение, что эта закономерность может распространяться у полевок и на возраст образования корней зубов. Мы просмотрели 148 черепов тянь-шанских лесных полевок, выращенных в виварии. Животные в разное время года умерщвлялись в возрасте 85–95 дней. Из нижней челюсти извлекался первый коренной зуб. При осмотре под бинокулярной лупой отмечалось наличие или отсутствие корней, измерялась высота коронки и длина корня. Результаты анализа представлены в табл. 20. Каждая графа таблицы объединяет данные за два месяца.

Оказалось, что среди зверьков одинакового возраста процент особей, имеющих зубы с развивающимися корнями, в разное время года значительно изменяется. Даже сравнительно небольшой объем материала позволяет с уверенностью утверждать, что изменения эти закономерны и имеют четкий сезонный характер. Это подтверждается, кроме того, приведенными в таблице данными об изменении средней длины корней для каждого периода. Особенно важно отметить хорошую согласованность изменения этих показателей с сезонными изменениями веса тела.

Известно [Покровский, 1967], что сезонный цикл изменений веса связан с такими биологическими циклами, как изменение численности помета, возраст созревания самок, скорость роста молодняка. Таким образом, возраст образования корней, как и вес хрусталика, представляют собой индикатор сезонных изменений темпов развития.

Можно полагать, что кроме "меток", оставляемых в тканях годовыми климатическими циклами (разная оптическая плотность цемента зубов, костных слоев) [Клевезаль, Клейненберг, 1967], мы не вправе ожидать, что обнаружатся показатели, позволяющие определять календарный возраст животных, по крайней мере у видов-эфемеров.

Такие признаки, как высота коронки, длина корня, а в равной мере и вес тела, вес хрусталика, вес зобной железы и т.п., следует рассматривать в качестве показателей не абсолютного, а относительного возраста, отражающего в значительно большей степени физиологическое состояние животного, а не число прожитых дней.

Сказанное, однако, ни в коей мере не исключает возможности использования всех этих показателей у мелких грызунов для экологической характеристики популяции, и прежде всего для анализа ее возрастной структуры.

Приведенные данные показывают, что биологическое своеобразие сезонных генераций более существенно, чем мы предполагали ранее.

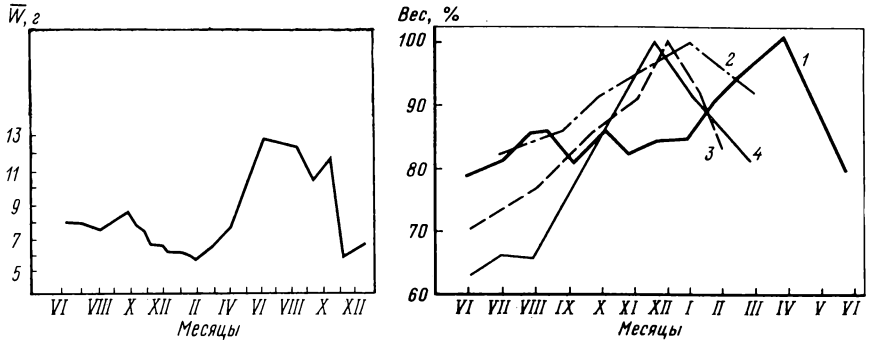
СЕЗОННЫЕ КОЛЕБАНИЯ ВЕСА ТЕЛА

Зоологами накоплен огромный материал по весовым характеристикам многих видов животных. Для некоторых групп млекопитающих на основании этих материалов показаны закономерные годовые циклы веса. Пожалуй, ранее всего это было описано для зимоспящих форм, затем для некоторых видов хищных, которых десятилетиями разводят на фермах. Сравнительно недавно, в основном за последние 10—15 лет, вышло в свет много работ, содержащих описание циклов изменения веса для некоторых видов землероек. Наконец, совсем недавно, в конце 50-х годов, проведено исследование сезонных изменений веса у оленей.

Так, широко известны факты значительного увеличения веса тела у зимоспящих форм с момента пробуждения до залегания в спячку, связанного с накоплением жира в течение деятельного периода. Приведем некоторые примеры.

По данным Волканецкого и Турсаева 1934 г., вес малого суслика при выходе из спячки составляет в среднем около 250 г, при залегании — около 500 г; близкие по значению цифры приводятся Н.И. Калабуховым [1946]. Им же по данным Камюса и Глея указывается на более чем двукратное увеличение веса тела взрослого ежа за период с начала апреля до начала июля, т.е. за отрезок времени, равный 90—100 дням. Вес тарбагана с июня по сентябрь увеличивается на 25—30% [Дубинин, Лешкович, 1945], примерно в тех же пределах изменяется вес сурка Мензбира [Янушко, 1951]. Большой земляной заяц при пробуждении имеет вес 200—300 г, осенью — 350—400 г [Огнев, 1948].

В очень многих работах [Stein, 1938; Dehnel, 1949,1950, 1952; Kubik, 1951; Serafinski, 1955; Borowski, 1958; Schubart, 1958; Buchalzik, 1960, 1961] описаны сезонные изменения веса тела у нескольких родов землероек (Sorex, Crocidura, Neomys). Как известно, возрастная структура популяции у землероек весьма несложна, благодаря чему у них легко прослеживаются сезонные изменения веса в природных условиях. Все перечисленные выше авторы описывают совершенно сходную в общих чертах картину проявления этой закономерности для всех исследованных видов землероек (рис. 3) : молодые зверьки в первые месяцы жизни достигают примерно половины веса взрослых, после чего наступает длительный период относительной стабилизации веса, иногда с последующим снижением его в зимний период; весной начинается быстрое увеличение веса — "прыжок роста" [Borowski, Dehnel, 1952], и за сравнительно короткий период (2—3 месяца) вес зверьков увеличивается вдвое, продолжая оставаться на этом уровне в течение



Р и с. 3. Изменение веса у Sorex araneus (Schubarth, 1958)

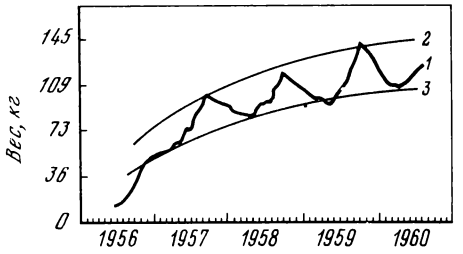
Р и с. 4. Годовые циклы изменения веса у хищных

1 — соболь; *2* — норка; *3* — черно-серебристая лисица; *4* — песец

всего последнего периода их жизни. Последующее резкое падение веса связано, по-видимому, с элиминацией старых (перезимовавших) особей.

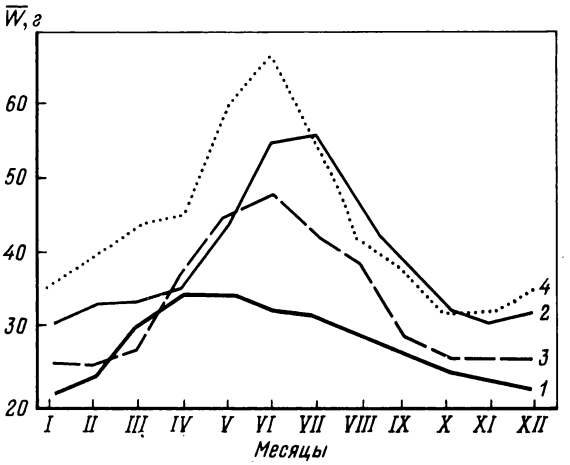
Благодаря широкому развитию звероводческой практики хорошо изучены и находят практическое применение в этой отрасли хозяйства сезонные изменения веса тела у некоторых видов хищных, разводимых на фермах — черно-серебристой лисы, песца, норки и соболя [Мантейфель, 1934; Петряев, 1941; Ким, 1951; Вахромеев, 1951; Ильина, 1952; Перельдик, Титова, 1954; Зайцев, 1961]. На графике (рис. 4) нами показан на основании ряда литературных источников ход сезонных изменений веса у этих видов. Можно видеть, что ход сезонных изменений веса у черно-серебристой лисицы, песца и норки почти одинаков. Кривые, показывающие изменение веса у этих видов, хорошо согласуются с имеющимися данными об изменении типов обмена в различные сезоны и сезонных изменениях уровня основного обмена [Соколов, 1950; Фирстов, Вахромеев, Сидоров, 1950; Перельдик, Ким, 1951; Ильина, 1952; Поздняков, 1954]. Однако на том же графике видно, что ход сезонных изменений веса у соболя, близкий, в общем, по форме кривой к сезонным изменениям веса перечисленных выше трех видов, значительно отклоняется от них в проявлении во времени: максимальный вес у норки, лисы и песца наблюдается в декабре — январе, у соболя — в апреле. Вместе с тем известно, что основной обмен у соболя изменяется по сезонам так же, как и у этих видов.

Сезонные изменения веса тела у копытных описаны в работе Вуда, Ковена и Нордена [Wood, Cowan, Nordan, 1962], посвященной изучению периодичности роста самцов трех подвидов оленей Odocoileus hemionus. Авторами показано, что на фоне обычной кривой аллометрического нарастания веса с возрастом со второго года жизни животного наблюдаются значительные сезонные колебания веса (животные находились под наблюдением до четырехлетнего возраста). Размах этих колебаний настолько значителен, что авторы считают необходимым при описании роста пользоваться тремя кривыми (рис. 5), описывающими, наряду



Р и с. 5. Колебание веса тела у оленей Odocoileus hemionus (Wood, Cowan, Nordan, 1962)

1 — эмпирическая кривая; *2, 3* — максимальный и минимальный пределы изменения веса в течение жизни



Р и с. 6. Сезонное изменение среднего веса тела ($\overline{W}$) самцов полевок в виварии

1 — Lagurus lagurus; *2* — Microtis gregalis gregalis; *3* — Microtis gregalis major; *4* — Microtis middendorfi

с ходом изменений абсолютных значений веса, его нарастание с возрастом по периодам максимальных подъемов и спадов.

Несмотря на то, что мелкие грызуны — одна из наиболее удобных для изучения групп благодаря их многочисленности и простоте отлова и большинство зоологических работ по млекопитающим выполняется именно на этих объектах, до сих пор лишь в единичных работах содержатся какие-либо сведения о сезонной цикличности изменений у них веса. Это обусловлено, по-видимому, рядом объективных причин. У зимоспящих форм и землероек относительно короткий период размножения и малое число пометов ведут к тому, что популяции этих видов просты по возрастной структуре, молодняк легко отличается от взрослых и поэтому у них можно легко заметить изменение веса даже в течение сравнительно непродолжительного периода полевых наблюдений. Сезонные циклы веса у пушных видов хищников, в связи с содержанием их в неволе в течение многих поколений, разведением и селекцией, не

могли пройти незамеченными. Наконец, исследование, показавшее существование циклов изменения веса у оленей, было проведено в неволе с целью выяснения особенностей роста. У полевок и мышей наличие в течение весны и лета в популяции нескольких генераций, сложный возрастной состав популяции, вполне понятно, маскирует эту закономерность и затрудняет ее выяснение.

Нам известно лишь несколько работ, в которых в той или иной форме говорится о сезонных изменениях веса у мелких грызунов. А.И. Крыльцов [1957] показал изменение веса тела степных пеструшек. Интересны данные, содержащиеся в работе Н.А. Мокриевич [1959], выполненной на пеструшках. В качестве характеристики подопытного материала здесь дается таблица среднего веса самцов за каждый месяц в продолжение всего периода работы. Данные, приведенные в таблице, показывают хорошо заметную картину закономерного изменения веса. Рейхштейн [Reichstein, 1959], отмечая изменение среднего веса взрослых особей обыкновенной полевки в популяции, считает это явление следствием изменений возрастного состава популяции. В.А. Попов [1960] приводит график, показывающий закономерное изменение среднего веса тушки у того же вида, однако без какого-либо обсуждения этого явления. Наконец, в нашей лаборатории В.Г. Оленевым ["Чередование поколений и продолжительность жизни у грызунов", 1964] получены данные, свидетельствующие о закономерных изменениях среднего веса у рыжей полевки и полевой мыши в природных популяциях.

Нами при многолетних наблюдениях в лабораторных условиях собран материал, позволяющий с достаточной уверенностью говорить о закономерных сезонных изменениях среднего веса тела у взрослых самцов всех разводимых в нашем виварии видов полевок. Основной и наиболее обильный материал, как и по большинству других разделов работы, собран при наблюдениях за степной пеструшкой; вполне сходные закономерности отмечены у двух подвидов узкочерепной полевки (M.g. gregalis и M.g. major) и их межподвидовых помесей и у полевки Миддендорфа. Кроме того, экспериментальные исследования, проведенные в нашей лаборатории Н.А. Овчинниковой, показали совершенно сходные закономерности сезонного цикла веса у двух подвидов полевки-экономки (M. oeconomus oeconomus и M.o. chahlovi). Наблюдения за сезонными изменениями веса велись только над самцами перечисленных выше видов, так как у самок этому мешают изменения веса в периоды беременности и лактации.

Данные, иллюстрирующие эту закономерность, представлены в табл. 21 и на рис. 6, где сведены результаты наблюдений в течение нескольких лет (1956—1960 гг.). При вычислении средних учитывался вес всех самцов старше 2 месяцев. В общих чертах эта закономерность сводится к следующему: средний вес зверьков достигает максимума в весенние или летние месяцы, затем постепенно снижается до глубокой осени, падая до минимума в осенне-зимний период; после этого обычно в течение некоторого времени (2—3 месяца) следует период относительной стабилизации веса на уровне, близком к минимальному. Затем снова начинается постепенное увеличение веса, причем скорость его нарастания увеличи-

Таблица 21

Изменения среднего веса самцов полевок в лабораторной колонии в течение

Вид	Показатель	Месяцы				
		I	II	III	IV	V
Lagurus lagurus	*n*	51	47	57	51	33
	M ± *m*	21,3±0,56	23,0±0,66	29,9±0,63	34,0±0,77	34,0±0,89
	B %	62,6	67,6	87,9	100	100
	к max					
Microtus gregalis gregalis	*n*	26	28	30	25	25
	M ± *m*	24,9±1,91	24,7±1,84	27,1±1,39	37,1±1,68	44,8±2,24
	B %	52,2	51,8	56,8	77,8	93,9
	к max					
M.g. major	*n*	28	28	28	22	25
	M ± *m*	30,2±1,50	32,7±1,82	33,3±2,25	35,3±2,97	43,6±2,79
	B %	54,1	58,6	59,7	63,3	78,1
	к max					
M. middendorfi	*n*	31	32	32	15	12
	M ± *m*	35,5±2,10	38,9±2,22	43,3±2,19	45,0±3,02	59,5±2,99
	B %	53,1	58,1	64,7	67,3	88,9
	к max					

вается в месяц, предшествующий периоду наибольшего веса ("пику веса") и, наконец, в тот же период, что и в предыдущем сезоне, средний вес животных достигает максимума.

Нужно, однако, помнить, что речь идет об изменении среднего веса зверьков в популяции в течение года. Для отдельных зверьков в природных популяциях мелких мышевидных грызунов вряд ли правомерно говорить о сезонной цикличности изменений веса, поскольку продолжительность жизни даже наиболее "долговечных" осенних генераций, по-видимому, не достигает года, а для подавляющего большинства особей остальных генераций — не превышает 3—5 месяцев. Вероятно, в данном случае точнее говорить о жизненных кривых изменения веса животных разных генераций, ибо время рождения каждой особи определяет и ход изменений ее веса, и продолжительность жизни. Таким образом, сезонную цикличность изменения среднего веса животных в популяции следует рассматривать как результат совокупности жизненных кривых изменений веса особей различных генераций.

Попытаемся проиллюстрировать сказанное на конкретных примерах. На рис. 7 показан ход изменений веса у пеструшек, родившихся в разные периоды. Видно, что пеструшки, родившиеся в период с июня по сентябрь включительно, довольно быстро, примерно к полутора месяцам, достигают веса в 15—20 г, затем, иногда после небольшого снижения веса, наступает период его относительной стабилизации. На таком "стабилизованном" уровне вес тела зверьков с небольшими колебаниями удер-

года

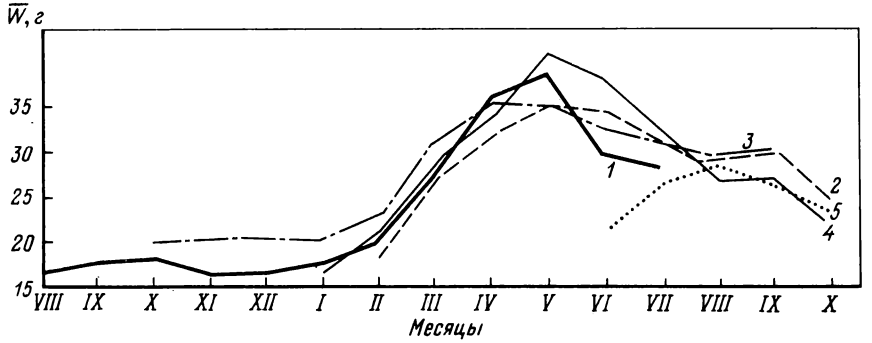
Месяцы						
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
27	28	38	39	39	42	48
32,2±0,81	31,1±79	28,7±0,69	26,5±0,64	24,0±0,59	22,4±0,59	20,9±0,49
94,7	91,5	84,4	77,9	70,6	65,9	61,5
24	19	18	21	19	18	23
47,7±2,30	42,7±1,91	38,2±1,60	28,5±1,94	25,7±1,91	25,5±1,84	25,6±1,39
100	89,5	80,1	59,7	53,9	53,5	53,7
24	20	22	17	17	20	19
54,7±2,28	55,8±2,71	45,6±2,81	38,0±2,94	32,3±2,42	30,2±1,85	31,6±2,19
89,0	100	81,7	68,1	57,9	54,1	56,6
12	22	27	34	31	38	33
66,9±2,75	55,4±2,88	42,0±2,19	37,7±1,79	31,3±1,53	31,9±1,61	35,0±2,01
100	82,8	62,8	56,4	46,8	47,7	52,3

живается до января — февраля; с этого периода начинается постепенное увеличение веса. В марте — апреле темп нарастания веса значительно ускоряется и в апреле — мае достигает максимума. После достижения "пика веса" происходит его постепенное снижение. Таким образом, у зверьков летне-осеннего рождения периодам нарастания веса и "пика веса" предшествует длительный период стабилизации.

Поскольку это явление наблюдается одновременно у животных, весьма различных по разрасту (разница в сроках рождения между животными июльских и октябрьских пометов — более 3 месяцев), мы имеем все основания утверждать, что оно обусловлено не возрастом, а наступлением определенного периода, определенного сезона.

У пеструшек зимних — декабрьских — пометов уже не наблюдается периода стабилизации веса. Вес их увеличивается непрерывно, причем максимум достигается в апреле — мае, т.е. в те же сроки, что и у животных предыдущей группы. Еще более четко отсутствие периода стабилизации и стремительный темп нарастания веса виден у животных, родившихся в январе.

У пеструшек, родившихся в марте (рис. 8), нарастание веса в значительной степени ускоряется совпадением действия возрастного и сезонного факторов — периода начального — "детского" роста с периодом наиболее интенсивного увеличения веса. В результате эта группа достигает максимума веса одновременно с предыдущими.



Р и с. 7. Сезонное изменение среднего веса тела ($\overline{W}$) у самцов Lagurus lagurus разного времени рождения

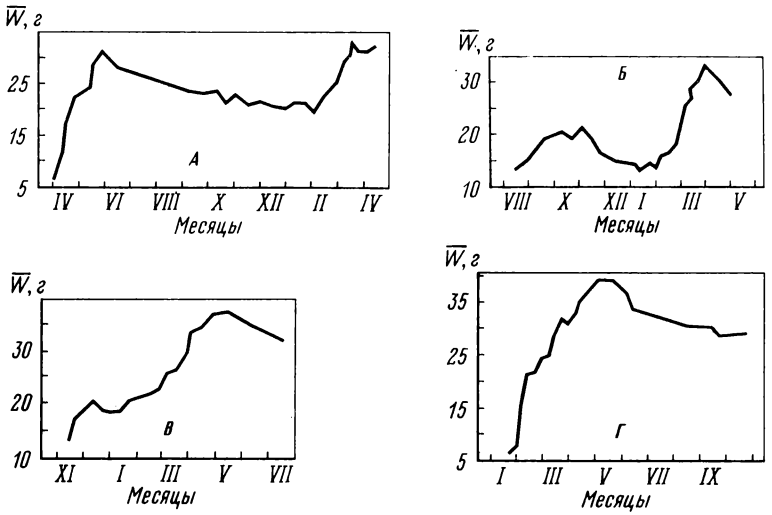
1 — июнь—июль; *2* — январь; *3* — август; *4* — декабрь; *5* — май

Несколько особняком стоят пеструшки, родившиеся в мае. Зверьки майских пометов растут значительно быстрее, чем родившиеся в любой из остальных месяцев. Поэтому быстрорастущие зверьки майских пометов, по-видимому, за счет высокой интенсивности роста, достигают максимального веса несколько позже всех остальных. Однако в конце мая — начале июня у этого вида уже начинается спад веса. Вследствие этого дальнейший ход изменений веса тела у животных этой генерации, регулируемый уже не возрастными, а сезонными факторами, следует уже описанной закономерности.

На рис. 8, *Б—Г* в дополнение к обобщенному графику рис. 6 показаны кривые изменения веса тела у отдельных особей разных генераций.

На рис. 9—11 показан ход изменений веса у животных разных генераций (летне-осенней и ранневесенней) у узкочерепной полевки (M. gregalis gregalis и M.g. major) и полевки Миддендорфа. Можно видеть, что не наблюдается существенных различий в проявлении этой закономерности между перечисленными видами и степной пеструшкой. Однако следует отметить кроме хорошо объяснимой, на наш взгляд, разницы в проявлении во времени этой закономерности, выражающейся в различных периодах достижения "пика веса", еще две особенности: во-первых, более резко выраженный "пик веса", и, во-вторых, менее четко выраженный и менее растянутый период торможения веса. Различия во времени достижения "пиков веса" связаны, по-видимому, с различиями в ареалах сравниваемых видов. Однако, как мы уже говорили, на наш взгляд, все эти отличия не имеют принципиального характера.

Период торможения роста и относительная стабилизация веса прослеживаются и в природе, тем более что зимующие популяции состоят из зверьков более или менее одинакового возраста. Но и здесь, даже на основании небольшого числа известных нам работ, можно предположить, что эта стабилизация у разных видов и даже в разных частях ареала выражена по-разному. Во всяком случае, Василевский [Wasilewski, 1952] в отношении рыжих полевок в Беловеже отмечает, что зимой у них наступает замедление роста, которое выравнивается быстрым ростом весной.



Р и с. 8. Сезонное изменение среднего веса тела ($\overline{W}$) у самцов Lagurus lagurus, родившихся в различные сроки

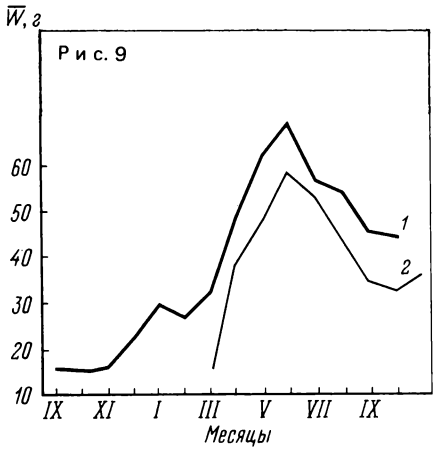
А — в марте; *Б* — в июле; *В* — в октябре; *Г* — в январе

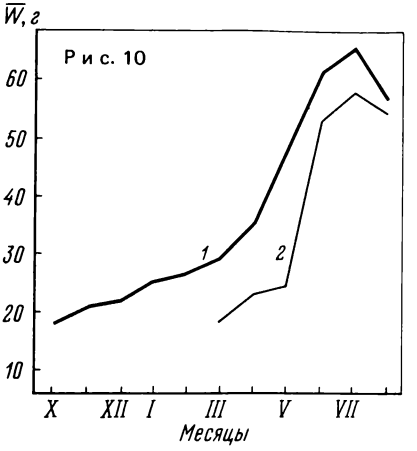
Т.В. Кошкина [1955] в отношении этого же вида пишет, что рыжие полевки в течение длительного осенне-зимнего периода не только не размножаются, но и совершенно не растут. Самцы Microtus pensylvanicus с августа по ноябрь не растут и вес их падает [Barbenhenn, 1955]. Наконец, у норвежского лемминга отмечается замедление, но не прекращение роста в течение зимы [Кошкина, Халанский, 1961].

В качестве дополнительной иллюстрации к сказанному мы приводим здесь рис. 12—16, на которых показан ход сезонных изменений веса у отдельных особей разных видов.

В более детальном описании, на наш взгляд, нуждается рис. 16, где графически показано время, на которое приходятся периода минимума и максимума веса у самцов полевок разных видов. Для того чтобы показать это более четко, периоды минимума и максимума нанесены нами по 80% всех просмотренных индивидуальных графиков, с отбросом 10% крайних отклонений в ту и другую сторону. Некоторое несовпадение периодов подъема и спада, изображенных на рис. 16, с данными табл. 21 легко объяснимо. Дело в том, что, как мы уже говорили, при составлении таблицы были использованы веса всех самцов старше 2 месяцев. Естественно, что введение показателей, полученных от животных, еще не достигших полных размеров, но уже подчиняющихся общепопуляционной закономерности, снижает суммарный показатель, несколько искажая действительный ход изменений веса во времени. График же составлен по индивидуальным кривым изменений веса для животных, проживших более длительный срок и прошедших по крайней мере один из описанных периодов.

Как нам кажется, рис. 16 дает основание полагать, что показанные на нем особенности распределения во времени и продолжительности перио-





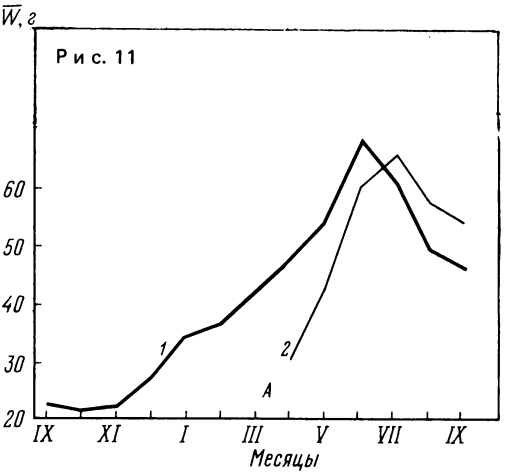


Рис. 9. Сезонное изменение веса тела самцов Microtis gregalis gregalis разного времени рождения

1 — июль—август; *2* — февраль—март

Рис. 10. Сезонное изменение веса тела самцов Microtus gregalis major разного времени рождения

1 — август—сентябрь; *2* — январь—февраль

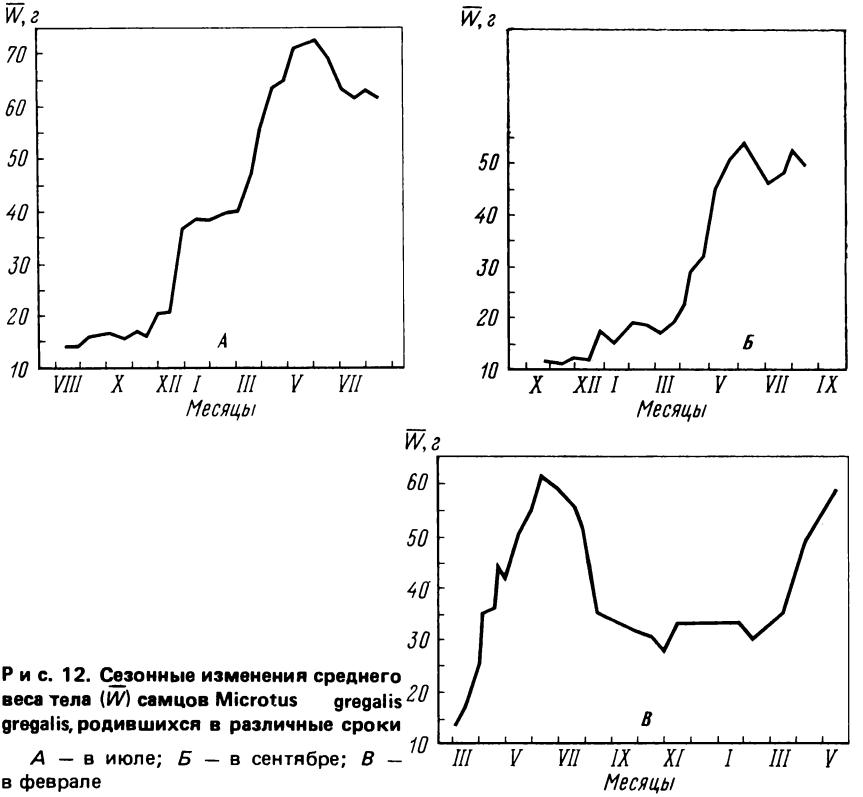
Рис. 11. Сезонные изменения веса тела самцов Microtus middendorfi разного времени рождения

1 — июль—август; *2* — февраль—март

дов минимума и максимума среднего веса у исследованных видов находятся в связи с их географическим распределением и историей формирования.

Изложенный материал достаточно наглядно подтверждает высказанное нами выше предположение о том, что сезонный цикл изменения среднего веса зверьков в популяции есть результат совокупности жизненных кривых изменения веса отдельных генераций. Следует обратить внимание и на другой аспект этого явления: на "настойчивое стремление" животных каждой отдельной генерации влиться в этот общепопуляционный цикл.

Действительно, на рассмотренном материале весьма наглядно можно наблюдать, как сказывается воздействие сезонного фактора на каждую генерацию: скорость роста летне-осенних генераций подавляется совпадением с периодом снижения веса, весенних — значительно ускоряется совпадением с периодом нарастания веса.



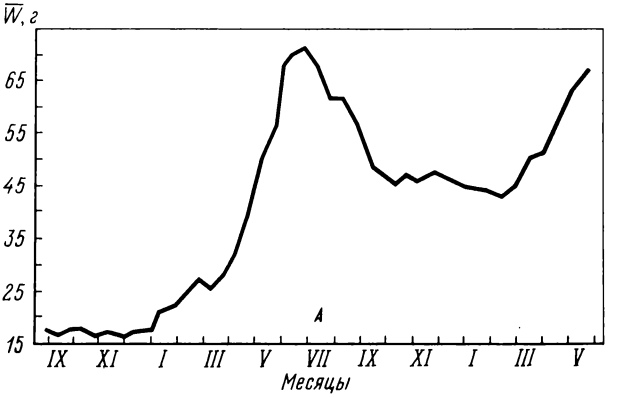
Р и с. 12. Сезонные изменения среднего веса тела ($\overline{W}$) самцов Microtus gregalis gregalis, родившихся в различные сроки

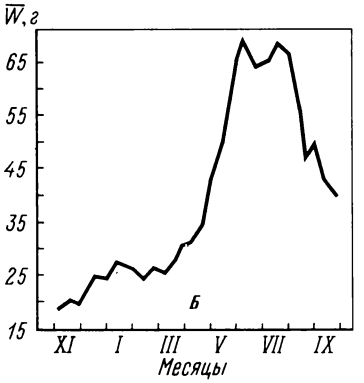
А — в июле; *Б* — в сентябре; *В* — в феврале

Естественно было бы ожидать возражений, основанных на том, что коль скоро годовой цикл изменений веса есть производное из циклов генерационных, то несовпадения таких генерационных циклов с общепопуляционным и не может быть. Имеется, однако, одно обстоятельство, которое побуждает нас воздержаться от такого, казалось бы, вполне логичного решения вопроса. Это — результат анализа сезонных изменений веса у долгоживущих особей.

Мы уже отмечали тот достаточно известный факт, что продолжительность жизни полевок в природных условиях невелика и поэтому цикл сезонных изменений веса представляет собой в этих условиях закономерность, характерную для популяции, а не для отдельной особи. Продолжительность жизни полевок в лабораторных условиях, где исключается неблагоприятное воздействие ряда факторов, действующих в природных условиях, естественно, значительно больше. Это дало нам возможность вести наблюдения за животными, прожившими более года, а в некоторых случаях — до 2—3 лет.

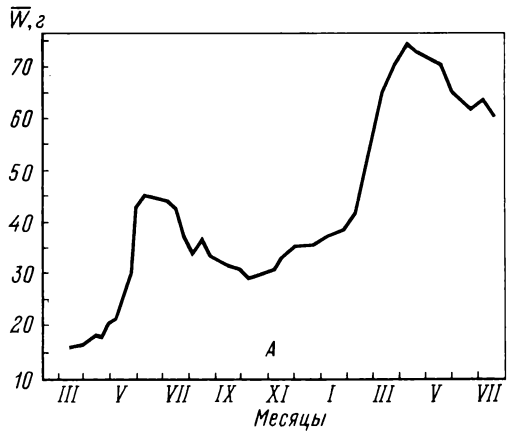
На рис. 17 представлены графики, показывающие ход изменений веса у трех самцов степной пеструшки, проживших в виварии несколько лет, в течение всей жизни. На рис. 8, 11, 12, 17, кроме того, показаны изменения веса у полевок других видов, проживших более года. На этих

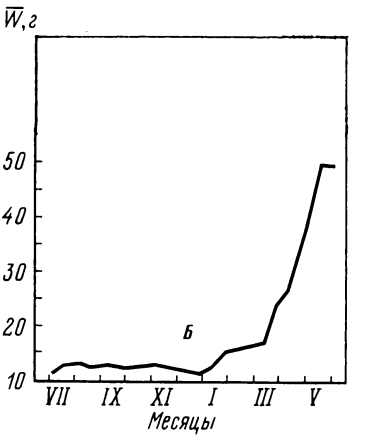




Р и с. 13. Сезонное изменение среднего веса тела ($\overline{W}$) самцов Microtus gregalis major, родившихся в разные сроки

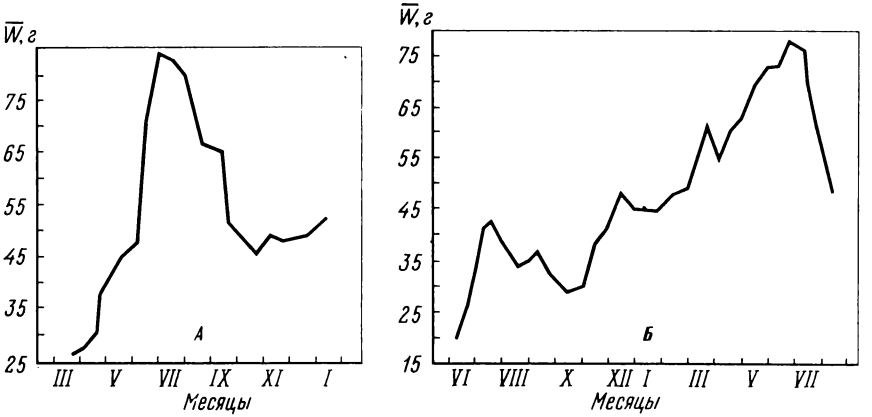
А — в августе, *Б* — в октябре





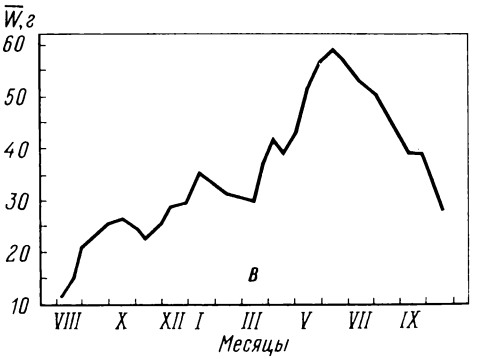
Р и с.14. Сезонное именение среднего веса ($\overline{W}$) тела самцов—гибридов (Microtus gregalis gregalis x Microtus gregalis major) ,родившихся в разные сроки

А — в феврале; *Б* — в июне

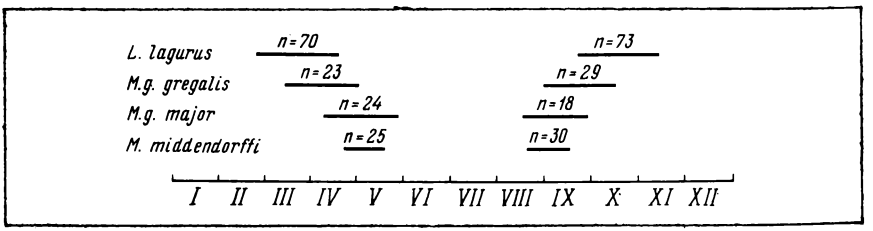


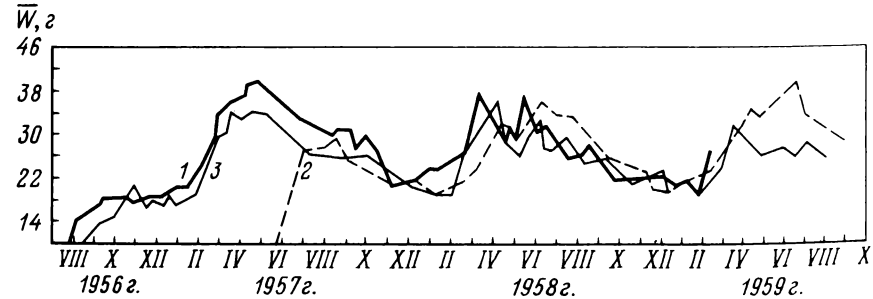
Р и с. 15. Сезонное изменение среднего веса ($\overline{W}$) самцов Microtus middendorfi, родившихся в разные сроки

А — в феврале; *Б* — в мае; *В* — в августе



Р и с. 16. Периоды минимального и максимального веса у разных видов полевок





Р и с. 17. Изменение веса тела трех самцов Lagurus lagurus в течение их жизни в виварии

графиках хорошо видно, что, во-первых, вес животных подвержен закономерным изменениям в течение года и, во-вторых, что эти изменения повторяются ежегодно в течение всей жизни животного, причем минимальный и максимальный вес приходятся ежегодно на близкие по времени периоды. Это еще раз подтверждает, что мы имеет дело с периодическим явлением, определяемым не возрастом животных, а сезоном года.

Заслуживает внимания и другая сторона этого феномена: при сравнении "популяционной" кривой изменения среднего веса зверьков в течение года и годовых отрезков графиков, на которых показаны изменения веса долгоживущих особей, бросается в глаза их совпадение — понятно, не в абсолютных показателях, а в общем ходе изменений веса. Мы, таким образом, сталкиваемся с весьма примечательным фактом: жизненный цикл изменений веса "патриархов" представляет модель общепопуляционной закономерности.

Но если годовой цикл сезонных изменений веса может быть прослежен на отдельной особи в течение нескольких лет, то трудно допустить, что в основе его лежат различия в жизненных циклах отдельных генераций. Ведь в данном случае животные разных генераций, прожившие столь долго, что существует лишь ничтожная вероятность встретить зверька такого возраста в природной популяции, каждый год в течение всей жизни дают в общем одинаковую картину. Это приводит нас к убеждению, что определенный сезонный цикл веса есть общая закономерность, присущая популяции и, вероятно, виду в целом. Однако эта общая закономерность, в силу уже упоминавшихся обстоятельств, может проявляться в природных условиях лишь через частные, т.е. через жизненные кривые изменений веса отдельных генераций, а в экспериментальных условиях может быть прослежена и на жизненном цикле отдельной особи, прожившей достаточно долгое время. Отсюда вытекает и следующее предположение : жизненные кривые генераций разнятся постольку, поскольку они проходят под влиянием определенного периода общепопуляционного цикла[1].

Попутно остановимся еще на одном факте. На графиках, показывающих ход сезонных изменений веса у долгоживущих особей, видны неожиданные падения веса весной 1958 г. Вызвано это тем, что животные, вследствие перебоя с кормами, в течение 5 дней в конце первой половины апреля не получали моркови. Даже при усиленной подкормке морковью в последующие дни нормальный цикл долго не восстанавливался. Кроме того, отсутствие в течение столь короткого срока моркови резко сказалось на размножении: в мае, когда обычно размножается подавляющее большинство самок, размножение шло исключительно вяло и лишь во второй половине июня приблизилось к нормальной интенсивности. Детеныши в пометах самок, родивших в конце апреля — начале мая, имели ненормально низкий вес (0,6—0,9 г против обычных 1,2—1,7 г) и были нежизнеспособны. Поскольку замена на этот период в рационе моркови

[1] Ясно становится и другое: нельзя свести объяснение изменения среднего веса животных в природной популяции только к изменению ее возрастной структуры, как это делает Рейхштейн (см. выше).

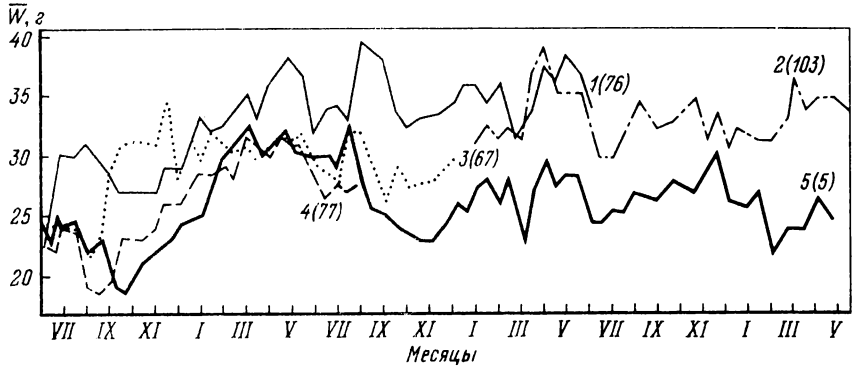


Рис. 18. Изменение веса ($\overline{W}$) тела самцов Clethrionomys frater

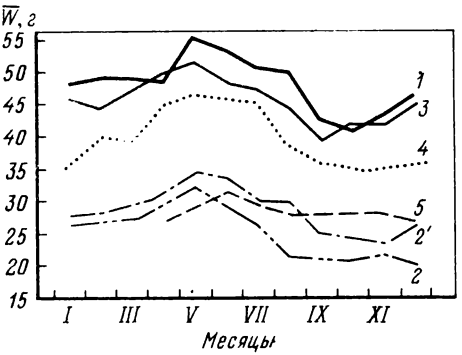


Рис. 19. Сезонное изменение веса ($\overline{W}$) тела самцов из лабораторных колоний горных полевок

1 — Clethrionomys rufocanus; *2* — Clethrionomys frater (возраст от 80 до 100 суток); *2* — то же (возраст от 4 до 12 месяцев); *3* — Alticola strelzovi; *4* — Alticola vinogradovi; *5* — Alticola roylei

свеклой не предотвратила нарушений нормального цикла, то, по-видимому, этот, помимо нашей воли поставленный "эксперимент" указывает на чрезвычайно высокую потребность в этот период у животных именно в каротине. Факты, свидетельствующие об интенсивном расходовании весной, в период роста и созревания, запасов витамина А в печени ондатры приводятся в работе В.С. Смирнова и С.С. Шварца [1959].

Наблюдения за 6 (C. rufocanus, C. frater, A. strelzovi, A. roylei, A. vinogradovi, M. juldaschi) горными видами полевок показали несколько иную картину. Прежде всего при анализе изменений веса у отдельных особей мы столкнулись с отсутствием ясно выраженной сезонной цикличности этого показателя. Более или менее отчетливо закономерные изменения веса тела на индивидуальных графиках можно было заметить лишь у C. rufocanus, да и то далеко не у всех особей. У тянь-шанской полевки и обоих видов рода Alticola у отдельных особей эта закономерность или просматривалась крайне нечетко, или не обнаруживалась совершенно из-за значительных случайных изменений веса. Даже совмещение нескольких индивидуальных графиков (рис. 18) не дает возможности выявить какую-либо закономерность.

Между тем, если рассматривать усредненный вес находящихся под наблюдением животных, то взрослые самцы в течение года дают четкую картину сезонных изменений веса (рис. 19). На графике показаны, в отличие от кривых для остальных видов, две кривые, характеризующие

Таблица 22

Амплитуда сезонных изменений веса тела у разных видов полевок

Вид	%	Вид	%
Lagurus lagurus	61,5	C. rufocanus	74,7
Microtus g. gregalis	51,8	C. frater	71,0
Microtus g. maior	54,1	A. strelzovi	77,4
Microtus middendorfi	46,8	A. roylei	83,1
Среднее по группе	53,55±2,1	Среднее по группе	76,55±2,54

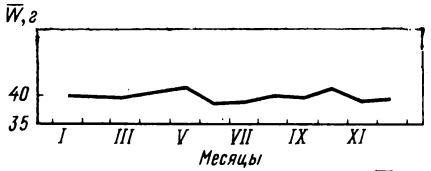
изменение веса тела C. frater. Одна из них показывает это явление для животных в возрасте от 4 до 12 месяцев, вторая — для выборки одновозрастных трехмесячных животных. Как видно из графика, несмотря на различия в абсолютном значении веса, в форме кривых наблюдается почти полное совпадение. Наименее четко описываемая закономерность устанавливается у A. roylei, что отчасти может быть объяснено сравнительно недолгим сроком содержания этого вида в виварии (немногим более года) и как следствие небольшим числом животных, изменение веса которых отмечалось в течение длительного периода.

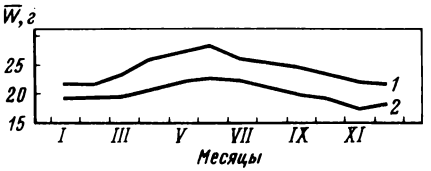
Таким образом, мы пришли к выводу, что этот цикл как общепопуляционная закономерность характерен и для исследованных горных видов полевок. Однако в отличие от ранее изученных нами видов эта закономерность маскируется у них высокой лабильностью веса отдельных особей, вследствие чего может быть достаточно ясно прослежена лишь на обобщенном материале.

Данные, которые мы получили на полевом материале, позволяют утверждать, что сезонная цикличность изменения веса тела реально существует и в природных популяциях. Так, в природных популяциях средний вес тела взрослых (для сравнения брались только особи с развитыми корнями зубов) самцов C. rufocanus в мае был равен 43 г, в августе — 32,8 г; C. frater в июне — 31,0, в сентябре — 21,8 г. Нетрудно заметить, что и направление, и размах изменений хорошо совпадают с процессом, наблюдаемым в этот период в виварии.

Амплитуды сезонных изменений веса показывают еще одну особенность видов полевок. В табл. 22 приводятся соотношения веса тела в периоды максимума и минимума (вес в период максимума принят за 100%) для разных видов полевок. Видно, что у горных видов разница между минимальным и максимальным весом значительно меньше, чем у всех остальных. Несмотря на небольшое число видов в группах, различия между групповыми средними весьма достоверны: $t = 7,1$ ($P = 99,7\%$).

Как мы уже отметили выше, высокая лабильность веса, его значительные колебания за очень короткий промежуток времени при неизменных условиях содержания составляют, по нашим наблюдениям, характерную особенность всех изученных нами горных видов полевок. Возникает вопрос: с чем связана столь высокая лабильность веса отдельных особей?





Р и с. 20. Изменение среднего веса ($\overline{W}$) тела самцов Microtus juldaschi по сезонам

Р и с. 21. Сезонное изменение среднего тела ($\overline{W}$) Clethrionomys glareolus (1) и Clethrionomys rutilus (2)

Можно было бы предположить, что это явление — следствие того, что условия содержания в виварии соответствовали потребностям горных видов в меньшей степени, чем остальных, исследованных ранее полевок. Однако не менее, а зачастую и более интенсивное, чем в природных условиях [Большаков, Покровский, 1967; Покровский, Большаков, 1968], размножение противоречит этому предположению, поскольку на основании нашего опыта мы можем утверждать, что интенсивность размножения — наиболее надежный критерий соответствия условий содержания потребностям животных. В таком случае следует, очевидно, что эта особенность отражает биологическую специфичность горных видов.

Таким образом, сопоставив все сведения, полученные нами при изучении горных видов полевок, мы можем сказать, что для них характерны:

1) отсутствие или крайне слабое проявление сезонной изменчивости средней численности помета;

2) значительно меньшая, чем у любого из изученных равнинных видов, амплитуда сезонных колебаний веса тела;

3) отсутствие сезонной изменчивости и постоянная высокая скорость роста молодняка (см. "Размножение").

Анализ этих особенностей позволяет заключить, что для изученных горных видов характерна необычайная для равнинных видов полевок "выровненность" важнейших биологических признаков.

Существенное уклонение от указанной закономерности представляют данные, полученные при наблюдениях за изменением среднего веса тела у горного представителя рода Microtus — памирской полевки M. juldaschi. У этого вида, несмотря на вполне представительный материал (от 21 до 46 измерений в каждой точке), не удалось, как можно видеть из приведенного графика (рис. 20), установить сколь-либо закономерных изменений исследованного показателя.

Не имея данных, достаточных для объяснения этого явления, мы можем лишь предположить, что условия обитания M. juldaschi в природных популяциях представляют собой жесткую экстремальную среду, не допускающую сколь-либо существенных отклонений от средней нормы. Нечто подобное по биологическому смыслу отмечено в работах В.Н. Большакова [1969, 1972] по интерьерным характеристикам пищух и Л.Н. Добринского [1962] о стабильности относительного веса сердца нырковых уток при продвижении на север.

Поскольку было неясно, является ли подобный характер проявления этой закономерности биологической особенностью родов Clethrionomys, Alticola, или присущ именно горным видам, мы исследовали в этом отношении двух лесных представителей рода Clethrionomys -- красную и рыжую полевок. Оказалось (рис. 21), что и у этих видов существует закономерное сезонное изменение среднего веса тела, причем годовая амплитуда их полностью совпадает с данными, полученными для горных видов.

С чем связана сезонная цикличность изменения веса?

Мы не пытались и не пытаемся выяснить, чем она обусловлена, т.е. объяснить биохимический и физиологический механизм этого явления, поскольку отчетливо понимаем, что это потребовало бы исследований, выходящих за пределы наших возможностей. Тем не менее немалый интерес, как нам кажется, представляет попытка хотя бы выяснить его связь с другими биологическими функциями.

У зимоспящих форм цикл изменения веса определяется накоплением жира перед спячкой и его расходованием в течение зимы.

Для землероек большинство исследователей считает, что закономерности сезонного изменения веса тела обусловлены процессами, связанными с половым созреванием: задержка полового созревания вызывает стабилизацию веса в осенне-зимний период, созревание — весенний "прыжок роста".

Иной точки зрения придерживается Пуцек [Puzek, 1960]. По его мнению, весенний рост не определяется половым созреванием; половое созревание и рост — два не связанных, совпадающих во времени процесса.

Имеются, однако, весьма веские доводы в пользу первого мнения: исследование северных популяций землероек [Шварц, 1959б, 1962] показало, что особи, созревающие в лето своего рождения (явление обычное, по-видимому, для северных популяций и весьма редкое в других районах), совпадают по размеру не с одновозрастными неполовозрелыми, а со взрослыми (перезимовавшими). Это позволяет полагать, что половое созревание и рост у землероек — по крайней мере сопряженные, обусловленные каким-то одним общим фактором процессы.

Сезонное изменение веса у хищников на первый взгляд хорошо согласуется с сезонными изменениями уровня основного обмена. Однако у соболя, как мы отмечали, этого совпадения нет. При более детальном анализе можно отметить, что у черно-серебристой лисы, песца и норки, у которых, как уже говорилось, эта закономерность проявляется сходно во времени, близко совпадают и сроки гона, падающие на февраль — март. У соболя период гона — июнь. Если рассматривать все четыре кривые в аспекте их связи с половым циклом, то легко заметить общую для всех этих видов закономерность: максимум веса приходится на предгонный период, а последующее падение веса — на период гона.

О несомненной связи сезонных изменений веса с половым циклом свидетельствуют, на наш взгляд, и наблюдения некоторых авторов. Так, П.А. Мантейфель [1934], говоря о размножении соболей в неволе, пишет: "... размножаются только те особи, которые имеют совершенно определенную закономерную кривую веса". А.Г. Зайцевым [1961] показана

связь между весовым индексом (отношение веса к длине тела) в различные периоды и плодовитостью самок у норки.

Наблюдения над оленями показали, что циклические колебания веса начинаются у них лишь со второго года жизни. Вместе с тем известно, что у многих оленей (в том числе, по-видимому, и у Odocoileus) половое созревание наступает в возрасте 15—17 месяцев [Соколов И.И., 1959], хотя самцы и вступают в размножение, как правило, не ранее чем в трехлетнем возрасте, когда они в состоянии выдержать конкурентные бои за самку. Таким образом, возраст, когда начинают проявляться сезонные колебания веса, совпадает с возрастом полового созревания. Как видно из приведенного графика (см. рис. 5), максимальный вес тела у оленей приходится на сентябрь. Известно, что у оленей этого рода гон происходит в ноябре [Hamilton, 1943; Hall, 1946]. Как видим, здесь так же, как и у хищников, выясняется связь периодических колебаний веса с половым циклом: максимальное нарастание веса к предгонному периоду, с последующим спадом к началу и во время гона, и новое нарастание к следующей осени.

Таким образом, за исключением зимоспящих форм, у всех рассматриваемых групп млекопитающих обнаруживается довольно ясная связь между ходом сезонных изменений веса и половым циклом. У землероек, животных, максимальная продолжительность жизни которых лишь немногим более года, половое созревание и сезонное изменение веса совпадают в течение всей их недолгой жизни. Сходно обстоит дело и в рассмотренных случаях сезонного изменения веса у отдельных представителей хищных и копытных, где наблюдается одна и та же закономерность: интенсивное увеличение веса к предгонному периоду, с последующим снижением его к началу гона.

Значительно сложнее обстоит дело у мелких грызунов. Сильно растянутый репродуктивный период не дает оснований для того, чтобы столь же четко связать цикл изменения веса непосредственно с периодом размножения, которое в условиях вивария идет в течение почти всего года. Однако сопоставляя данные, приведенные в табл. 3, где показано сезонное изменение плодовитости самок, с табл. 21, содержащей сведения о сезонном изменении веса самцов, можно видеть, что ход этих изменений (плодовитости самок и веса самцов) довольно близок во времени и по интенсивности. Поэтому мы склонны думать, что сезонный цикл изменений веса у мелких грызунов связан не просто с периодом размножения, как у остальных рассмотренных выше групп, а с интенсивностью размножения, в частности с плодовитостью. Этот вывод, конечно, не может считаться окончательным, однако есть достаточно оснований, говорящих в пользу такого предположения.

ВЛИЯНИЕ ОСВЕЩЕНИЯ И РАЦИОНА НА ПРОЯВЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ У ПОЛЕВОК

Известно, что некоторые стороны жизнедеятельности мелких грызунов (по крайней мере большого числа видов) носят циклический характер. Выше было показано, что ряд этих циклов (сезонные изменения плодовитости, сезонные изменения веса тела, скорость роста молодых животных в зависимости от сезона рождения) сохраняется при содержании и разведении животных в лабораторных условиях.

Остаются, однако, невыясненными факторы, определяющие ход этих изменений. Поэтому мы сочли целесообразным поставить эксперимент, в котором попытались выяснить влияние на ход сезонных изменений некоторых циклов условий освещения и кормового режима. Эксперимент был поставлен на полевке-экономке. Животные были разделены на три группы.

К о н т р о л ь: обычные условия содержания и кормления с переходом в летний период на зеленый корм.

"О г р а н и ч е н н ы й д е н ь": клетки с животными этой группы освещались с 9 до 16 час. Рацион — одинаковый с контролем в течение всего периода эксперимента.

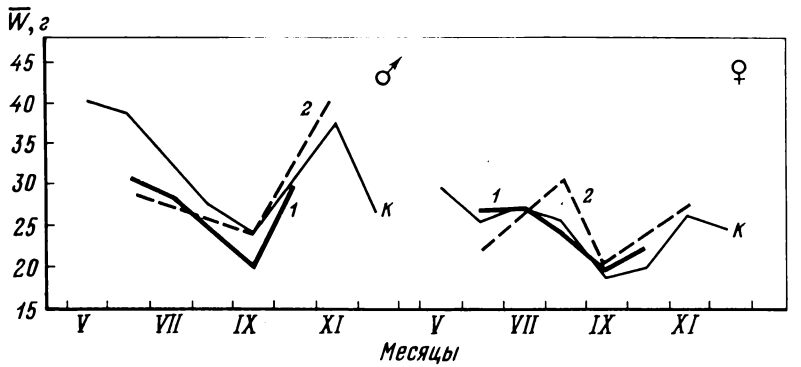
"З и м н и й к о р м": рацион в течение всего года из зимнего набора кормов — овес, морковь, сено. Зелени животные не получали. Остальные условия содержания идентичны с контролем.

Молодняк каждой группы после отсадки содержался в тех же условиях, что и родители.

Эксперимент был начат в апреле и закончен в июне следующего года. Получены материалы, характеризующие во всех трех группах ход сезонных изменений веса, средней численности помета (плодовитости) и скорости роста молодняка в зависимости от сезона рождения.

С к о р о с т ь р о с т а м о л о д н я к а. За показатель скорости роста нами был принят вес молодых животных в возрасте 45 дней. Наибольшие расхождения между экспериментальными группами и контролем наблюдаются у животных, родившихся в июне (рис. 22). Скорость роста контрольных зверьков в этот период значительно выше. В дальнейшем эти различия сглаживаются и общий ход кривой становится очень сходным для всех трех групп. Наиболее замедлен рост во всех группах у животных, родившихся в сентябре.

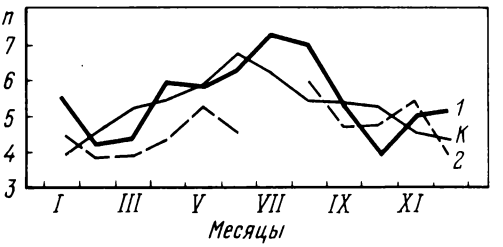
С р е д н я я ч и с л е н н о с т ь п о м е т а (п л о д о в и т о с т ь). На рис. 23 видно, что в январе плодовитость самок группы "ограниченный день" значительно выше контрольного (5,5 против 3,8). Плодовитость самок группы "зимний корм" в этом месяце близка к контролю.



Р и с. 22. Зависимость среднего веса ($\overline{W}$) полуторамесячного молодняка Microtus oeconomus oeconomus разных генераций от условий освещения и состава рациона

Экспериментальные группы: *1* — "ограниченного дня", *2* — "зимнего корма", *К* — контроль

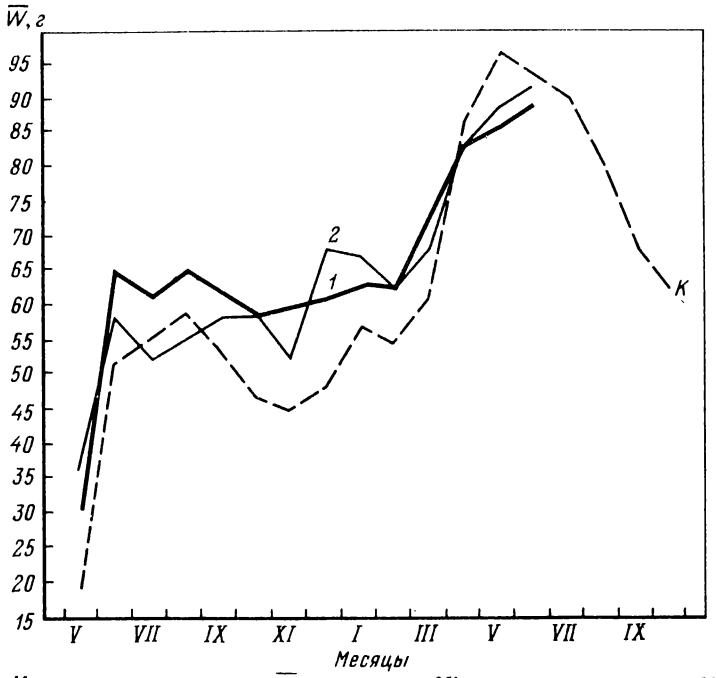
Р и с. 23. Сезонное изменение плодовитости самок Microtus oeconomus в экспериментальных группах "ограниченного дня" (*1*) и "зимнего корма" (*2*); *К* — контроль; *n* — численность помета



После спада в феврале в плодовитости самок обеих экспериментальных групп следует период подъема и ход кривых близок к контролю. У самок группы "ограниченный день" максимальная плодовитость, превышающая контрольный показатель, наступает в июле, на месяц позже контрольных. В августе после некоторого спада плодовитость их все еще выше, чем в контрольной группе; однако уже в сентябре плодовитость этих групп одинакова, а в октябре становится значительно ниже контрольной. В дальнейшем (ноябрь — декабрь) эти показатели в группах контроля и "ограниченного дня" разнятся незначительно.

Существенно отличается от описанного ход изменений плодовитости в группе "зимний корм". В первый период (январь — май) плодовитость в этой группе близка к контролю, хотя абсолютные значения показателя в течение всего периода, кроме января, ниже контроля. Однако в июле (для контрольной группы месяц "пика") плодовитость падает. Так как плодовитость контроля продолжает нарастать, между ними образуется значительный разрыв. В июле в группе "зимний корм" размножение полностью прекратилось. Тем больший интерес представляет то, что в августе плодовитость этой группы поднимается до уровня контроля и даже несколько превышает его. В дальнейшем ход кривой плодовитости близок к контролю.

Сезонные изменения веса тела изучались во всех трех группах на одних и тех же животных в течение эксперимента, в связи



Р и с. 24. Изменение среднего веса ($\overline{W}$) тела самцов Microtus oeconomus oeconomus в экспериментальных группах "ограниченного дня" (*1*) и "зимнего корма" (*2*); *K* — контроль

с чем по этому разделу материала сравнительно немного. Наблюдения за изменением веса животных в ходе эксперимента показали, что резких отличий в проявлении этого цикла у особей из групп "ограниченный день" и "зимний корм" от контроля нет (рис. 24) Некоторые расхождения в ходе отдельных участков кривых могут быть приписаны недостаточности выборки.

Из изложенного можно сделать вывод, что изменение условий освещения и кормового режима существенно не влияет на изменение скорости роста молодняка и сезонный цикл изменений веса взрослых самцов.

Несколько иные выводы о значении этих факторов можно сделать по изменению цикла плодовитости самок. Характер кривой изменения плодовитости самок группы "зимний корм" с января по май и с августа по декабрь показывает, что в течение некоторых периодов (начало плодовитости и ее спад) рацион не оказывает существенного влияния на проявление этой закономерности. Вместе с тем пониженная плодовитость самок этой группы в периоды наибольшей плодовитости контроля (июль—август) говорит, по-видимому, о том, что реализация максимальных возможностей по плодовитости требует введения в рацион зелени, т.е. создания соответствующего сезону кормового режима.

ГИБРИДИЗАЦИЯ И ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКИ ФОРМ НЕЯСНОГО ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАНГА

Среди группы Microtinae имеется значительное количество близких форм, таксономическое положение которых вызывает дискуссию. Окончательный ответ о их таксономическом ранге может быть дан в результате гибридизационных исследований и комплексного изучения как исходных форм, так и гибридов. В экспериментальном виварии института гибридизационные работы велись и ведутся в настоящее время главным образом с полевками родов Microtus и Alticola.

При этом особое внимание уделяется биологической специфике изучаемых форм в связи с их адаптационными особенностями и степенью внутривидовой и видовой дифференциации ("хорошие подвиды" — "сомнительные виды").

ИЗУЧЕНИЕ ДВУХ ПОДВИДОВ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ И ИХ ГИБРИДОВ

Среди полевок Урала и прилегающих территорий значительный интерес для изучения адаптаций к специфической среде обитания представляет полевка-экономка. Два ее подвида — номинальный (Microtus oeconomus oeconomus) и северный (M.o. chahlovi) географически полностью изолированы, первый населяет лесостепную зону, второй — тундру и лесотундру. Естественно было предположить, что обитание в столь разных условиях среды должно сказаться на биологических особенностях животных.

Исследование биологии обоих подвидов проводилось на Ямале и на Южном Урале сотрудниками института [Пястолова, 1971]. В виварии лабораторные колонии были основаны пятью парами северного подвида с Полярного Урала и четырьмя парами номинального подвида из Челябинской обл. За 6 лет работы в виварии было получено 305 пометов северного подвида, относящихся к пяти поколениям животных, и 252 помета номинального подвида, принадлежащих трем поколениям. Кроме того, получено 198 пометов гибридов первого поколения и 151 помет второго поколения. Работа с подвидами полевки-экономки велась в виварии Н.А. Овчинниковой под руководством С.С. Шварца и А.В. Покровского.

Исследование двух подвидов полевки-экономки выявило существенные экологические, морфологические и формофизиологические отличия между ними [Овчинникова, 1966, 1967].

Таблица 23

Колориметрическая характеристика окраски двух подвидов полевки-экономки и

	Microtus oeconomus chahlovi		
	n	Белизна	Показатель оттенка
Данные по природным популяциям О.А. Пястоловой [1971]	35	3,20 ± 0,8	147,50 ± 0,72
Основатели	2	3,38	146,65
I поколение	5	3,23	150,46
II поколение	23	3,07 ± 0,13	142,14 ± 1,07
III поколение	69	2,67 ± 0,08	147,71 ± 0,73
IV поколение	23	2,07 ± 0,11	139,24 ± 1,00
V поколение	28	2,47 ± 0,10	146,39 ± 1,38

Вес взрослых самцов северного подвида с апреля резко нарастает (максимум в июне: 85,0 ± 3,0 г) и также резко падает (в августе: 65,8 ± 2,5 г). Минимальный вес отмечен в ноябре (47,4 ± 1,08 г) и до апреля нарастает медленно (март: 54,4 ± 2,5 г). Месяцы наибольшего (июнь: 78,2 ± 1,03 г) и наименьшего (ноябрь: 49,8 ± 2,58 г) веса у самцов номинального подвида те же, что и у северного. Однако характерный для первого подвида зимний период относительной стабилизации веса у второго отсутствует. Непосредственно после достижения минимума веса в ноябре начинается хорошо выраженный подъем (декабрь: 58,0 ± ± 4,42 г, январь: 61,5 ± 4,2 г). Вследствие этого кривая сезонных изменений веса у номинального подвида более плавная.

Максимальный вес самцов первого поколения гибридов в любом варианте скрещивания меньше, чем у любой из исходных форм. Однако характер кривой изменения веса наследуется, очевидно, по подвиду самки: у самцов, полученных от северных самок и самцов номинального подвида, кривая близка к таковой у самцов северного подвида, у самцов от самки номинального подвида и самца северного — к кривой самцов номинального подвида.

Наибольшая скорость роста молодняка (брали вес животных в возрасте 45 дней) отмечена у номинального подвида в апреле (55,4 ± 1,39 г). У северного подвида наибольшей скоростью роста обладают животные, родившиеся на месяц позже (май: 47,1 ± 2,53 г). Кроме того, увеличение скорости роста у номинального подвида начинается с января, у северного — с марта. То, что максимальный вес молодняка северного подвида ниже, чем номинального, говорит о растянутом периоде роста у северных форм. Животные растут медленно, но дольше и в результате достигают большего веса, что видно при сравнении максимальных весов взрослых самцов.

их гибридов (по Н.А. Овчинниковой)

Microtus oeconomus oeconomus			Гибриды		
n	Белизна	Показатель оттенка	*n*	Белизна	Показатель оттенка
25	2,21 ± 0,07	139,00 ± 0,01			
6	1,76 ± 0,11	135,07 ± 3,32			
36	2,28 ± 0,08	138,23 ± 1,21	50	2,15 ± 0,05	136,25 ± 1

Нет существенных различий в скорости роста родительских форм и гибридов первого поколения (май, июль). Скорость роста гибридов второго поколения, рожденных в мае, выше скорости роста гибридов первого поколения, а также и исходных форм. Так, вес животных номинального подвида, рожденных в мае, равен 40,9 ± 0,86 г, гибридов первого поколения (от самки номинального подвида) — 43,0 ± 1,5 г, а гибридов сторого поколения — 47,7 ± 1,8 г. Плодовитость обоих подвидов в период массового размножения (апрель — июль) одинакова, но увеличение плодовитости у северного подвида начинается с января, у номинального — с марта. Небольшой материал по плодовитости гибридов первого поколения показывает относительно бóльшую их плодовитость по сравнению с плодовитостью помесных пар и родительских форм.

По комплексу морфологических и морфофизиологических признаков подвиды также различны. Животные северного подвида, рожденные в весенне-летние месяцы, имеют бóльшую длину тела, хвоста, ступни, чем номинальный подвид. Индексы органов (почек, печени, семенника) северного подвида меньше, чем у номинального. Особенно четко эта разница заметна у животных осенне-зимнего рождения. Гибриды первого и второго поколений занимают в большинстве случаев промежуточное положение по морфофизиологическим показателям. Наблюдается увеличение индексов органов (сердца, печени, почки) у гибридов второго поколения по сравнению с первым.

Изучение окраски методом фотоколориметрирования показало существенные различия их по этому признаку (табл. 23). В экспериментальных условиях эти различия сохраняются, однако по мере содержания животных в виварии окраска полевок северного подвида темнеет, что приближает их по белизне к полевкам номинального подвида. Гибридные

Таблица 24

Размножение полевки-экономки в виварии (по Н.А. Овчинниковой)

Форма	Число самок	Время от формирования пары до первого помета, дни	Пределы варьирования, дни	Число пометов	Средняя численность помета /lim
M. o. chahlovi	111	32	20–127	305	$\frac{5,0}{2-8}$
M. o. oeconomus	53	25	20–48	252	$\frac{5,1}{2-10}$
♂ M. o. chahlovi × ♀ M. o. oeconomus	28	25	20–55	92	$\frac{4,5}{2-8}$
♂ M. o. oeconomus × ♀ M. o. chahlovi	34	24	20–57	106	$\frac{5,1}{2-8}$
F_1 (♂ M. o. chahlovi × ♀ M. o. oeconomus)	18	23	20–43	77	$\frac{5,1}{2-9}$
F_1 (♂ M. o. oeconomus × ♀ M. o. chahlovi)	14	26	21–48	74	$\frac{5,2}{2-8}$

животные по окраске ближе к номинальному подвиду. Важно подчеркнуть, что диапазон изменчивости окраски экспериментальных популяций не уменьшился, несмотря на то, что основателями популяции были случайные немногочисленные особи (C_v природной популяции по белизне 16,89, по оттенку – 3,59, C_v лабораторной популяции соответственно 24,5; 4,75). Эта закономерность свидетельствует о том, что в данном случае "принцип основателя" не проявился, что при полигенной детерминированности признака даже небольшая выборка из популяции представляет всю популяцию, по крайней мере в ее фенотипическом выражении [Шварц, Покровский, Овчинникова, 1966].

При формировании смешанных пар независимо от подвидовой принадлежности родителей, т.е. в обоих вариантах скрещивания, покрытие, как правило, происходит в течение первой недели. Об этом же свидетельствует тот факт, что в среднем потомство получали на 25-й день. Приведенные в табл. 24 данные достаточно ясно показывают отсутствие нарушения половой аттракции при размножении смешанных и гибридных пар. Так же, как и в "чистых" парах, самки покрывались в первые сутки после рождения молодняка. Пометы следуют один за другим. Гибриды жизнеспособны, гибели молодняка не наблюдается. Средняя плодовитость смешанных и гибридных пар практически не отличается от средней плодовитости исходных форм.

У гибридов так же, как и у исходных форм, сохраняется зависимость плодовитости от сезона: наибольшая в летние месяцы, наименьшая – в зимние.

РЕЗУЛЬТАТЫ ГИБРИДИЗАЦИИ ДВУХ ПОДВИДОВ УЗКОЧЕРЕПНОЙ ПОЛЕВКИ

Два подвида узкочерепной полевки Microtus gregalis gregalis и M.g. major отличаются настолько отчетливо, причем по таким бросающимся в глаза признакам, как размеры и окраска, что могут быть безошибочно диагносцированы по отдельно взятым особям (видовой уровень). Географически они полностью изолированы. На Урале северная граница M.g. gregalis проходит несколько южнее Свердловска, южная граница M.g. major обрывается под Салехардом. По всей таежной зоне Урала и Приуралья узкочерепная полевка не встречается. Биологически сравнимые формы резко различны. M.g. major заселяет тундру, M.g. gregalis — лесостепную зону.

В виварии от M.g. gregalis было получено 112 пометов, изучено 5 поколений родившихся и выросших в неволе зверьков. От M.g. major получено 143 помета, принадлежавших 6 поколениям. M.g. gregalis и M.g. major легко скрещиваются между собой и дают вполне плодовитое потомство. Никакого нарушения половой аттракции при формировании смешанных пар не наблюдается. В 22 случаях нами было точно определено время от подсадки животных до появления потомства. В 6 случаях самки принесли молодых на 20-й день, что говорит об их покрытии в первый же день после подсадки, в 8 случаях — через 21—32 дня и в 8 — через более продолжительный период.

Учитывая, что и при формировании чистых пар нередко наблюдаются случаи задержки в появлении потомства, эти данные следует рассматривать в том смысле, что в период скрещивания в поведении животных одного и того же или разных подвидов не наблюдается разницы. При этом самец или самка могут быть любого подвида.

Плодовитость гибридов нами оценивается на основании 112 пометов. Оказалось (табл. 25), что при любом сочетании родителей плодовитость помесей во всяком случае не ниже, чем у чистокровных животных. Максимальная среднемесячная плодовитость в помесных пометах выше, чем у исходных форм в условиях вивария.

Особенности окраски — признак, по которому изучаемые подвиды отличаются, пожалуй, с наибольшей отчетливостью. Для M.g. gregalis характерна окраска "...относительно буровато-серая с налетом черноты и ясной палево-желтоватой рябью" [Огнев, 1950, с. 476], у M.g. major "...окраска летнего спинного меха взрослых экземпляров довольно светлая желтовато-палево-серая" [там же, с. 489].

Изучение шкурок животных, как добытых в природе, так и выращенных в виварии, показывает, что в пределах каждого из подвидов наблюдается значительное варьирование в окраске, не сглаживающее, однако, существующих между ними различий. Эти различия полностью сохраняются и при длительном разведении животных в неволе в течение ряда поколений. Помесные животные занимают по своей окраске промежуточное положение. Всего было изучено 122 шкурки M.g gregalis, 149 — M.g. major и 228 от помесных животных.

Таблица 25

Плодовитость гибридов двух подвидов узкочерепной полевки

Помеси	Показатель	Месяц рождения			
		I	II	III	IV
I поколения	*n*	2	1	3	3
	M	3,0	6,0	3,3	3,7
	lim	2–4	–	2–4	2–5
II и последующих	*n*	1	3	6	3
поколений	*M*	2,0	4,0	3,3	5,0
	lim	–	2–7	2–6	4–7

Несмотря на довольно значительное варьирование окраски обеих форм из природных популяций, оно ненамного превышает пределы варьирования других морфологических признаков, применяемых обычно в подвидовой диагностике (рис. 25). Коэффициент вариации показателя оттенка у M.g. major равен 3,48%, белизны — 14,6%, у M.g gregalis — соответственно 2,93 и 19,8%. Для животных, выращенных в виварии, соответствующие показатели равны 3,7 и 16,4% для M.g. major и 2,07 и 19,39% для M.g. gregalis. На графике видно, что различия в окраске сравниваемых подвидов очень значительны и, безусловно, достоверны; между ними наблюдается хиатус по окраске.

Из другого графика (рис. 25, *В*) видно, что эти различия полностью сохраняются и при содержании животных в виварии во вполне идентичных условиях, несмотря на происходящие изменения окраски. Последнее обстоятельство очень важно. Отличия в окраске M.g. gregalis из природных популяций и из вивария достоверны как по белизне, так и по показателю оттенка. Более того, бóльшая часть животных, родившихся и выращенных в виварии, по своей окраске выходит за пределы варьирования их в природе. Аналогичные отличия у M.g. major выражены менее резко, они статистически недостоверны, но в их существовании вряд ли можно сомневаться.

Анализ рис. 25, *В* показывает, таким образом, что под влиянием изменений условий существования происходит изменение окраски сравниваемых форм, выходящее за рамки варьирования окраски животных из природных популяций. Однако полученный материал не дает основания утверждать, что в сравниваемых подвидах эти изменения происходят в одном направлении и связаны с одинаково длительным воздействием измененных условий. Сближения окраски животных двух подвидов, несмотря на их разведение в течение четырех поколений в одинаковых условиях, не произошло, а направление констатируемых изменений делает его маловероятным и в будущем.

Окраска гибридов занимает промежуточное положение между исходными формами (рис. 25, *Г*), расщепление по этому признаку отсутствует. Это касается как первого, так и последующих поколений. Особи, полу-

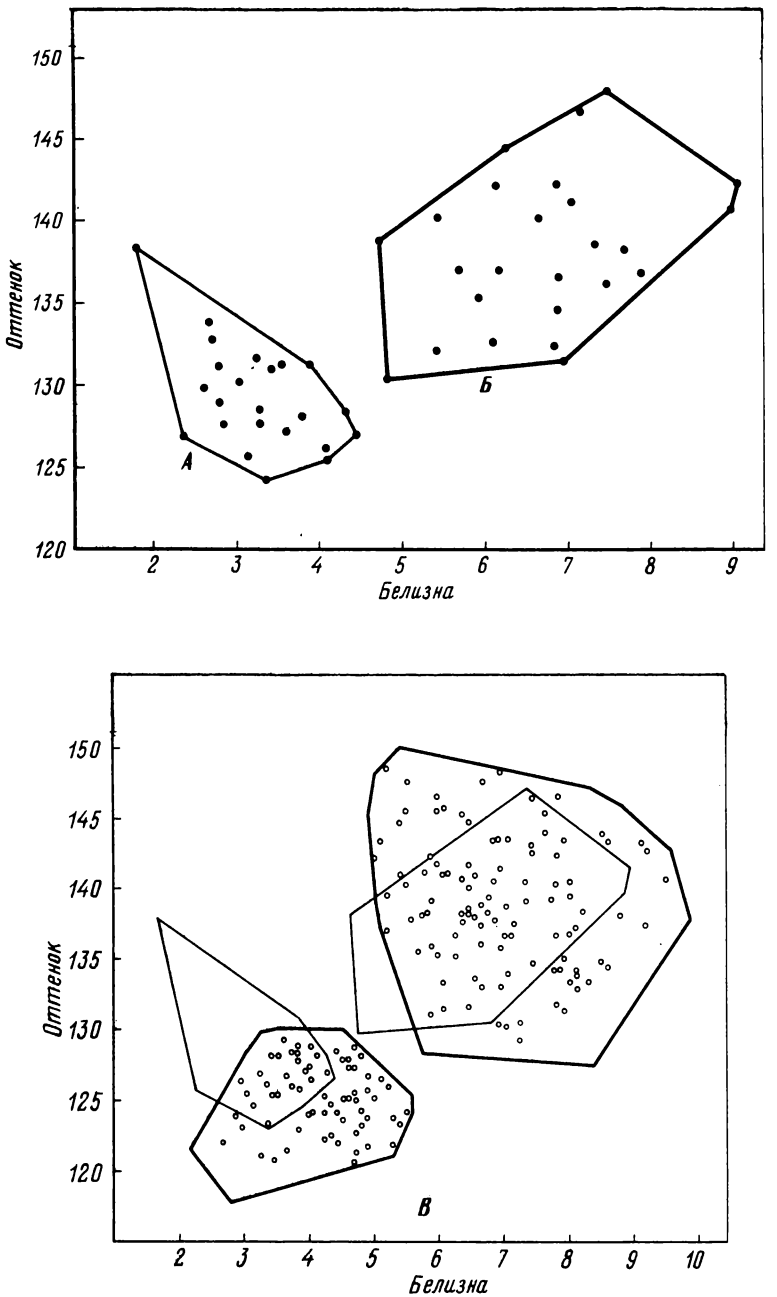
Месяц рождения							
V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
11	7	2	2	3		1	2
5,7	7,4	5,5	4,5	3,3	—	4,0	4,5
3–8	5–9	4–7	4–5	1–5		—	4–5
2	15	7	18	6	4	3	7
7,0	5,9	4,9	5,7	3,8	4,0	3,0	3,9
5–9	1–11	1–7	3–9	2–5	2–7	1–5	1–6

ченные в результате обратного скрещивания, приближаются по окраске к одной из родительских форм. Однако эта закономерность наблюдалась не во всех вариантах скрещивания. При скрещивании F_1 с M.g. gregalis возникали животные, приближающиеся к M.g. gregalis, но при их скрещивании с исходной формой (второй баккросс) были получены животные, которые по белизне сильно отличались от M.g. gregalis. То же наблюдалось и при обратном скрещивании на M.g. major, второй баккросс отличался по белизне от исходной формы больше, чем первый. В большинстве случаев F_2 гибридов очень близок к F_1. Но при скрещивании ♂ (♂ M.g. gregalis x ♀ M.g.major) x ♀ (♂ M.g. gregalis x ♀ M.g. major) были получены животные, которые опять-таки очень сильно отличались от родителей по белизне (табл. 26).

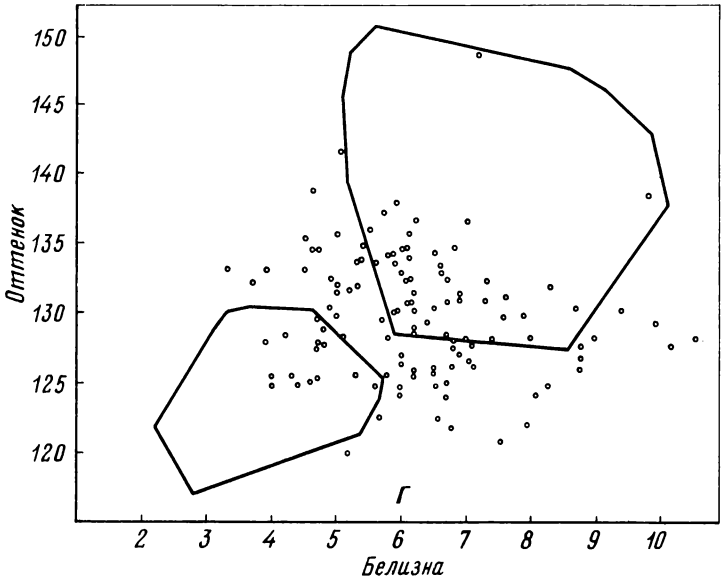
Что потомство при скрещивании рузличных рас во второй генерации может быть очень многообразным и что животные, полученные в результате второго баккросса, могут сильнее отличаться от исходных форм, чем животные от первого баккросса, известно из животноводческой практики [Борисенко, 1957]. Поэтому приведенные данные сами по себе не вызывают особого удивления. Однако направление наблюдающихся отклонений в окраске очень примечательно.

Рассматривая рис. 26, на котором нанесены средние значения характеристики окраски изученных групп животных, легко заметить, что все группы располагаются вправо от исходных форм. Как указывалось, окраска M.g. gregalis изменяется в неволе в сторону большей белизны. В том же направлении изменяется и окраска различных групп помесей. Так как различия между сравниваемыми группами статистически достоверны и одинаково направлены, они могут быть приписаны случайности.

Новые условия вызывают изменения окраски. То, что эти изменения наблюдаются только у одного из подвидов, понятно, так как нет оснований ожидать одинаковой реактивности различных форм вида. Реактивность гибридов, как общеизвестно, больше, чем у исходных форм, и они изменяются и именно в том же направлении, что и один из исследованных подвидов.



Р и с. 25. Колориметрическая характеристика окраски Microtus gregalis gregalis (*А*) и Microtus gregalis major (*Б*) в природных популяциях, в лабораторных колониях (*В*), помесей между этими видами (*Г*)



Р и с. 25 (окончание)

Из этих фактов трудно сделать далеко идущие выводы. Они, однако, указывают по меньшей мере на то, что в природе признаки помесей в так называемой гибридной зоне определяются не только их генотипом, но и условиями среды.

Должно быть сделано еще одно замечание: на основе нашего материала можно предположить, что четыре-пять поглотительных скрещиваний приводят к почти полному экстерьерному сходству помесных животных с родительскими формами. Столько же поглотительных скрещиваний требуется для создания чистопородных животных из гибридов различных пород домашнего скота. Этот факт может иметь значение для суждения о соотношениях между породой и подвидом.

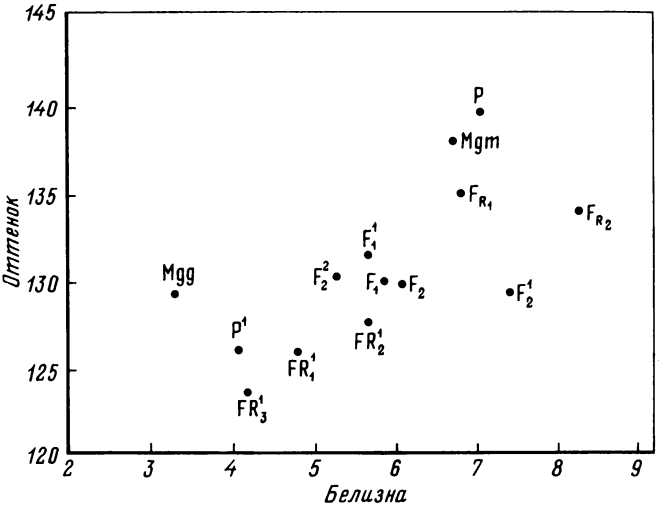
В целом окраска помесей варьирует немногим больше, чем у чистокровных животных: коэффициент вариации белизны помесей —21,0%, показателя оттенка — 3,69. На рис. 25 видно, что помеси занимают промежуточное положение между исходными формами. Несмотря на это, одельные помесные животные неотличимы от чистокровных животных. Из этого можно сделать важный в практическом и теоретическом отношении вывод: в чистокровной популяции в природе всегда могут быть встречены животные, неотличимые от помесей по таким признакам, по которым сравниваемые подвиды отличаются наиболее отчетливо. Нам кажется, что этот факт имеет большое значение для анализа так называемых гибридных популяций.

Как указывалось, одним из наиболее существенных отличий M.g. gregalis от M.g. major являются различия в размерах. В их основе лежат особенности роста сравниваемых форм. Изучение скорости роста значительного числа животных в условиях вивария показывает, что эти

Таблица 26

Колориметрическая характеристика исходных форм и помесей различных поколений

Группа животных	Число экземпляров	Белизна	Показатель оттенка
1. M. gregalis major	(природная популяция)		
M. g. m.	$n = 25$	6,71 ± 0,20	138,1 ± 0,94
2. M. gregalis gregalis	(природная популяция)		
M. g. g.	$n = 25$	3,3 ± 0,13	129,3 ± 0,74
3. M. gregalis major	(лабораторная колония)		
P	$n = 124$	7,0 ± 0,10	139,8 ± 0,46
4. M. gregalis gregalis	(лабораторная колония)		
P^1	$n = 97$	4,1 ± 0,08	125,9 ± 0,26
5. F_1 ($P♀ \times P^1♂$)	$n = 34$	5,9 ± 0,18	129,7 ± 0,72
6. F_1^1 ($P^1♀ \times P♂$)	$n = 42$	5,7 ± 0,19	131,4 ± 0,74
7. F_2 ($F_1 \times F_1$)	$n = 27$	6,1 ± 0,25	129,5 ± 0,74
8. F_2^1 ($F_1 \times F_1^1$)	$n = 19$	7,4 ± 0,34	129,4 ± 0,88
9. F_2^2 ($F_1^1 \times F_1$)	$n = 17$	5,3 ± 0,25	130,2 ± 1,18
10. F_{R_1} ($F_1 \times P$)	Первый баккросс на M. g. m. $n = 8$		
11. F_{R_2} ($F_{R_1} \times P$)	Второй баккросс на M. g. m. $n = 33$	6,8 ± 0,47	135,1 ± 0,97
12. FR_1^1 ($F_1 \times P^1$)	Первый баккросс на M. g. g. $n = 27$	8,2 ± 0,26	134,1 ± 0,66
13. FR_2^1 ($FR_1^1 \times P$)	Второй баккросс на M. g. g. $n = 17$	4,8 ± 0,18	125,7 ± 0,89
14. FR_3^1 ($FR_2^1 \times P^1$)	Третий баккросс на M. g. g. $n = 4$	5,7 ± 0,41	127,4 ± 0,80
		4,2	123,4



Р и с. 26. Колориметрическая характеристика различных групп животных

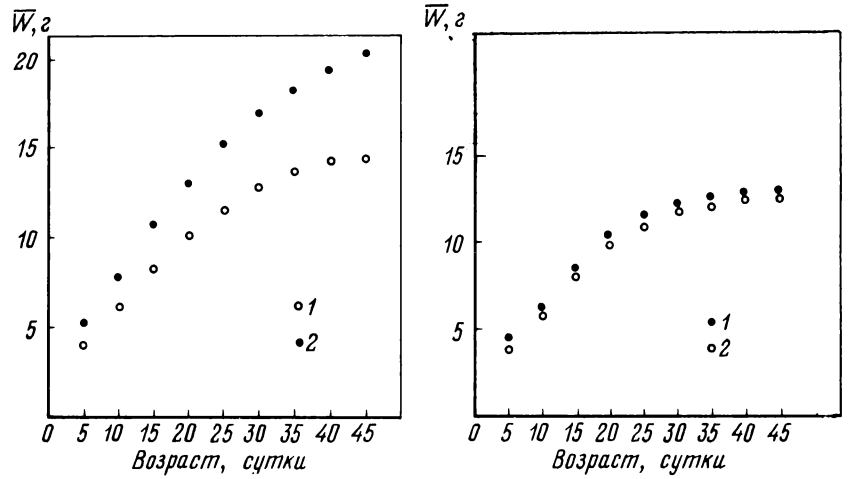
Условные обозначения см. в табл. 26

различия между ними статистически реальны и весьма значительны. Из сводной диаграммы (рис. 27) видно, что в равных условиях содержания M.g. major к месячному возрасту обгоняют в весе животных южного подвида в среднем на 6 г, т.е. примерно в 1,4 раза.

Скорость роста изученных форм — достаточно четкий подвидовой признак. Это доказывается не только относительно незначительным варьированием веса животных одного возраста, родившихся в одно время года (коэффициент вариации колеблется от 10,1 до 20,6%), но и достаточно полным совпадением средней скорости нарастания веса животных одного подвида в разные годы (рис. 28).

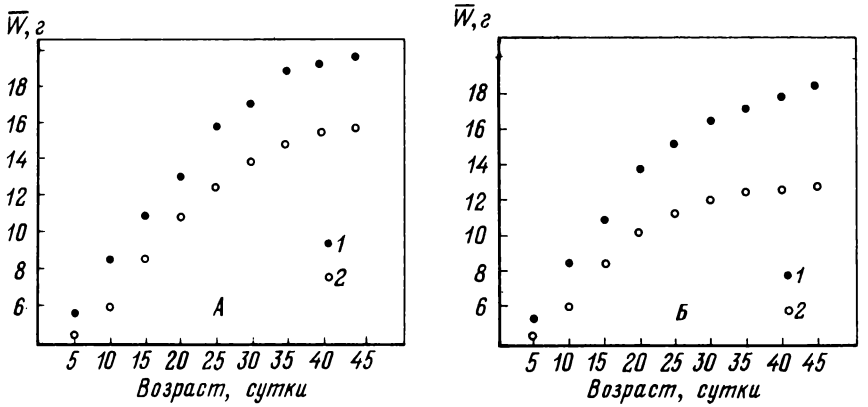
Как известно, скорость роста грызунов находится в очень тесной зависимости от времени их рождения. Эта зависимость проявляется и при содержании животных в виварии. Для нас представляют особый интерес те различия, которые проявляются в этом отношении между изучаемыми формами. При сопоставлении рис. 29, *А* и 29, *Б* видно, что разница в скорости роста между M.g. gregalis и M.g. major осенью (в сентябре) значительно более существенна, чем летом (в июне). Это является следствием различий в сезонной изменчивости роста сравниваемых форм. В июне скорость роста M.g. gregalis значительно выше, чем в сентябре. Различия же в скорости роста июньских и сентябрьских M.g. major не превышают тех различий, которые могут быть обнаружены между двумя наудачу взятыми группами особей одного времени рождения. Это значит, что M.g. major характеризуется не только общей скоростью роста, но и относительно большим его постоянством, относительно меньшей зависимостью от сезонной смены условий среды.

Помеси по скорости роста занимают обычно промежуточное положение между родительскими формами. Ни одна из 21 помесных полевок, рост



Р и с. 27. Скорость роста Microtus gregalis gregalis (*1*) и Microtus gregalis major (*2*)

Р и с. 28. Скорость роста Microtus gregalis gregalis, родившихся в сентябре (*1*) и октябре следующего года (*2*)

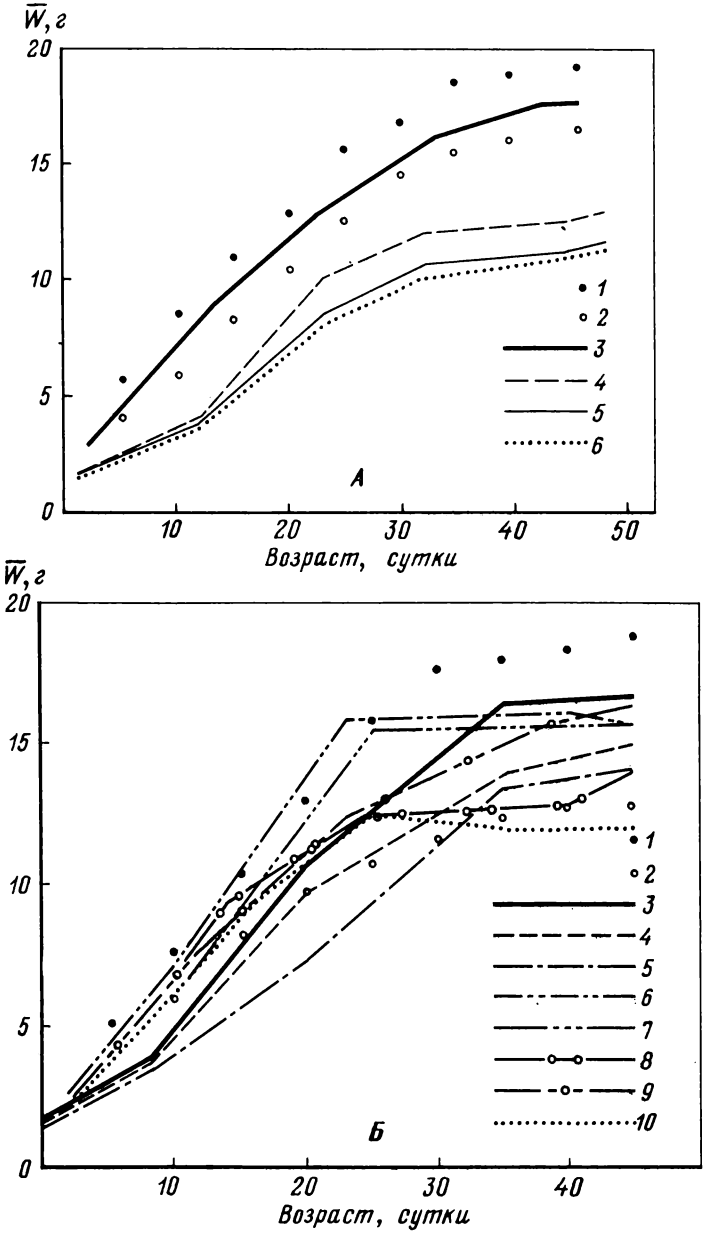


Р и с. 29. Скорость роста Microtus gregalis major (*1*) и Mircotus gregalis gregalis (*2*)

А — в июне; *Б* — в августе

которых в сопоставимых условиях удалось проследить в течение нескольких месяцев, не имела средней скорости роста животных северного подвида, родившихся в одном с ними месяце. Рис. 30, на котором нанесены средние исходные формы и конкретные данные, характеризующие скорость роста отдельных помесных животных, дает представление о скорости роста сравниваемых форм.

Очень важно отметить, что нередко помеси уступали в скорости роста не только M.g. major, но и M.g. gregalis. Сопоставление этих трех групп животных, родившихся в июне и августе, демонстрирует сказанное (рис. 30). Из диаграмм видно, что и помеси первого поколения и живот-



Р и с. 30. Скорость роста помесных животных, родившихся в разное время

А — в июне; *1* — Microtus gregalis major (n = 7); *2* — M. gregalis gregalis (n = 17); *3* — 42 ♂ M. g.g. × ♀ (♂ M.g.g. × M.g.m.); *4, 5,* 6 — ♂ (♂M.g.g. × ♀M.g.m.) × M.g.g. × × (*4* — 47*n*; *5* — 48*n*; *6* — 49*n*)

Б — в августе; *3, 4, 5* — ♂ M.g.m. × ♀ (♂ M.g.g × ♀ M.g.m.) (n = 75, 77, 79); *6* — ♂ M.g.g. × ♀ (♂ M.g.g × ♀ M.g.g.) (n = 60)); *7, 8* — ♂ M.g.m. × ♀ M.g.g (n = = 70, n = 71); *9* — ♂M.g.g. × ♀ (♂ M.g.g × ♀ M.g.m.) (n = 62); *10* — ♂ M.g.m. × × ♀ M.g.g. (n =69)

ные, полученные в результате обратного скрещивания, несколько уступали в скорости роста исходным формам.

Таким образом, наши наблюдения приводят к следующим выводам.

1. Microtus gregalis gregalis и M.g. major легко скрещиваются между собой и дают вполне жизнеспособное и плодовитое потомство. Это относится и к любому поколению помесей и любому варианту обратных скрещиваний. Однако никаких гетерозисных явлений у помесных особей обнаружить не удалось, а скорость их роста в ряде случаев даже ниже, чем скорость роста медленно растущей формы — M.g. gregalis.

2. По всем основным признакам, по которым сравниваемые подвиды отличаются наиболее резко, помеси занимают промежуточное положение. По тем признакам, по которым между ними наблюдается хиатус (окраска), помеси заполняют его.

3. Изменчивость окраски помесей лишь незначительно превышает изменчивость окраски родительских форм. Несмотря на это, диапазон изменчивости окраски у помесных животных таков, что захватывает крайние варианты исходных форм. Если бы ареалы M.g. gregalis и M.g. major соприкасались, такие крайние варианты, безусловно, могли бы быть приняты за "гибридов". Это, по-видимому, указывает не необходимость осторожности при определении так называемых гибридных популяций.

4. Неограниченная плодовитость во всех вариантах скрещиваний говорит о том, что M.g. gregalis и M.g. major — подвиды одного вида. Однако отсутствие гетерозиса у помесей и различная реакция на изменение условий существования указывают на то, что дивергенция этих подвидов зашла далеко и идет по пути их видового обособления.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛЕВКИ МИДДЕНДОРФА, СЕВЕРОСИБИРСКОЙ ПОЛЕВКИ И ИХ ГИБРИДОВ

Полевка Миддендорфа (Microtus middendorfi, Poljakov, 1881) и северосибирская полевка (M. hyperboreus, Vinogradov, 1933) — два, пожалуй, наиболее слабо изученных представителя северных Microtus. Точные границы распространения этих видов до сих пор не установлены, однако, по имеющимся данным, ареалы их в значительной степени совпадают. В пределах ареалов отмечены близкие нахождения обоих видов.

Если данные по экологии полевки Миддендорфа содержатся в работах немногих авторов [Флеров, 1933; Дунаева, Кучерук, 1941; Корзинкина, 1946; Шварц, 1959а; Шварц, Пястолова, 1971], то для северосибирской полевки они, по существу, исчерпываются работой В.Г. Кривошеева [1963]. Им отмечены, в частности, существенные различия в местообитаниях и питании этих видов. Вместе с тем ряд исследователей [Огнев, 1950; Бобринский, Кузнецов, Кузякин, 1965] отмечает их близость в систематическом отношении. Такое же предположение на основании изучения кариотипов этих полевок высказали Е.А. Ляпунова и В.Г. Кривошеев [1969].

На основании предварительных результатов проведенных нами экспериментальных исследований мы высказали предположение о том, что видовая самостоятельность этих форм сомнительна [Покровский, Криво-

шеев, Гилева, 1970]. В дальнейшем обоснованность этого предположения подтвердил кариологический анализ, проведенный Э.А. Гилевой [1972]. Проведенное в виварии детальное сравнительное изучение [Покровский, Васильева, Лобанова, 1975] северосибирской полевки и полевки Миддендорфа (Покровский и др., 1975) позволило, на наш взгляд, вынести окончательное суждение по этому вопросу.

Сравнительное изучение северосибирской полевки и полевки Миддендорфа было начато нами в экспериментальном виварии в январе 1969 г. В качестве исходного материала для создания лабораторной колонии были взяты пять самцов и четыре самки уральского подвида полевки Миддендорфа (M.m. ryphaeus, Heptner, 1948) с Ямала и две пары северосибирской полевки из района среднего течения р. Адыги (приток р. Яны). С начала работы по август 1970 г. было получено 160 пометов полевки Миддендорфа и 130 пометов северосибирской полевки. В ходе гибридологических экспериментов, начатых в июне 1969 г., было получено 97 пометов гибридов первого поколения и 106 — второго. Кроме того, в течение июля 1970 г. было получено 15 пометов гибридов третьего поколения для сравнительной оценки численности помета. Количество исследованного материала приводится в таблицах.

Наряду с изучением окраски, краниологических показателей и других, принимая во внимание высокую изменчивость третьего верхнего коренного зуба (M^3) у полевок группы Microtus, отмечавшуюся многими исследователями [Огнев, 1950; Stein, 1958; Башенина, 1966; Ангерманн, 1973; Zimmermann, 1958] у исходных форм и их гибридов, И.А. Васильева изучала изменчивость его жевательной поверхности. Выделение морфотипов M^3 проводилось несколько отлично от общепринятой методики [Rörig, Börner, 1905], в основе которой лежит различное количество входящих и выступающих углов на наружной и внутренней стороне зуба. Это направление изменчивости обозначено нами как складчатость [Большаков и др., 1973]. Кроме того, учитывалось количество петель эмали, а также различные варианты их объединения.

Размножение, гибридизация, развитие молодняка. И северосибирская полевка, и полевка Миддендорфа легко размножаются в виварии на обычном рационе и при обычных условиях содержания. Столь же легко размножаются как помесные, так и пары, сформированные из гибридов первого поколения. Об отсутствии каких-либо нарушений половой аттракции при гибридизации можно судить по времени, прошедшему от момента формирования пары до рождения первого помета. Этот показатель практически одинаков для исходных форм, обоих реципрокных вариантов помесных пар и гибридов и варьирует в пределах 24,4—25,2 дня. Любое сочетание исходных форм в помесных парах дает вполне плодовитое потомство как самцов, так и самок: в парах, от которых получены гибриды второго поколения, приблизительно одинаково представлены самцы и самки обоих вариантов.

Данные, характеризующие ход размножения и плодовитость всех форм в виварии, представлены в табл. 27. Можно видеть, что максимальная численность помета для полевки Миддендорфа составляет 11 детенышей, для северосибирской и гибридов обоих поколений — 12. Как для

Таблица 27

Изменение средней численности помета в течение года у M. middendorfi,

Форма	Показатель	Месяцы				
		I	II	III	IV	V
M. middendorfi	*n*	9	10	10	13	15
	M ± *m*	3,1 ± 0,11	4,5 ± 0,36	4,1 ± 0,46	5,2 ± 0,24	5,8 ± 0,37
	lim	1–5	2–6	2–6	4–7	4–9
M. hyperboreus	*n*	10	8	5	7	17
	M ±*m*	4,2 ± 0,74	4,9 ± 0,71	6,8	5,4 ± 0,57	6,3 ± 0,58
	lim	1–8	2–7	5–9	4–8	4–12
F_1	*n*	6	2	7	10	5
	M ±*m*	4,0 ± 0,75	3,5	5,1 ± 0,64	5,5 ± 0,53	6,0
	lim	2–6	3–4	4–7	4–9	3–9
F_2	*n*	7	8	11	14	12
	M ±*m*	3,4 ± 0,57	4,4 ± 0,49	4,8 ± 0,60	5,3 ± 0,37	7,0 ± 0,51
	lim	2–6	2–6	1–7	3–8	5–11
F_3	*n*					
	M ±*m*	–	–	–	–	–
	lim					

исходных форм, так и для гибридов характерна хорошо выраженная сезонная изменчивость численности помета, причем пик плодовитости во всех случаях приходится на июль—август.

Из-за неравноценности месячных выборок оказалось невозможным сравнить плодовитость разных групп непосредственно по средней численности помета в год. Поэтому мы вынуждены были рассчитать среднегодовую численность помета для каждой формы по среднемесячным значениям этого показателя. Для контроля результатов мы провели сравнительный анализ методом разностей (суммирование отклонений между сравниваемыми группами за каждый месяц).

Оказалось, что наиболее плодовита северосибирская полевка (M = 6,1), наименее — полевка Миддендорфа (M = 4,9). Гибриды по этому признаку значительно ближе к полевке Миддендорфа. Так, средняя численность помета гибридов первого поколения равна 5,1 детеныша, второго — 5,3. Анализ методом разностей полностью подтверждает этот вывод.

Для достаточно уверенного суждения о степени родства скрещиваемых форм существенное значение имеет получение как можно более полных данных о плодовитости (имея в виду численность помета) гибридов разных поколений. С этой целью, как уже упоминалось выше, в течение июля — месяца максимальной плодовитости, за который мы имеем достаточно представительные выборки по всем сравниваемым группам, — мы получили 15 пометов гибридов третьего поколения. Оказалось, что численность пометов гибридов всех поколений полностью совпала (M-7,7 детеныша) и, как и по среднегодовым значениям этого показателя, значительно приближается к этому показателю для полевки Миддендорфа.

Месяцы						
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
34	28	18	5	7	7	4
6,6 ± 0,24	7,5 ± 0,29	7,1 ± 0,46	4,0 ± 0,32	3,6 ± 0,57	4,0 ± 0,47	3,0
4–9	5–11	4–10	3–5	2–5	3–6	2–4
27	28	8	7	2	6	5
7,9 ± 0,34	8,5 ± 0,36	8,1 ± 0,82	6,7 ± 0,45	5,0	4,8 ± 0,82	4,6 ± 0,6
5–11	5–12	5–12	5–8	4–6	2–7	2–6
11	24	8	11	3	7	3
6,6 ± 0,47	7,7 ± 0,27	8,4 ± 0,72	4,5 ± 0,52	3,0	4,0 ± 0,71	3,3
5–9	5–10	5–12	3–8	2–4	2–7	3–4
19	11	11		3	7	3
7,2 ± 0,41	7,7 ± 0,65	7,5 ± 0,48	–	3,7	3,9 ± 0,72	4,0
5–11	5–12	5–10		3–4	2–6	3–5
	15					
–	7,7 ± 0,30	–	–	–	–	–
	6–10					

Следует, кроме того, обратить особое внимание на то обстоятельство, что сам годовой цикл изменений численности гибридных пометов имеет особенности, в большей степени сближающие их с полевкой Миддендорфа: резкое снижение в сентябре и заметно меньшая, чем у северосибирской полевки, численность пометов в осенне-зимние месяцы — период минимальной плодовитости.

Поскольку при вскрытии беременных самок как исходных форм из помесных пар, так и гибридных не обнаружено ни одного случая резорбции эмбрионов, можно утверждать, что при гибридизации не происходит видимых нарушений эмбрионального развития. Об этом косвенно свидетельствует и численность гибридных пометов, в ряде случаев совпадающая с максимальной для исходных форм.

Наблюдения за скоростью развития молодняка исходных форм и гибридов проводились на животных, родившихся в близкие сроки (в течение одного месяца). При этом фиксировался возраст проявления пяти наиболее легко определяемых признаков: отхождения ушных раковин, появления верхних и нижних резцов, прозревания и открывания слуховых проходов. Объем исследованных выборок и полученные результаты представлены в табл. 28; достоверность различий в возрасте проявления перечисленных выше признаков между формами — в табл. 29.

Оказалось, что по первому признаку (возраст отхождения ушных раковин) различия между полевкой Миддендорфа и северосибирской несущественны, по остальным четырем — вполне достоверны. Однако направленность их не совпадает: значение второго и третьего признаков (возраст прорезания резцов) выше у полевки Миддендорфа, четвертого

Таблица 28

Скорость развития полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов

Признак	Показатель	M. middendorfi (n=113)	M. hyperboreus (n=76)	F_1 (n = 93)	F_2 (n = 64)
Отхождение ушных раковин	$M \pm m$	3,34 ± 0,05	3,30 ± 0,086	3,24 ± 0,07	2,92 ± 0,05
	lim	2 — 4	2 — 4	2 — 4	2 — 4
Прорезались нижние резцы	$M \pm m$	5,41 ± 0,08	4,80 ± 0,10	5,24 ± 0,08	5,09 ± 0,07
	lim	4 — 7	3 — 6	4 — 7	4 — 6
Прорезались верхние резцы	$M \pm m$	6,50 ± 0,08	6,07 ± 0,09	6,38 ± 0,09	6,47 ± 0,07
	lim	5 — 8	5 — 7	5 — 8	5 — 7
Прозревание	$M \pm m$	8,39 ± 0,06	8,87 ± 0,08	8,73 ± 0,08	8,70 ± 0,09
	lim	7 — 10	8 — 10	7 — 10	7 — 11
Открылись слуховые проходы	$M \pm m$	10,75 ± 0,10	11,03 ± 0,09	10,86 ± 0,10	11,17 ± 0,10
	lim	9 — 12	10 — 12	9 — 11	9 — 13

Таблица 29

Достоверность различий в скорости проявления регистрируемых признаков между полевкой Миддендорфа, северосибирской полевкой и их помесями

Признак	M. middendorfi — M. hyperboreus	M. middendordi — F_1	M. hyperboreus F_1	M. middendorfi — F_2	M. hyperboreus — F_2	F_1—F_2
Отхождение ушных раковин	0,06	1,25	0,66	6,00	4,75	3,7
Прорезание нижних резцов	4,86	1,54	3,37	3,2	2,41	1,4
Прорезание верхних резцов	3,30	1,00	2,30	0,30	3,63	0,8
Прозревание	4,80	3,40	1,27	3,10	1,41	0,0
Открытие слуховых проходов	2,15	0,78	1,30	3,00	1,00	2,6

и пятого (прозревание и открытие слуховых проходов) — у северосибирской.

У гибридов смещение всех признаков по отношению к исходным формам различно. Так, отхождение ушных раковин происходит у них быстрее, чем у родительских форм, причем у гибридов первого поколения этот сдвиг статистически незначим, у второго вполне достоверен в обоих случаях. По возрасту проявления следующих трех признаков гибриды занимают промежуточное положение, однако по прорезанию

Таблица 30

Окраска полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов

Форма	Показатель	Белизна	Показатель оттенка
M. middendorfi	$M \pm m$	6,01 ± 0,142	149,06 ± 0,519
(n = 92)	lim	3,72 ± 10,13	135,93 — 165,57
M. hyperboreus	$M \pm m$	2,99 ± 0,077	125,14 ± 0,523
(n = 160)	lim	1,37 ± 6,59	103,09 — 140,66
F_1	$M \pm m$	4,71 ± 0,095	134,07 ± 0,687
(n = 152)	lim	1,78 ± 7,70	112,64 — 155,12
F_2	$M \pm m$	4,54 ± 0,216	128,93 ± 0,936
(n = 52)	lim	2,18 ± 8,40	110,02 — 147,15
M. middendorfi	$M \pm m$	4,79 ± 0,332	130,34 ± 1,786
(Тикси, n = 9)	lim	3,50 ± 6,72	122,89 — 140,57

Таблица 31

Достоверность различий окраски исследованных форм

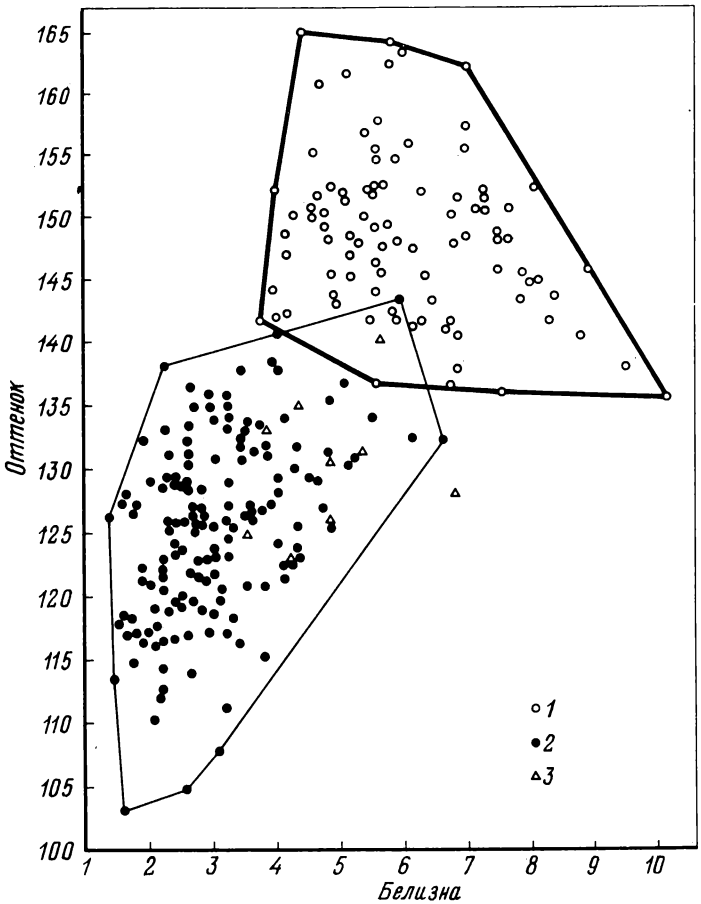
Сравниваемые формы	Белизна	Показатель оттенка
M. middendorfi— M. hyperboreus	13,25	32,45
M. middendorfi — F_1	7,51	17,55
M. middendorfi — F_2	5,70	27,92
M. hyperboreus — F_2	14,10	10,13
M. hyperboreus — F_2	6,77	4,83
$F_1 - F_2$	0,72	6,06
M. middendorfi— M. middendorfi	3,38	19,06
M. hyperboreus— M. middendorfi	5,28	5,10

резцов (нижних и верхних) сближаются с полевкой Миддендорфа, по прозреванию — с северосибирской. Слуховые проходы открываются у гибридов первого поколения в сроки, достоверно не отличающиеся от сроков у исходных форм, у второго — несколько выходят за пределы сроков северосибирской. Различия между гибридами достоверны лишь по возрасту отхождения ушных раковин и открывания слуховых проходов.

Поскольку значения крайних отклонений по каждому признаку для всех форм невелики, то, очевидно, различия средних возникают за счет сдвига модальных групп.

Полученные данные свидетельствуют, что и в начальный период постэмбрионального развития гибридизация не вызывает никаких нарушений.

Окраска. В диагнозах, проводимых С.И. Огневым [1950], дается описание окраски, из которого следует, что северосибирская полевка и полевка Миддендорфа довольно хорошо различаются по этому признаку.



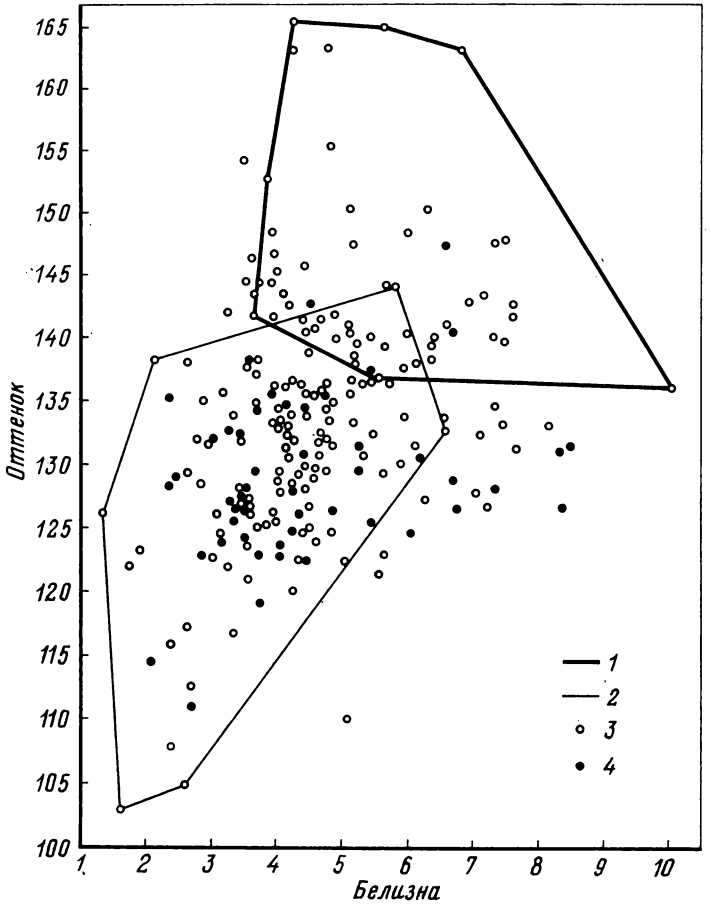
Р и с. 31. Колориметрическая характеристика окраски полевок

1 — Миддендорфа, *2* — северосибирской, *3* — Миддендорфа (Тикси)

У полевки Миддендорфа с Северного Урала и Ямала окраска спины "...довольно светлая, коричневато-рыжая, с большей или меньшей примесью темно-бурых волос". Окраска номинального подвида "...сероватобуроватая, с палевым оттенком. У некоторых особей с большей или меньшей примесью ржавого оттенка" (с. 236).

Для северосибирской полевки приводятся два типа окраски: первый — "интенсивно-черно-бурый", второй — "буроватый с палевым оттенком", причем, все описанные экземпляры этого вида добыты зимой.

Исходя из изложенного выше, мы сочли целесообразным провести сравнительное изучение окраски как исходных форм, так и их гибридов в обоих поколениях. Средние значения количественных характеристик окраски для каждой группы приводятся в табл. 30; достоверность различий по этим показателям между исходыми формами и гибридами показана в табл. 31.



Р и с. 32. Колориметрическая характеристика окраски гибридов. Пределы варьирования окраски

1 — полевки Миддендорфа, *2* — северосибирской, *3* — окраска F_1, *4* — окраска F_2

Как видно из приведенных данных, полевка Миддендорфа имеет значительно более светлую и насыщенную охристо-рыжими тонами окраску. Окраска гибридов — промежуточная между родительскими формами; однако более близкая к северосибирской окраске гибридов первого поколения у гибридов второго поколения еще более усиливается в том же направлении. Последнее, очевидно, следствие доминантности темной окраски.

Различия (табл. 31) между всеми группами абсолютно достоверны (кроме различия по белизне между F_1 и F_2) во всех случаях.

Рис. 31 и 32, на которых нанесены значения окраски для каждого измеренного экземпляра, наглядно показывают диапазон изменчивости этого признака как у исходных форм, так и у гибридов.

Несмотря на то, что исходным материалом для создания лабораторной колонии северосибирской полевки послужили, как уже упоминалось, две пары весьма однородных по окраске животных — очень темных, почти черных с буроватым оттенком, — их потомство в первом и последующих поколениях очень разнородно: от темных, подобно "основателям", до охристо-серых, неотличимых по окраске от полевки Миддендорфа.

На рис. 31 видно, что по окраске полевки Миддендорфа и северосибирская сливаются в непрерывный ряд, не образуя хиатуса. Правда, зона интерградации весьма незначительна, однако следует учитывать, что мы работали с уральским подвидом полевки Миддендорфа (M.m. ryphaeus), существенно отличающимся по окраске от номинального. 9 экз. полевки Миддендорфа номинального подвида (Тикси), измеренных нами, почти полностью размещаются на графике в диапазоне изменчивости северосибирской полевки, а по средним значениям занимают промежуточное положение между гибридами первого и второго поколений. Они статистически достоверно отличаются по обоим показателям как от северосибирской полевки, так и от M.m. ryphaeus из лабораторной колонии.

На рис. 32 нанесены характеристики окраски гибридов на фоне экспериментально установленных пределов варьирования окраски исходных форм. Как можно видеть, за пределы изменчивости родительских форм выходит 10,5% гибридов первого и 17,7% второго поколения, в основном в сторону посветления по сравнению с северосибирской полевкой. В то же время отмечается и явное смещение окраски гибридов в сторону северосибирской полевки: 27% гибридов первого поколения размещается в зоне изменчивости полевки Миддендорфа, 73% — в зоне северосибирской, гибридов второго поколения — соответственно 7,7 и 75%. В зоне интерградации исходных форм размещается 10,5% гибридов первого поколения.

Таким образом, различия в окраске между исследованными формами, хотя и вполне достоверные статистически, все же не выходят за пределы, известные для несомненных подвидов полевок, в частности номинального (M. gregalis gregalis) и северного (M.g. major) подвидов узкочерепной полевки. Следует, кроме того, учесть, что даже небольшая выборка полевки Миддендорфа номинального подвида позволяет с достаточной уверенностью говорить о его значительно большей близости по окраске к северосибирской полевке.

Краниологические показатели. Сопоставление абсолютных значений упоминавшихся выше краниологических характеристик исходных форм показало, что все они в значительной степени трансгрессируют. Более того: в шести случаях из восьми пределы варьирования этих показателей у северосибирской полевки полностью укладываются в пределы варьирования соответствующих признаков у полевки Миддендорфа (рис. 33). Исключение представляют лишь межглазничная ширина и длина мозговой части черепа. Пределы, так же, как и средние значения этих признаков, у северосибирской полевки сдвинуты в сторону бóльших абсолютных значений. Однако и здесь трансгрессия настолько

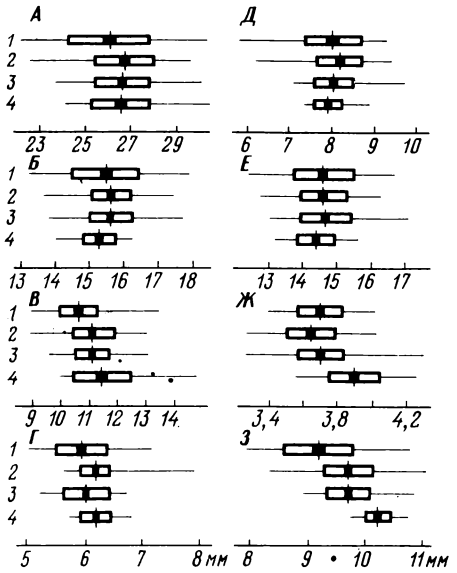


Рис. 33. Абсолютные размеры краниологических показателей

1 — полевка Миддендорфа, *4* — северосибирская полевка, *2* — Fe_1, *3* — F_2, *А* — кондилобазальная длина черепа; *Б* — длина лицевой части; *В* — длина мозговой части; *Г* — длина верхнего зубного ряда; *Д* — длина диастемы; *Е* — ширина скулы; *Ж* — межглазничная ширина; *З* — высота черепа на уровне слуховых барабанов

велика (табл. 32), что различия могут быть обнаружены лишь на больших сериях черепов.

По средним значениям всех узученных краниологических показателей различия между формами статистически достоверны. При сравнении зверьков I возрастной группы северосибирская полевка имеет несколько бóльшую кондилобазальную длину ($t = 2,1$), бóльшую длину мозговой части, зубного ряда, бóльшую межглазничную ширину и высоту черепа (см. табл. 32), что противоречит литературным данным [Огнев, 1950; Кривошеев, 1963] о ней как о форме с более мелким черепом. Несколько бóльшая скуловая ширина у полевки Миддендорфа, наоборот, совпадает с этими данными.

С возрастом различия между сравниваемыми формами по некоторым признакам (скуловая ширина, межглазничная ширина) сглаживаются; различия по кондилобазальной длине, напротив, заметно возрастают (табл. 33). Трансгрессия всех исследованных показателей сохраняется и во II возрастной группе, причем она настолько велика, что ни один из них не может быть использован в качестве диагностического признака для отнесения отдельного экземпляра к одной из форм.

Гибриды первого поколения по ряду признаков занимают промежуточное положение (высота черепа, длина мозговой части), по другим сближаются с одной из исходных форм (по скуловой ширине и длине диастемы — с полевками Миддендорфа, по кондилобазальной длине и длине зубного ряда — с северосибирской). Длина лицевой части гибридов достоверно больше, чем у обеих исходных форм. Межглазничный промежуток, наоборот, достоверно меньше, хотя разница в абсолютных значениях между этой группой и полевкой Миддендорфа очень невелика. Во II возрастной группе гибриды первого поколения по всем признакам, кроме высоты черепа, сохраняющей промежуточное значение, приближаются к северосибирской полевке. У гибридов второго поколения уменьшается длина зубного ряда и диастемы, несколько снижается длина лицевой части черепа, межглазничная ширина полностью совпадает с ее размером у полевки Миддендорфа.

Таблица 32

Абсолютные размеры черепа и его частей у полевок Миддендорфа и северосибирс-

Группа	Показатель	Кондилобазальная длина	Длина лицевой части черепа	Длина мозговой части черепа
Полевка Миддендорфа $n = 72$	$M \pm m$	22,10 – 30,65	13,15 – 18,05	8,95 – 12,65
	C	26,0 ± 0,21	15,40 ± 0,12	10,65 ± 0,09
		6,88	6,65	7,27
Северосибирская полевка $n = 62$	$M \pm m$	24,15 – 30,05	14,00 – 16,25	9,95 – 14,85
	C	26,55 ± 0,16	15,20 ± 0,06	11,35 ± 0,13
		4,77	3,18	9,27
Гибриды первого поколения $n = 180$	$M \pm m$	22,60 – 29,50	13,65 – 17,25	8,80 – 12,95
	C	26,75 ± 0,10	15,70 ± 0,05	11,05 ± 0,06
		4,74	4,36	6,91
Гибриды второго поколения $n = 170$	$M \pm m$	23,40 – 30,10	13,75 – 17,55	9,55 – 12,80
	C	26,65 ± 0,10	15,65 ± 0,05	11,05 ± 0,05
		4,65	4,50	5,45

Таблица 33

Абсолютные размеры черепа и его частей у полевок II возрастной группы

Форма	Признак	Кондилобазальная длина	Длина лицевой части черепа	Длина мозговой части черепа
Полевка Миддендорфа $n = 25$	lim	25,0 – 30,75	14,85 – 18,10	10,15 – 12,15
	$M \pm m$	27,7 ± 0,30	16,35 ± 0,17	11,30 ± 0,10
	C	5,38	5,15	4,59
Северосибирская полевка $n = 10$	lim	27,7 – 31,45	14,85 – 17,75	11,4 – 13,7
	$M \pm m$	29,1 ± 0,41	16,85 ± 0,31	12,25 ± 0,25
	C	4,40	5,88	6,42
Гибриды первого поколения $n = 45$	lim	25,3 – 32,0	15,1 – 18,6	10,20 – 13,60
	$M \pm m$	29,2 ± 0,23	17,15 ± 0,12	12,05 ± 0,12
	C	5,18	4,61	6,37

Различия между сравниваемыми формами по кондилобазальной длине черепа затрудняют оценку различий между ними по другим признакам, поскольку они могут быть коррелятивно связаны с изменением общих размеров черепа. Более удобны в этом отношении относительные размеры различных отделов черепа, отражающие различия в пропорциях.

Анализ индексов основных краниологических показателей позволяет установить своеобразие пропорций черепа у каждой из исследованных форм, значительно слабее проявляющееся при сопоставлении абсолютных величин. Прежде всего полевка Миддендорфа отличается досто-

кой и их гибридов I возрастной группы (в мм)

Длина зубного ряда верхней челюсти	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
5,00 – 7,14	5,85 – 9,30	12,35 – 16,70	3,40 – 4,00	7,90 – 10,85
5,95 ± 0,05	8,10 ± 0,09	14,70 ± 0,11	3,70 ± 0,02	9,2 ± 0,07
7,56	8,90	6,19	3,39	6,71
5,70 – 6,80	7,35 – 8,70	13,20 – 15,65	3,55 – 4,25	9,70 – 10,75
6,20 ± 0,03	7,95 ± 0,04	14,45 ± 0,07	3,90 ± 0,02	10,2 ± 0,03
3,81	3,65	3,64	3,86	2,21
5,65 – 7,85	5,25 – 9,35	12,80 – 16,50	3,25 – 4,00	8,30 – 10,60
6,20 ± 0,03	8,25 ± 0,04	14,70 ± 0,05	3,65 ± 0,01	9,70 ± 0,03
6,51	6,91	4,63	3,79	4,36
5,20 – 6,70	7,20 – 9,60	13,05 – 17,05	3,25 – 4,30	8,90 – 10,90
6,05 ± 0,02	8,10 ± 0,03	14,75 ± 0,06	3,70 ± 0,02	9,70 ± 0,03
4,59	5,49	5,02	5,25	3,82

Длина зубного ряда	Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
5,75 – 7,0	7,80 – 9,60	14,35 – 17,55	3,40 – 4,10	8,90 – 10,30
5,20 ± 0,07	8,65 ± 0,09	15,75 ± 0,17	3,75 ± 0,04	9,55 ± 0,07
5,23	5,39	5,27	4,84	3,80
6,15 – 7,70	8,10 – 9,60	15,0 – 17,7	3,55 – 4,05	10,0 – 11,05
6,70 ± 0,17	8,80 ± 0,16	15,95 ± 0,29	3,80 ± 0,05	10,60 ± 0,11
7,91	5,83	5,79	4,50	3,38
6,05 – 7,60	7,90 – 10,00	13,5 – 18,6	3,40 – 4,00	8,65 – 11,30
6,60 ± 0,05	9,05 ± 0,07	16,30 ± 0,17	3,70 ± 0,02	10,05 ± 0,09
5,31	5,24	7,07	3,66	5,95

верно бóльшим, чем северосибирская, индексом диастемы (табл. 34). Поскольку диастема связана положительной коррелятивной зависимостью с лицевой частью черепа, этот вид характеризуется и бóльшим индексом всего лицевого отдела. Более заметной при сопоставлении индексов становится и "широкоскулость" полевки Миддендорфа. Северосибирская полевка отличается достоверно бóльшим индексом мозговой части черепа, высоты черепа и межглазничной ширины.

С возрастом (табл. 35) различия по относительным показателям между сравниваемыми формами по ряду признаков сглаживаются. Вполь-

Таблица 34

Индексы краниологических признаков полевок Миддендорфа и северосибирской

Форма	Показатель	Лицевая часть черепа	Мозговая часть черепа	Длина зубного ряда
Полевка Миддендорфа $n = 72$	lim	56,98 – 61,60	38,40 – 43,02	21,61 – 24,63
	$M \pm m$	59,53 ± 0,19	40,53 ± 0,19	23,31 ± 0,12
	C	1,85	2,72	2,85
Северосибирская полевка $n = 62$	lim	58,58 – 58,80	41,20 – 49,92	20,30 – 25,09
	$M \pm m$	57,17 ± 0,33	42,93 ± 0,35	23,52 ± 0,19
	C	3,41	4,82	4,83
Гибриды первого поколения $n = 180$	lim	57,27 – 61,06	38,94 – 42,73	22,03 – 25,44
	$M \pm m$	59,94 ± 0,15	41,03 ± 0,15	23,72 ± 0,14
	C	1,50	2,19	3,41
Гибриды второго поколения $n = 170$	lim	53,86 – 61,49	38,51 – 46,14	20,7 –24,38
	$M \pm m$	58,63 ± 0,30	41,36 ± 0,31	22,83 ± 0,15
	C	3,09	4,39	3,84

Таблица 35

Индексы краниологических признаков у полевок II возрастной группы

Форма	Показатель	Лицевая часть черепа	Мозговая часть черепа	Длина зубного ряда
Полевка Миддендорфа $n = 25$	lim	56,51 – 60,82	39,18 – 43,86	19,19 – 24, 25
	$M \pm m$	59,11 ± 0,22	40,90 ± 0,24	22,43 ± 0,26
	C	1,89	2,97	5,86
Северосибирская полевка $n = 10$	lim	53,61 – 59,65	40,35 – 46,39	20,99 – 25,84
	$M \pm m$	57,83 ± 0,65	42,18 ± 0,65	22,99 ± 0,52
	C	3,57	4,90	7,22
Гибриды первого поколения $n = 45$	lim	55,17 – 60,62	39,38 – 44,83	21,09 – 24,60
	$M \pm m$	58,69 ± 0,18	41,30 ± 0,18	22,60 ± 0,12
	C	2,10	2,98	3,51

не достоверным остается больший индекс скуловой ширины у полевки Миддендорфа и высоты черепа у северосибирской.

Гибриды первого поколения занимают промежуточное положение по индексам длины мозговой части и высоты черепа, по индексам лицевой части и диастемы сближаются с полевкой Миддендорфа, а по индексам длины зубного ряда и скуловой ширины — с северосибирской. Индекс лицевой части черепа у гибридов первого поколения выше, чем у любой из исходных форм, однако различия с полевкой Миддендорфа статистически недостоверны. Индекс межглазничной ширины у гибридов первого поколения, наоборот, ниже, чем у исходных форм, но не отличается достоверно от такового у полевки Миддендорфа.

и их гибридов I возрастной группы (в %)

Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
30,06 – 32,65	54,70 – 59,92	12,82 – 15,83	33,15 – 37,8
31,20 ± 0,11	56,77 ± 0,21	14,46 ± 0,12	35,60 ± 0,19
1,98	2,19	4,97	3,12
27,12 – 32,08	48,92 – 58,03	12,98 – 16,63	34,28 – 41,58
29,79 ± 0,20	54,69 ± 0,37	15,01 ± 0,15	38,87 ± 0,29
3,95	3,95	5,77	4,46
29,76 – 31,91	53,64 – 58,44	11,89 – 16,45	33,08 – 39,82
31,11 ± 0,09	55,12 ± 0,19	14,06 ± 0,18	36,49 ± 0,27
1,64	2,07	7,70	4,39
28,81 – 32,46	52,26 – 58,95	12,29 – 15,29	34,48 – 39,38
30,45 ± 0,15	55,58 ± 0,27	13,63 ± 0,12	36,48 ± 0,20
2,86	2,86	5,21	3,20

Длина диастемы	Скуловая ширина	Межглазничная ширина	Высота черепа
29,26 – 32,73	55,30 – 58,91	12,36 – 14,67	32,8 – 36,93
31,23 ± 0,18	56,92 ± 0,19	13,50 ± 0,12	34,56 ± 0,21
2,89	1,65	4,44	3,10
28,67 – 32,01	53,38 – 55,96	12,12 – 14,44	35,14 – 38,87
30,30 ± 0,36	54,86 ± 0,28	13,08 ± 0,25	36,39 ± 0,40
3,77	1,61	6,07	3,51
28,81 – 32,79	52,75 – 63,48	11,38 – 15,81	29,83 – 37,87
30,92 ± 0,13	55,87 ± 0,36	12,68 ± 0,15	34,49 ± 0,27
2,91	4,34	1,00	1,82

Гибриды второго поколения по индексу лицевой части черепа занимают промежуточное положение между исходными формами, как и по большинству остальных показателей. Индекс межглазничного промежутка, несмотря на то, что его абсолютное значение совпадает с его значением у полевки Миддендорфа, остается заметно меньшим, чем у исходных форм.

Следует отметить, что пределы изменчивости индексов трансгрессируют столь же значительно, как и абсолютных показателей.

Чтобы установить, насколько различия в пропорциях черепа сравниваемых форм определяются различиями в относительной скорости роста, были рассчитаны уравнения аллометрического роста черепа по четырем

Таблица 36

Параметры аллометрических уравнений краниологических признаков полевок Миддендорфа, северосибирской и их гибридов

Признак	Показатель	Полевка Миддендорфа	Северосибирская полевка	Гибриды
Длина зубного ряда верхней челюсти	a	0,604±0,084	0,461±0,133	0,135±0,035
	b	0,828	1,367	4,017
Скуловая ширина	a	0,998±0,059	0,547±0,102	0,170±0,038
	b	0,568	2,403	8,416
Межглазничная ширина	a	0,238±0,095	−0,266±0,173	0,0003±0,086
	b	1,711	9,283	3,666
Высота черепа	a	0,744±0,073	0,302±1,184	0,124±0,035
	b	0,815	3,655	6,475

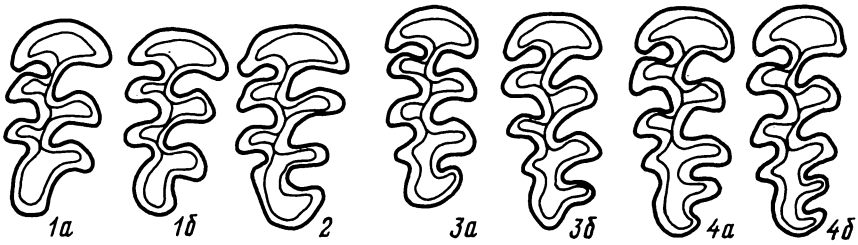
признакам: скуловой ширине, высоте черепа, длине зубного ряда и межглазничной ширине (табл. 36).

Оказалось, что северосибирская полевка и полевка Миддендорфа достоверно различаются по характеру относительного роста двух признаков — скуловой ширины и межглазничного промежутка. Для полевки Миддендорфа характерен почти изометрический рост скуловой ширины (a = 0,998), т.е. увеличение пропорционально увеличению общих размеров черепа. У северосибирской полевки рост скуловой ширины несколько отстает от кондилобазальной длины (a = 0,547). Таким образом, большая "широкоскулость" полевки Миддендорфа обусловлена большей относительной скоростью ее роста.

Выше уже отмечалось, что в I возрастной группе северосибирская полевка отличается как бо́льшим абсолютным значением, так и более высоким индексом межглазничного промежутка. Как показало изучение аллометрических зависимостей, у полевки Миддендорфа межглазничный промежуток при значительно замедленном относительном росте все-таки несколько увеличивается в абсолютных значениях (a = 0,238); для северосибирской полевки характерно не только отставание в росте, но и уменьшение абсолютных размеров. Это вполне согласуется с полученными данными:: во II возрастной группе сравниваемые формы уже не различаются по абсолютной величине межглазничного промежутка, а индекс его становится меньшим у северосибирской полевки (см. табл. 35).

В отношении двух других признаков — длины зубного ряда и высоты черепа (см. табл. 36) — недостоверность статистических различий позволяет лишь высказать предположение, что рост их идет в более быстром темпе у полевки Миддендорфа.

По полученным нами данным при гибридизации во всех четырех случаях происходит заметное снижение относительной скорости роста исследованных признаков. Создается впечатление, что с ростом кондилобазаль-



Р и с. 34. Изменчивость степени складчатости M^3 у полевок Миддендорфа и северосибирской

1а, 1б — f. simplex; *2* — f. typica; *3б* — f. duplicata; *4а, 4б* — f. variabilis

ной длины их абсолютные размеры практически не изменяются. Объясняется это тем, что все гибридные экземпляры имеют очень узкий возрастной диапазон (80—100 дней), тогда как для того, чтобы проследить изменение каких-либо параметров в процессе роста, нужна выборка в возрастном интервале минимум в несколько месяцев.

И з м е н ч и в о с т ь M^3. В систематике серых полевок большое значение имеет строение коренных зубов, в частности третьего верхнего коренного — M^3. В ряде работ [Stein, 1958; Zimmermann, 1958; Мартынова, 1963; Ангерманн, 1973] анализируется внутривидовая изменчивость структуры M^3. С этой точки зрения изучение изменчивости M^3 у сравниваемых форм приобретает особый интерес.

При изучении M^3 у северосибирской полевки и полевки Миддендорфа обращает на себя внимание чрезвычайная изменчивость его жевательной поверхности. Изменчивость проявляется, во-первых, в варьировании числа эмалевых петель, во-вторых, в числе входящих и выступающих углов на наружной и внутренней стороне зуба — складчатости. Кроме того, встречаются различные варианты объединения эмалевых петель.

Число эмалевых петель на всем просмотренном материале в целом варьирует от одной до шести. В исходном случае их пять [Огнев, 1950]. При уменьшении их числа два или несколько замкнутых пространств объединены в одно, в предельном случае жевательная поверхность зуба представлена одним общим сплошным пространством, контуры которого ограничены эмалью так, что оно не подразделяется на отдельные петли соответственно выступающим углам. Можно отметить также и противоположную тенденцию — к увеличению числа петель от исходного до шести. В этом случае последнее зубное поле подразделяется на два. При одинаковом числе эмалевых петель встречаются различные варианты их объединения.

По степени складчатости также наблюдается очень большое разнообразие (рис. 34). Если выделять самостоятельными классами все представленные на этом рисунке варианты, то в сочетании с различным числом эмалевых петель всего на изученном материале можно выделить 41 морфотип M^3. Такое число морфотипов затрудняет анализ, поэтому все переходные по степени складчатости формы были распределены в четыре класса, соответствующие четырем типам строения M^3 у Microtus arvalis,

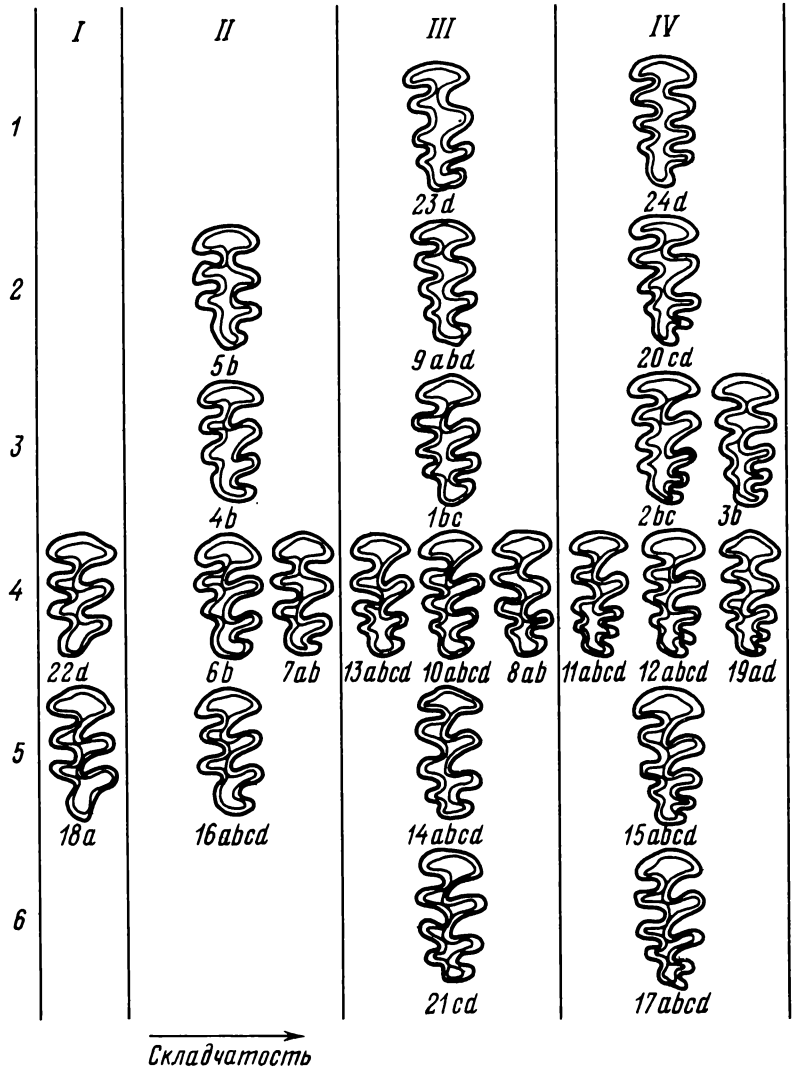
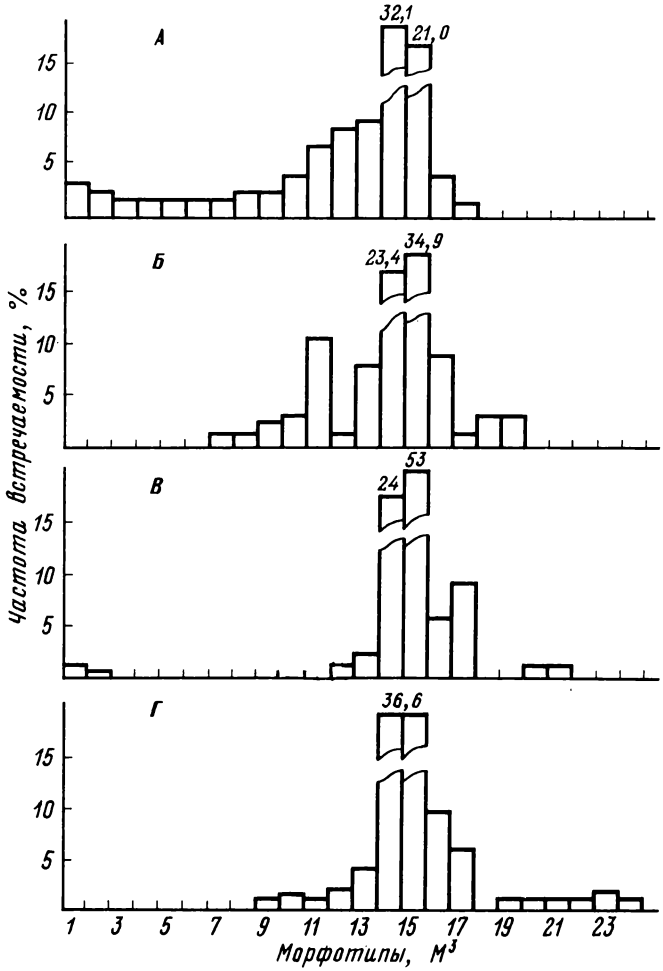


Рис. 35. Морфотипы M^3 у полевок Миддендорфа (*a*), северосибирской (*b*) и гибридов первого (*c*) и второго (*d*) поколений

I — f. simplex; *II* — f. typica; *III* — f. duplicata; *IV* — f. variabilis

по Реригу и Бернеру [Rörig, Börner, 1905], т.е. f. simplex, f. typica, f. duplicata и f. variabilis (см. рис. 34).

При таком подходе к анализу изменчивости M^3 всего на изученном материале было выделено 24 морфотипа M^3. Все выделенные морфотипы оказалось возможным расположить в двухмерную схему в соответствии с отмеченными выше направлениями изменчивости (рис. 35). Помещение конкретного морфотипа в конкретную графу производится в соответст-

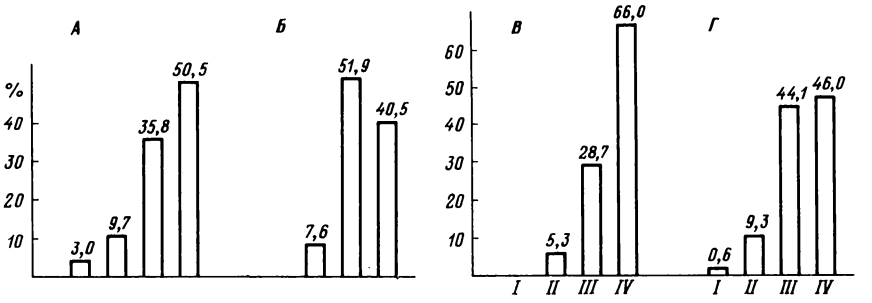


Р и с. 36. Частота встречаемости морфотипов M^3 у полевок северосибирской (*А*), Миддендорфа (*Б*) и гибридов первого (*В*) и второго (*Г*) поколений

вии со степенью складчатости, горизонтальные ряды соответствуют числу эмалевых петель. Гистограмма (рис. 36) показывает частоту встречаемости различных морфотипов M^3 у полевок Миддендорфа и северосибирской и двух поколений гибридов.

Можно видеть, что, хотя у каждой из исходных форм есть специфичные морфотипы M^3 (1—6 для северосибирской и 18—19 для полевки Миддендорфа), встречаются они довольно редко: к 11 общим морфотипам относится 94,2% экз. северосибирской полевки и 91,2% полевки Миддендорфа.

При гибридизации как в первом, так и во втором поколении преобладают морфотипы из числа общих для родительских форм; однако уже в первом поколении появляются морфотипы, которых не было у исходных



Р и с. 37. Частота встречаемости морфотипов M^3 с различной степенью складчатости у полевок

Миддендорфа (*А*), северосибирской (*Б*), гибридов первого (*В*) и второго поколений (*Г*)

I — f. simplex; *II* — f. typica; *III* — f. duplicata; *IV* — f. variabilis

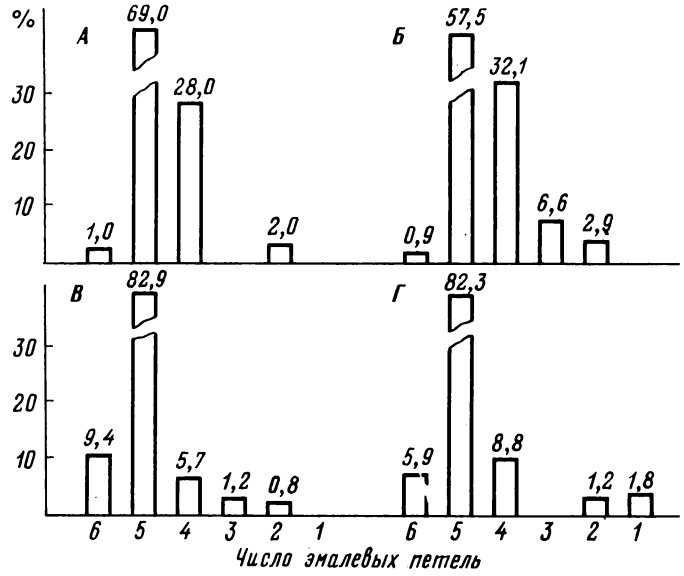
форм (20, 21). Они сохраняются и во втором поколении, где появляются, в свою очередь, еще три новых морфотипа (22–24).

Более детальное сравнение изменчивости M^3 у полевок Миддендорфа и северосибирской удобно провести по каждому из факторов (степень складчатости и число петель эмали) в отдельности.

Частоты встречаемости морфотипов M^3 различной степени складчатости у изученных групп полевок представлены в виде гистограмм (рис. 37). Необходимо отметить, что для обеих исходных форм характерно преобладание морфотипов с осложненной структурой, что уже отмечалось С.И. Огневым [1950]. Оказалось, что полевка Миддендорфа обладает более широким диапазоном изменчивости M^3 по степени складчатости. У нее представлены все формы f. simplex до f. variabilis, причем в количественном отношении чаще других встречается последняя. У северосибирской полевки на нашем материале f. simplex обнаружить не удалось. Имеется некоторая разница и в частотах. У северосибирской полевки в количественном отношении наиболее широко представлена f. duplicata. Огнев [1950] указывает на отсутствие f. simplex у обеих форм полевок. По нашим данным, f. simplex обнаружена только у полевки Миддендорфа, причем типично выражена только в 1 экз. Два других случая, отнесенные нами к f. simplex, до некоторой степени представляют собой переходную стадию к f. typica, но четвертый рубец на внутренней стороне выражен неявно.

В первом поколении гибридов f. simplex не проявилась.

Характер количественного распределения морфотипов по степени складчатости больше напоминает таковой у полевки Миддендорфа — f. variabilis также встречается чаще остальных. Второе поколение гибридов обнаруживает вновь некоторое расширение изменчивости по степени складчатости, выщепляется, хотя и в единственном экземпляре f. simplex. Такой характер наследования f. simplex согласуется с мнением, высказанным К. Циммерманом [Zimmermann, 1935] о том, что это рецессивная мутация. Преобладание f. variabilis во втором поколении становится



Р и с. 38. Распределение морфотипов M^3 по количеству эмалевых петель у полевок

А — Миддендорфа, *Б* — северосибирской, *В* — гибридов первого, *Г* — второго поколений

менее явным. Частоты f. duplicata и f. variabilis практически уравновешивают друг друга.

Распределение морфотипов по числу эмалевых петель у сравниваемых групп полевок также обнаруживает как сходные моменты, так и некоторое своеобразие (рис. 38). У обеих форм число петель эмали варьирует от двух до шести и по частоте встречаемости преобладают зубы с пятью и четырьмя эмалевыми петлями; однако у полевки Миддендорфа не было обнаружено ни одного морфотипа с тремя эмалевыми петлями. В первом поколении гибридов качественно картина не изменяется, но несколько уменьшается доля морфотипов с объединенными петлями. В основном имеются зубы исходного типа с пятью петлями эмали, встречаются также морфотипы с тремя эмалевыми петлями. Для второго поколения гибридов, с одной стороны, характерно расширение границ изменчивости числа эмалевых петель — появляются однопетельные зубы, которые не были отмечены ни у одной из родительских форм; с другой — гибриды второго поколения так же, как и полевка Миддендорфа, не имеют морфотипов с тремя эмалевыми петлями.

Изложенные материалы приводят к следующему заключению. Довольно значительные различия в плодовитости полевки Миддендорфа и северосибирской не превышают, однако, хронографической и географической изменчивости этого показателя для разных популяций многих видов полевок. Плодовитость помесных и гибридных пар не выходит за пределы этого показателя у исходных форм, но заметно приближается к одной из них — полевке Миддендорфа.

Отсутствие нарушений половой аттракции подтверждается очень близкими по значению сроками появления пометов после формирования пар во всех вариантах скрещивания. Гибридизация не вызывает ни снижения плодовитости (что подтверждается наблюдениями за гибридными пометами трех поколений), ни нарушения эмбрионального и постэмбрионального развития. Все это позволяет уверенно констатировать полное отсутствие генеративной изоляции между полевкой Миддендорфа и северосибирской полевкой.

Различия в окраске между северосибирской полевкой и полевкой Миддендорфа вполне достоверны по средним показателям, а зона интерградации очень невелика. Окраска номинального подвида значительно ближе к северосибирской полевке, чем уральского подвида, а по средним показателям достоверно отличается от обеих исследованных форм. Таким образом, зона интерградации значительно увеличивается за счет номинального подвида. Гибриды по окраске занимают промежуточное положение между родительскими формами и практически не отличаются от номинального подвида. Все сказанное выше позволяет нам утверждать, что различия по окраске между исследованными формами не выходят за пределы подвидовых, тем более что известны случаи значительно бóльших различий между несомненными подвидами [Шварц, Копеин, Покровский, 1960].

Статистически достоверные различия краниологических характеристик исследуемых форм невелики в абсолютном выражении и могут быть обнаружены лишь при сравнении значительных выборок; кроме того, лимиты всех признаков настолько трансгрессируют, что ни один из них не может иметь диагностического значения. Различия такого уровня обычны для подвидов. Гибриды по большинству признаков занимают промежуточное положение между исходными формами и лишь по двум выходят за их пределы (причем отклонения эти в значительной степени сглаживаются с возрастом). Это также приводит нас к убеждению, что различия между полевкой Миддендорфа и северосибирской не превышают подвидового ранга.

Сказанное в равной степени относится и к индексам краниологических показателей: вследствие значительной трансгрессии ни один из них не может быть использован в качестве диагностического.

Анализ изменчивости M^3 показывает, что хотя каждая из сравниваемых форм полевок имеет специфические морфотипы, более 90% каждой из них обладает общими морфотипами.

Новые морфотипы, появляющиеся у гибридов, распадаются на две группы. Первая — результат перекомбинации числа петель и степени складчатости (морфотипы 20, 21, 22) из "запаса изменчивости" родительских форм. Вторая связана с появлением нового типа жевательной поверхности (морфотипы 23, 24). Вместе с тем доля их настолько невелика, что не исключает возможности обнаружения их у исходных форм при увеличении выборки.

Нам неизвестны литературные источники, содержащие данные по изменчивости M^3 на внутривидовом уровне у этих форм. Однако высокий процент общих морфотипов и характер образования новых при гибри-

дизации подтверждает близкое сходство полевки Миддендорфа и северосибирской полевки.

Как уже говорилось, эта точка зрения подтверждается анализом кариотипов обеих форм [Гилева, 1972].

На основании всего изложенного выше мы пришли к убеждению, что полевка Миддендорфа и северосибирская полевка представляют подвиды одного вида — Microtus middendorfi Poljakov, 1881, включающего три подвида: Microtus middendorfi middendorfi Poljakov, 1881, Microtus middendorfi ryphaeus Heptner, 1948, Microtus middendorfi hyperboreus, Vinogradov, 1933.

ГИБРИДИЗАЦИЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИЗНАКОВ ОБЫКНОВЕННОЙ И ЗАКАСПИЙСКОЙ ПОЛЕВОК И ИХ ГИБРИДОВ

Исследования последних лет [Мейер, Орлов, 1971; Овчинникова, 1973; Малыгин, 1976] доказали видовую самостоятельность обыкновенной (Microtus arvalis Pall.) и закаспийской (M. transcaspicus Satun) полевок. В виварии Института экологии растений и животных УНЦ АН СССР Н.А. Овчинниковой [1973] при скрещивании самок закаспийской и самцов обыкновенной полевок (обе формы 54-хромосомные ilaeus и subarvalis) были получены жизнеспособные гибриды. Было сформировано 19 смешанных пар в двух реципрокных вариантах. Особи, из которых формировались пары, были половозрелыми. При формировании смешанных пар не отмечено враждебного отношения зверьков друг к другу.

Замечено, что обыкновенная и закаспийская полевки размножаются хорошо, самки приносят пометы каждый месяц, часто после рождения молодняка самка оплодотворяется снова. При гибридизации оказалось, что размножение этих полевок резко заторможено. В течение года из 10 самок обыкновенной полевки размножалось четыре, от которых получено шесть пометов. Среднее число детенышей в помете 2,1 (1—3). Из девяти самок закаспийской полевки размножались все, от них получено 17 пометов со средней численностью также 2,1 (1—4).

Сопоставление среднего числа эмбрионов с числом рождаемых детенышей позволяет заключить, что малая плодовитость и интенсивность размножения при гибридизации обусловлены полной или частичной резорбцией эмбрионов на разных стадиях развития.

Плодовитость гибридных особей проверялась скрещиванием с родительскими формами и между собой. Было сформировано 23 пары (шесть пар с гибридным самцом и 17 пар — с гибридной самкой). Взятые в пары животные родительских форм были проверены на половую активность. За срок, превышающий полгода, ни от одной пары не было получено ни одного помета. При вскрытии шести гибридных самцов обнаружены недоразвитые семенники, в мазках лишь у двух было небольшое число мертвых сперматозоидов. Придатки семенника были очень малы. У двух забитых гибридных самок матка была чистая, не увеличенная в размерах. Интересно изучение биологических особенностей полученных гибридов.

Таблица 37

Сравнительная характеристика морфологических особенностей полевок и их гиб-

Форма	Самцы					
	n	Вес тела, г	Длина, мм			
			тела, *L*	хвоста, *C*	ступни, *p*	*C/L*, %
Обыкновенная полевка	53	26,8±0,42	102,0±0,36	36,9±0,29	16,4±0,14	35,7±0,32
Закаспийская	35	44,0±0,45	116,0±0,40	39,5±0,30	19,7±0,14	34,34±0,31
Гибриды (самки закаспийской полевки)	7	59,1±4,13	129,0±4,54	45,0±1,43	21,0±0,00	34,40±1,25
Гибриды (самки обыкновенной полевки)	—	—	—	—	—	—

Таблица 37 (окончание)

Форма	Самцы						
	n	Вес тела, г	Вес относительно веса тела, %				
			сердца	печени	почки	надпочечника	семенника
Обыкновенная полевка	53	26,8±0,42	4,55±0,10	59,00±0,84	5,28±0,12	0,161±0,007	4,24±0,26
Закаспийская	35	44,0±0,13	4,00±0,13	90,00±1,47	5,81±0,19	0,212±0,042	3,19±0,17
Гибриды (самки закаспийской полевки)	7	59,1±4,13	4,20±0,18	137,3±12,12	6,73±0,29	0,140±0,015	1,44±0,06
Гибриды (самки обыкновенной полевки)	—	—	—	—	—	—	—

Скорость роста гибридов от самок закаспийской и самцов обыкновенной полевок выше, чем при обратном скрещивании. Гибридные самцы крупнее самой крупной из родительских форм (закаспийской полевки), гибридные самки занимают промежуточное положение.

Вес взрослых гибридных самцов, полученных от этого скрещивания, почти в течение всего года был выше веса самцов родительских форм.

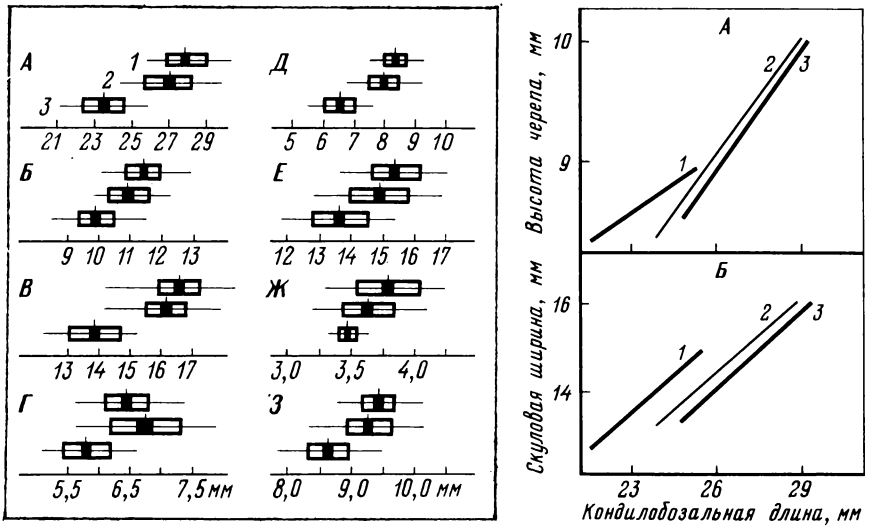
ридов

Самки					
n	Вес тела, г	Длина, мм			
		тела, *L*	хвоста, *C*	ступни, *p*	*C/L*, %
40	18,9±0,28	94,2±0,43	33,8±0,34	15,5±0,13	36,0±0,40
38	38,0±0,83	110,9±0,48	36,4±0,23	18,7±0,18	33,30±0,8
14	40,0±1,45	113,0±1,02	40,0±0,66	19,4±0,20	33,10±0,84
1	15,8	92,0	37,0	16,0	40,2

Самки					
n	Вес тела, г	Вес относительно веса тела, %			
		сердца	печени	почки	надпочечника
40	18,9±0,28	5,58±0,20	67,00±1,10	6,07±0,17	0,380±0,053
38	58,0±0,83	4,14±1,10	81,83±0,37	5,94±0,16	0,400±0,024
14	40,0±1,45	4,83±0,18	57,50±1,82	6,30±0,25	0,411±0,029
1	15,8	7,47	53,80	7,91	0,443

Рост гибридов, полученных от самок обыкновенной и самцов закаспийской полевок, сильно замедлен и практически заканчивается к месячному возрасту.

При сопоставлении морфологических и морфофизиологических показателей гибридов и родительских форм (табл. 37) обнаруживаются резкие различия. Гибриды имеют бо́льшую длину тела, хвоста и ступни,



Р и с. 39. Абсолютные размеры черепа и его частей у двух видов полевок и их гибридов

А — кондилобазальная длина черепа; *Б* — длина мозговой части черепа; *В* — длина лицевой части черепа; *Г* — длина зубного ряда; *Д* — длина диастемы; *Е* — скуловая ширина; *Ж* — межглазничная ширина; *З* — высота черепа; *1* — закаспийская полевка; *2* — гибрид обыкновенной и закаспийской полевок; *3* — обыкновенная полевка

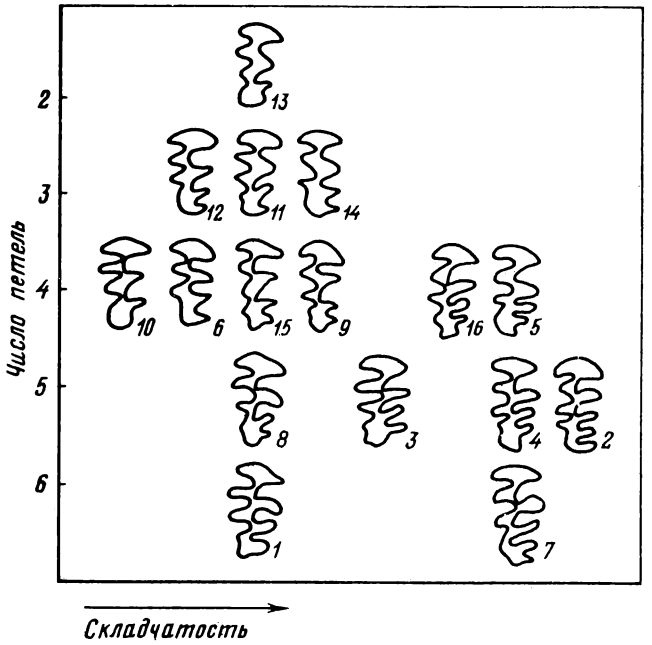
Р и с. 40. Характер аллометрического роста высоты черепа (*А*) и скуловой ширины (*Б*) обыкновенной (*1*), закаспийской (*3*) полевок и их гибридов (*2*)

чем родительские формы. Особенно резко это выражено у самцов. Гибридные самки лишь по относительному весу печени резко отличаются от исходных форм (у них он значительно меньше), по относительному весу сердца занимают промежуточное положение, а по индексу почки достоверно не отличаются.

Гибридные самцы по относительному весу сердце занимают промежуточное положение между обыкновенной и закаспийской полевками. Относительный вес надпочечников у них близок к весу этого органа у обыкновенной полевки.

Наибольшие отличия между гибридными самцами и самцами исходных форм отмечены по относительному весу печени. Из 12 исследованных в виварии видов закаспийская полевка обладает наибольшим абсолютным и относительным весом печени. Однако у гибридных самцов относительный вес печени значительно выше, чем у закаспийской полевки. Гибридные самки, полученные от самок обыкновенных полевок и самцов закаспийских, имеют еще больший относительный вес сердца и почки, чем родительские формы.

По окраске гибриды ближе к особям закаспийской полевки (белизна 5,13±0,15). Что касается показателя оттенка, то окраска гибридов еще в большей степени насыщена охристо-рыжими тонами (140,0±1,41%).



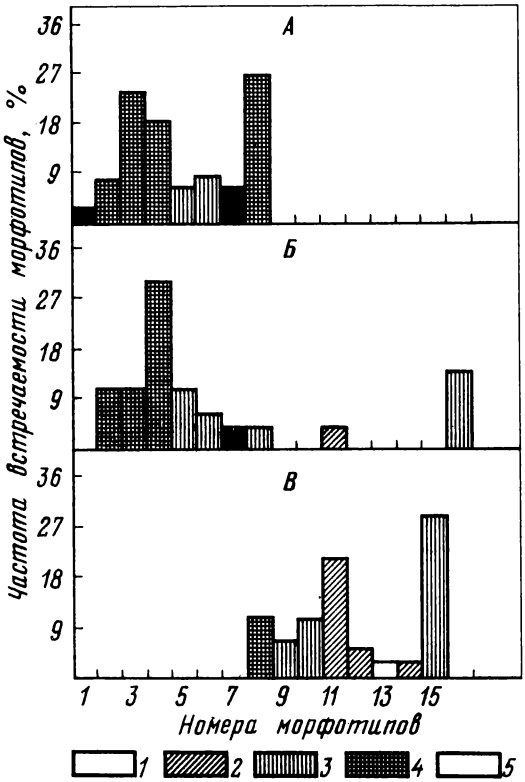
Р и с. 41. Изменчивость строения M^3 двух видов полевок и их гибридов. Цифры у рисунков зубов обозначают номера морфотипов

Так же, как и у родительских форм, окраска гибридов варьирует очень сильно: белизна — от 4,12 до 6,60, показатель оттенка — от 123,8 до 152,8%.

Так как морфологические различия между указанными формами выражаются в значительной степени и в краниологических признаках, представляло несомненный интерес изучение последних у гибридных особей как для практической работы систематиков, так и для решения вопроса о филогенетических связях между видами. Для выявления характера изменчивости краниологических признаков нами [Большаков, Васильева, Васильев, 1973] использована виварная коллекция черепов (57 экз. закаспийской, 34 обыкновенной полевок, 29 гибридов) животных одного возраста.

Результаты статистической обработки данных восьми промеров черепа, представленные в виде диаграммы (рис. 39), показывают, что абсолютные размеры черепа и его частей у закаспийской полевки достоверно больше, чем у обыкновенной. Гибриды по всем средним значениям показателей (за исключением длины зубного ряда) занимают промежуточное положение, причем наблюдается смещение в сторону значений, характерных для закаспийской полевки. Показатели длины зубного ряда у гибридов больше, чем у обеих родительских форм, — имеет место своеобразный гетерозис.

При сравнении изменчивости указанных краниологических признаков по коэффициентам вариации (C_v) установлены достоверные различия



Р и с. 42. Частота встречаемости морфотипов строения M^3 закаспийской (*А*), обыкновенной (*Б*) полевок и их гибридов (*В*). Номера морфотипов те же, что на рис. 41; *1* — 2 петли, *2* — 3 петли, *3* — 4 петли, *4* — 5 петель, *5* — 6 петель эмали

между видами по кондилобазальной длине черепа, длине лицевой части, диастеме и ширине межглазничного промежутка.

Так, изменчивость диастемы и лицевой части у закаспийской полевке ниже, а межглазничного промежутка и кондилобазальной длины черепа выше, чем у обыкновенной полевки. Гибриды, как правило, проявляют бо́льшую изменчивость, чем обе исходные формы.

Изучение характера аллометрического роста скуловой ширины и высоты черепа (на уровне слуховых барабанов) по отношению к кондилобазальной длине черепа у полевок позволило установить, что аллометрические показатели первого признака близки у обоих видов и различия между ними статистически недостоверны. Для обоих видов полевок характерен почти изометрический рост скуловой ширины по отношению к кондилобазальной длине — пропорции в онтогенезе меняются очень незначительно. На графике (рис. 40) это отражается в сходном наклоне линий регрессии к оси абсцисс. Гибриды по характеру аллометрического роста скуловой ширины принципиально не отличаются от родительских форм. По аллометрическому росту высоты черепа по отношению к кон-

дилобазальной длине закаспийская полевка имеет четкие отличия от обыкновенной. Аллометрический показатель у этого вида достоверно выше (t = 3,8), чем у обыкновенной, т.е. темпы роста высоты черепа закаспийской полевки сравнительно больше. Гибриды по характеру аллометрического роста этого признака показывают значительное сходство с закаспийской полевкой и четко отличаются от обыкновенной полевки.

Особенности строения M^3 — признак, имеющий большое значение в систематике группы. Как и следовало ожидать, у обоих видов он оказался достаточно вариабельным, однако по частоте встречаемости отдельных морфотипов наблюдаются заметные отличия. Сравнение велось преимущественно по двум признакам: число эмалевых петель и число выступающих зубцов ("складчатость"). Из рис. 41 и 42 следует, что у изученных полевок общим вариантом строения M^3 является морфотип 8 (пять эмалевых петель, четыре внутренних и три наружных выступающих зубца — форма "typica" для M. arvalis). Однако если для закаспийской полевки характерна тенденция к усложнению M^3 за счет появления нового выступающего зубца на внутренней поверхности зуба и увеличения числа петель до шести (морфотипы, 1, 2, 7 и др. — см. рис. 41), то у обыкновенной полевки наблюдается слияние петель, появление формы "simplex" и т.д. Гибриды по характеру изменчивости M^3 ближе к закаспийской полевке, с обыкновенной полевкой у них лишь два общих морфотипа (8 и 11). Важно отметить, что у гибридных особей в строении M^3 появился особый, характерный только для них тип (5).

Таким образом, характер изменчивости краниологических признаков обыкновенной и закаспийской полевок говорит о существенных различиях между ними и свидетельствует об их видовой самостоятельности. Изменчивость межвидовых гибридов идет преимущественно по типу закаспийской полевки, однако наблюдается большее разнообразие изменчивости отдельных признаков. На основании изучения кариотипов ряда видов Microtus [Мейер и др., 1972] было высказано предположение о происхождении обыкновенной полевки от группы закаспийской полевки (ilaeus и transcaspicus). Материалы Н.А. Овчинниковой [1973] по гибридизации и наши материалы о характере изменчивости краниологических признаков этих форм могут быть также истолкованы в пользу этой гипотезы.

ГИБРИДИЗАЦИЯ И ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СПЕЦИФИКИ ПАМИРСКОЙ И АРЧЕВОЙ ПОЛЕВОК

Памирская полевка — Microtus (Phaiomys) juldaschi Severzov, 1879 — была кратко описана Н.А. Северцовым по нескольким экземплярам из окрестностей оз. Каракуль на Памире. Более полно ее описал Б.С. Виноградов [Виноградов и др., 1935]. Он использовал типы Северцова и 7 экз., собранных на Памире (озера Рангкуль, Каракуль, р. Кокуйбель). Арчевая полевка — Microtus (Phaiomys) carruthersi Thomas, 1909, была описана по 2 экз. с Гиссарского хребта. Виноградов [Виног-

радов и др., 1935] предположительно отнес ее к группе Phaiomys. В своем описании M. juldaschi он указывал на близость арчевой и памирской полевок. По его мнению, они характеризуются во многом сходной зубной системой, но отличаются окраской меха, размерами тела и черепа и степенью развития гребней на крыше черепа. Морфологическое сходство этих двух видов и вероятность их объединения отмечал А.Г. Банников [1960].

Памирская и арчевая полевки характеризуются невысокой плодовитостью (Большаков и др., 1969). По нашим материалам, у памирской полевки число эмбрионов у одной самки в среднем составляет 4,2±0,3 (от трех до шести эмбрионов); у арчевой полевки несколько меньше — в среднем 3,2±0,3 (от двух до четырех эмбрионов). В августе популяции обеих форм полевок состоят из трех групп, отличающихся весом и размерами тела и наличием или отсутствием тимуса. Это — взрослые зимовавшие зверьки, молодые полевки первых пометов и сеголетки вторых и поздних первых выводков. Большинство сеголеток, даже относящихся к первым пометам, не вступает в размножение в год рождения.

Очевидно, в характере размножения арчевой и памирской полевок нет существенных отличий. Характерная для них невысокая плодовитость — свойство большинства видов горных грызунов [Большаков, 1967, 1972; Большаков, Покровский, 1967]. Она проявляется в основном в малых размерах выводков и в сравнительно позднем созревании молодых. Кроме того, число пометов также иногда бывает сокращенным. Правда, по данным Г.С. Давыдова [1964], у арчевой полевки наблюдаются определенные изменения показателей размножения в зависимости от высотной поясности.

В 1967 г. в виварий были доставлены четыре пары памирской полевки и восемь пар арчевой. Животные были отловлены: памирские полевки — из окрестностей пос. Чечекты на Памире, арчевые — из Майхуринского ущелья Гиссарского хребта. В 1972 г. привезены арчевые полевки из заповедника "Аксу-Джабаглы" (Чимкентская обл.), а в 1974 г. — памирские из района оз. Каракуль и в 1975 г. — арчевые с Туркестанского хребта. Ниже приводятся результаты гибридизации памирской и арчевой полевок из первых двух районов.

Наблюдения по размножению обеих форм показали, что плодовитость памирской и арчевой полевок в лабораторных условиях (табл. 38) близка к плодовитости в природе. Она относительно невысока и не имеет четко выраженной сезонной изменчивости (табл. 39). Несмотря на то, что разница в среднегодовой численности помета между сравниваемыми формами невелика, она близка к достоверной (табл. 40).

При гибридизации установлена полная плодовитость помесных пар в любых комбинациях. Полностью плодовиты и гибридные животные. При вскрытии трех самок памирской и четырех арчевой полевки, беременных помесными пометами, а также 11 беременных гибридных самок ни разу не отмечено нарушений нормального развития эмбрионов. Материал, полученный нами по размножению гибридов второго поколения (всего восемь пометов, родившихся в разные сроки), не позволяет вывести обоснованного заключения о численности помета, но вполне

Таблица 38

Размножение памирской и арчевой полевок и их гибридов в виварии

Группа	Размножалось пар	Получено пометов	Время от формирования пары до рождения помета, дни	Время между пометами, дни	Средняя численность помета	lim
Памирская полевка	41	124	33,5	26,9	3,44	1–7
Арчевая полевка	36	119	31,1	30,1	3,63	2–7
Самка памирской х х самец арчевой	10	25	32,2	29,4	3,20	1–6
Самка арчевой х самец памирской	7	31	25,7	32,3	3,42	1–5
Всего в помесных пометах	17	56	29,4	31,3	3,32	1–6
Гибриды	23	56	32,8	26,8	3,37	2–6

достаточен, чтобы констатировать их полную плодовитость. При формировании помесных пар не отмечено признаков нарушения половой аттракции. Более того, в нескольких случаях было зарегистрировано спаривание в течение первого часа после подсадки самца к самке. Отсутствие нарушений половой аттракции подтверждается также и тем, что средние сроки рождения первых пометов после формирования пары и промежуток между последующими пометами близки для всех вариантов скрещивания (см. табл. 38).

Несомненный интерес представляет сравнение плодовитости исходных форм, помесных пар и гибридов. Вследствие неравноценности месячных выборок и относительно небольшого объема материала по помесным пометам и размножению гибридных животных, оказалось невозможным сравнить этот показатель по сезонам. Поэтому, учитывая сравнительно небольшую вариабельность среднемесячной численности помета и отсутствие ее хорошо выраженной сезонной изменчивости, мы сочли возможным провести сравнение по среднегодовой численности помета (см. табл. 40). Близки к достоверным также различия между арчевой полевкой и почти всеми остальными вариантами. По плодовитости памирская полевка от помесных и гибридных вариантов скрещивания не отличается. Несмотря на то, что различия в плодовитости памирской и арчевой полевок в лабораторных условиях близки к достоверным, эти различия значительно меньше тех, которые известны для разных природных популяций одной и той же формы [Большаков, Покровский, 1969].

Как уже упоминалось, гибридизация происходит чрезвычайно легко, без нарушения половой аттракции. Это подтверждается не только непосредственными наблюдениями за поведением животных, но и близ-

Таблица 39

Численность помета по месяцам

Группа	Показатель	Месяцы				
		I	II	III	IV	V
Памирская	*n*	12	19	19	13	12
	M ± *m*	3,0±0,214	3,1±0,195	4,3±0,243	3,8±0,302	3,9±0,288
Арчевая	*n*	12	21	17	15	17
	M ± *m*	4,1±0,416	3,8±0,194	3,9±0,265	3,6±0,248	3,7±0,239
Гибридные пары (арчевая х х памирская)	*n*	6	5	6	3	8
	M ± *m*	3,3±0,558	2,8±0,582	3,3±0,422	3,3±0,289	3,4±0,184
Гибриды	*n*	2	5	15	9	8
	M ± *m*	3,0	3,4±0,399	3,2±0,200	3,7±0,333	4,0±0,443

кими по значению сроками появления пометов после формирования пар в "чистых" и помесных вариантах скрещивания.

Все изложеннное позволяет говорить об отсутствии генеративной изоляции между сравниваемыми формами.

Следует напомнить, что изучение биологической специфики близких форм в условиях вивария имеет важное преимущество по сравнению с подобными работами в природных условиях. Сходные условия содержания близких форм в виварии дают возможность оценить их специфическую реакцию на одни и те же факторы среды, уловить те необходимые эволюционные приобретения, которые материализуют микроэволюционный процесс [Шварц, 1966, 1969]. Даже незначительное изменение морфологических и морфофизиологических показателей у сравниваемых форм, проявляющееся как специфичная реакция на одинаковый фон условий, могут указывать на степень их внутривидовой дифференциации.

Попробуем проиллюстрировать это на нашем примере. Авторы всех статей и определителей [Виноградов и др., 1935; Виноградов, Громов, 1952; Громов, 1963, и др.] указывают на значительные различия в окраске памирской и арчевой полевок. По всем описаниям арчевая полевка отличается более темной окраской.

Имея в своем распоряжении серии шкурок этих форм как из природных популяций, так и из лабораторной колонии, мы провели детальное изучение окраски. Исследовались диапазон изменчивости, направление изменений окраски в лабораторных условиях, а также окраски помесей по сравнению с исходными формами. Сравнительно небольшая выборка из природных популяций памирской и арчевой полевок позволяет констатировать вполне достоверные различия между ними по белизне (табл. 41, рис. 43, *А*). Арчевая полевка отличалась более темной

Месяцы						
VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
10			6	16	12	5
3,9±0,406	–	–	2,2±0,308	3,3±0,250	3,2±0,271	2,6±0,320
11			2	10	7	7
4,6±0,411	–	–	3,5	3,0±0,299	2,6±0,296	3,0±0,308
7	–	–	4	7	5	5
4,1±0,427	–	–	2,5±0,500	3,3±0,410	2,6±0,509	3,8±0,200
8	–	–	4	1	4	
3,9±0,296	–	–	2,8±0,255	3,0	2,0	

окраской (меньшей белизной), что соответствует описаниям, приводимым в литературе. Однако даже при столь небольшом числе исследованных особей в зону интерградации попадает 41% памирских и 23% арчевых полевок, более трети всех животных в выборке. Отличия в показателе оттенка между этими группами недостоверны. Различия по средним характеристикам окраски сохраняются у памирской и арчевой полевок и при разведении их в виварии. Они достоверны и по белизне и по показателю оттенка. Однако при сравнении особей из лабораторной колонии (рис. 43, *Б*) в зону интерградации попадает уже 64% памирских и 71% арчевых полевок. Содержание в неволе вызвало резкий сдвиг в окраске как у памирской, так и у арчевой полевки по сравнению с животными из природных популяций. Обе формы становятся светлее, а интенсивность рыжих тонов в окраске повышается. Нужно отметить, что изменения эти произошли очень быстро — зверьки содержались в виварии всего полтора года. Заслуживает внимания еще одно обстоятельство: у группы полевок, взятых из природных популяций ("основатели" лабораторной колонии), за девять месяцев содержания в неволе средние показатели окраски сместились по отношению к окраске природных популяций еще более значительно, чем у родившихся и выросших в виварии (рис. 44).

Анализ графика позволяет констатировать, что, несмотря на быстрые и хорошо выраженные изменения окраски, происходящие при содержании полевок в неволе, сдвиги эти идут, во-первых, в одном направлении (посветление, порыжение) и, во-вторых, различия между формами сохраняются и не проявляют тенденции к сближению.

Гибриды (см. табл. 41) занимают промежуточное положение между исходными формами, достоверно отличаясь от них по белизне. По показателю оттенка различия достоверны при сравнении гибридов с памирской

Таблица 40

Достоверность различий в плодовитости памирской и арчевой полевок и их гибридов

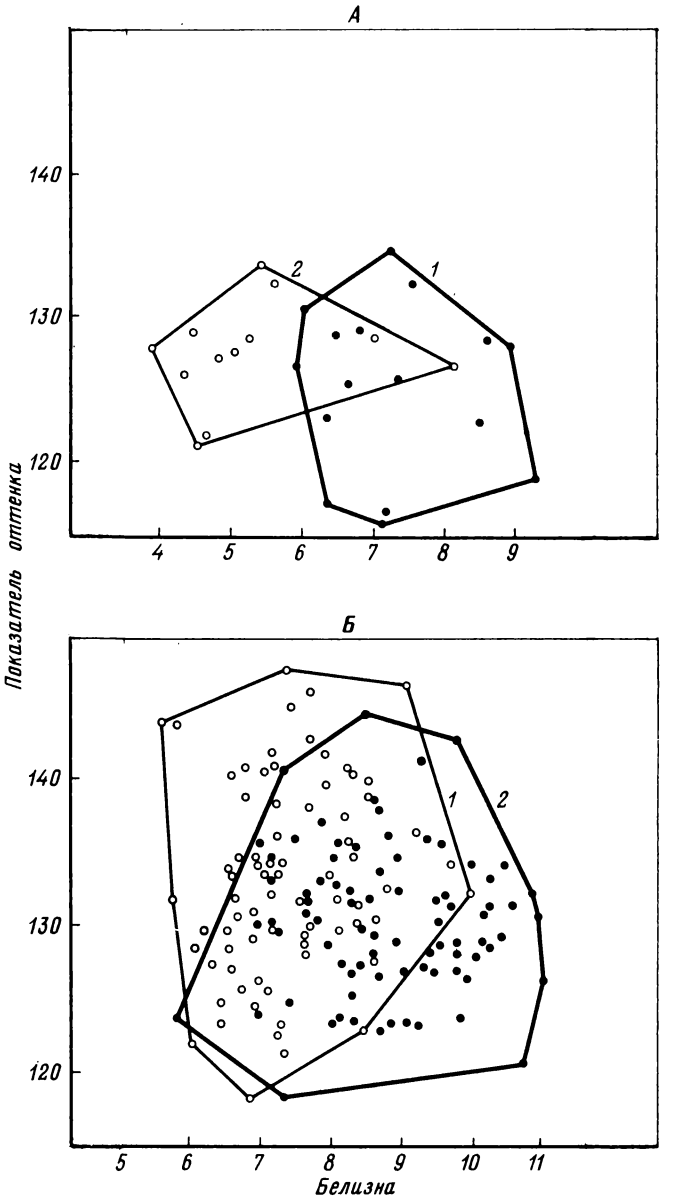
Сравниваемые группы	Величина критерия t	Достоверность различий P, %
Памирская — арчевая	1,82	96,6
Памирская — помесные пары (от самки памирской)	0,95	82,9
Памирская — помесные пары (от самки арчевой)	0,104	54,1
Памирская — помесные пары*	0,702	75,9
Памирская — гибриды	0,433	66,7
Арчевая — помесные пары (от самки памирской)	1,98	97,6
Арчевая — помесные пары (от самки арчевой)	1,41	92,1
Арчевая — помесные пары*	2,08	98,1
Арчевая — гибриды	1,93	97,3

*Среднее по двум вариантам.

Таблица 41

Колориметрическая характеристика памирской и арчевой полевок и их гибридов

Группа	n	Белизна	Коэффициент вариации белизны, C_v, %	Показатель оттенка	Коэффициент вариации показателя оттенка C_v, %
Памирская (природная популяция)	17	7,28±0,248	14,01	125,59±1,386	4,55
Арчевая (природная популяция)	13	5,33±0,329	22,27	127,89±0,994	2,89
Памирская (виварий)	81	8,78±0,120	12,27	130,52±0,534	3,69
Арчевая (виварий)	80	7,36±0,099	11,97	133,19±0,730	4,90
Гибриды F_1	46	8,00±0,160	13,58	132,39±0,560	2,87
Гибриды F_2	42	7,97±0,157	13,86	131,79±0,730	3,76
Памирская полевка (виварий, "основатели")	7	9,65±0,676	18,54	132,63±1,759	3,51
Арчевая (виварий, "основатели")	11	8,08±0,534	22,85	139,33±2,711	6,74



Р и с. 43. Варьирование окраски полевок

А — природные популяции

1 — памирская полевка (n = 12); *2* — арчевая (n = 13); *Б* — лабораторная колония; *1* — памирская (n = 81); *2* — арчевая (n = 80)

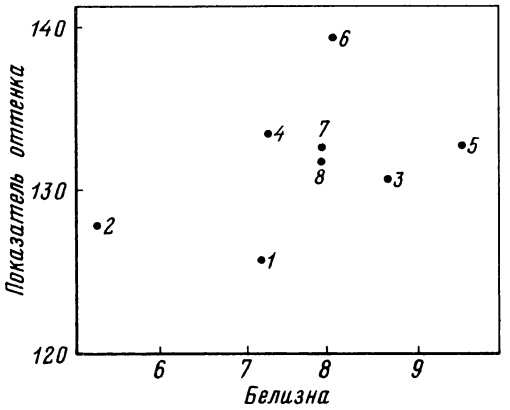


Рис. 44. Средние характеристики окраски памирской и арчевой полевок и их гибридов

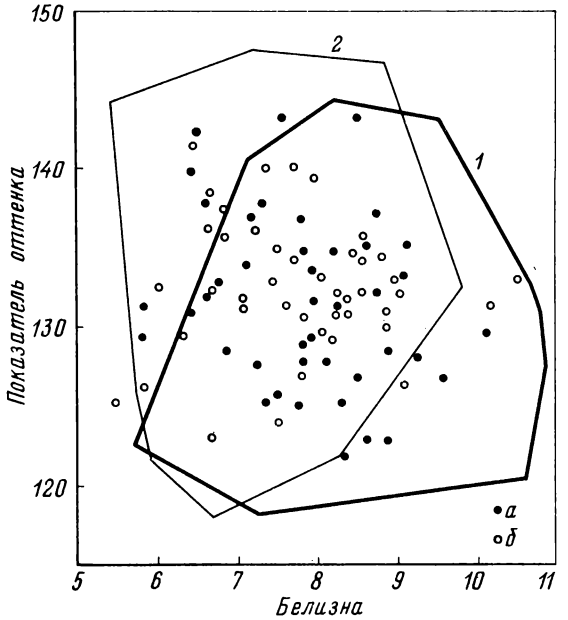
Природные популяции: *1* — памирская полевка, *2* — арчевая, лабораторная колония, *3* — памирская, *4* — арчевая; "основатели": *5* — памирская, *6* — арчевая; гибриды: *7* — F_1, *8* — F_2

и недостоверны при сравнении с арчевой полевкой. По белизне и по показателю оттенка диапазон изменчивости у гибридов первого и второго поколений отличается незначительно. Гибриды по белизне не выходят за пределы варьирования родительских форм (рис. 45); по средним характеристикам окраски они занимают промежуточное положение между памирской и арчевой полевками. Несмотря на сравнительно небольшую выборку, в зоне интерградации размещается 76% гибридов первого и 74% второго поколений.

Широкий диапазон изменчивости окраски у памирской и арчевой полевок приводит к тому, что определить по этому признаку принадлежность отдельной особи к той или иной форме невозможно.

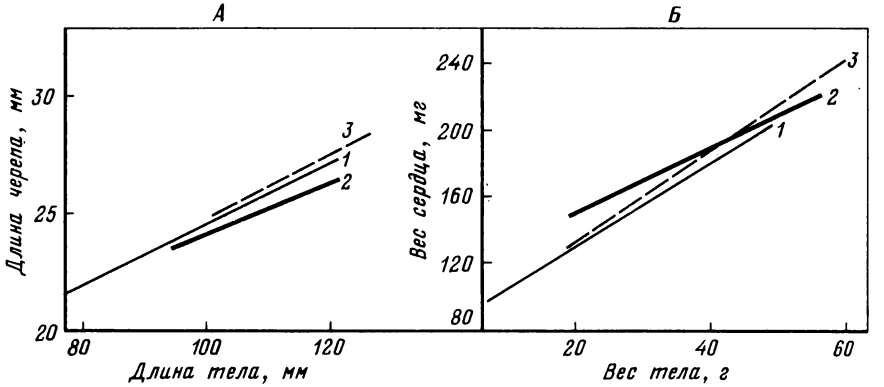
Таким образом, различия в окраске не выходят за пределы подвидовых и могут быть обнаружены лишь на сериях экземпляров. О близости сравниваемых форм говорит и одинаковое по сравнению с природными популяциями направление изменений окраски при содержании их в виварии. Вместе с тем стойкое сохранение различий и отсутствие тенденции к сближению показателей, характеризующих окраску, можно, по-видимому, рассматривать как доказательство генетической закрепленности этих различий.

Несомненный интерес представляет сравнение характера аллометрического роста внутренних органов и отделов черепа памирской и арчевой полевок [Покровский и др., 1973]. Было установлено, что различия в характере аллометрического роста внутренних органов и отделов черепа сравниваемых форм невелики, причем не происходит их существенного изменения и при гибридизации (табл. 42, рис. 46). Это тоже можно рассматривать как одно из доказательств генетической близости сравниваемых форм. Аллометрические показатели — недостаточное основание для окончательного решения вопроса о таксономическом ранге.



Р и с. 45. Варьирование окраски гибридов первого и второго поколений

1 — памирская полевка, *2* — арчевая полевка, *а* — F_1 (n = 46), *б* — F_2 (n = 42)



Р и с. 46. Аллометрический рост черепа (*А*) и сердца (*Б*) полевок

1 — памирская, *2* — арчевая, *3* — гибриды

Тем не менее мы может вполне обоснованно утверждать, что различия между памирской и арчевой полевками по этим признакам не выходят за пределы подвидовых. Основание для этого дает сравнение результатов наших исследований с проведенными ранее В.Г. Ищенко [1966, 1969] исследованиями подвидов узкочерепной полевки и полевки-экономки.

Таблица 42

Аллометрические показатели внутренних органов, черепа и его отделов памирской и арчевой полевок и их гибридов

Признак	Арчевая (n = 138)	Памирская (n = 131)	Гибриды (n = 66)
Кондилобазальная длина черепа	0,408±0,014	0,507±0,024	0,530±0,018
Скуловая ширина	0,924±0,032	0,976±0,015	0,989±0,026
Ширина межглазничного промежутка	0,196±0,030	0,132±0,029	0,200±0,039
Длина верхнего зубного ряда	0,555±0,029	0,351±0,022	0,566±0,039
Высота черепа	0,365±0,015	0,341±0,017	0,344±0,037
Вес сердца	0,478±0,011	0,626±0,010	0,684±0,013
печени	0,979±0,012	0,919±0,018	1,201±0,050
почки	0,636±0,011	0,602±0,013	0,605±0,036
надпочечника	0,170±0,035	0,358±0,110	0,354±0,030

Изучение ряда видов наземных позвоночных показало, что в пределах вида распределение одних и тех же признаков может быть принципиально отлично и свидетельствует о различном направлении отбора в разных популяциях. Установлено, что изменение направления отбора или усиление его давления обязательно приводит к изменению распределения признака, по которому идет отбор.

Количественная мера таких изменений — показатель асимметрии, меняющийся в процессе преобразования популяции.

В этой связи особое значение приобретают данные, полученные нами при изучении асимметрии распределения у памирской и арчевой полевок таких признаков, как ширина межглазничного промежутка и показатель белизны (окраска). Ширина межглазничного промежутка различна у памирской и арчевой полевок. У арчевой полевки его распределение близко к нормальному (A = –0,053), т.е. положительные и отрицательные отклонения от модального значения встречаются с одинаковой частотой.

Иная картина наблюдается у памирской полевки: при большем диапазоне изменчивости средняя ширина межглазничного промежутка значительно меньше (3,72 мм по сравнению с 3,85 мм у арчевой полевки) и распределение его резко асимметрично (A = +0,934). При одинаковой средней кондилобазальной длине черепа (25,42 мм у арчевой и 25,55 мм у памирской) и одинаковом распределении ее значений у арчевой полевки ширина межглазничного промежутка проявляет явную тенденцию к увеличению. Это свидетельствует о том, что независимо от размеров черепа отбор у арчевой полевки идет на увеличение ширины межглазничного промежутка, тогда как у памирской этот признак стабилизировался.

Не менее резкие различия между формами обнаруживаются и при сравнении распределения показателя белизны [Покровский и др., 1973].

Различия в распределении этих двух признаков, по-видимому, говорят о значительных различиях в направлении отбора у исследованных форм, ведущих к их дальнейшей дивергенции.

Проведенное сравнение изменчивости рисунка жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба у памирской и арчевой полевок выявило сходный характер этой изменчивости у сравниваемых форм [Большаков, Васильева, Обидина, 1975]. Гибридизация не привела к заметному увеличению изменчивости по сравнению с исходными формами. Однако на северной границе ареала (Таласский Алатау) у арчевой полевки проявляется тенденция к усложнению структуры M^3 (усиление складчатости наружной стороны талонуса — появление f. duplicata).

Данные, полученные М.В. Михалевым при электрофоретическом анализе сывороточных белков крови у памирской и арчевой полевок, указывают на то, что, хотя изученные формы могут быть дифференцированы по электрофоретическим особенностям сывороточных белков, различия эти выражены не резко, гораздо слабее, чем между видами.

Таким образом, уровень различий между сравниваемыми формами не превышает подвидового.

Э.А. Гилевой на нашем материале было проведено сравнение кариотипов памирских и арчевых полевок из лабораторной колонии и природных популяций [Гилева, Покровский, 1970; Большаков, Обидина, Гилева, 1975]. И у памирской, и у арчевой полевок диплоидное число хромосом одинаково — 54 (52 аутосомы и 2 половые хромосомы). Хромосомные наборы памирской и арчевой полевок сходны по ряду признаков: числу и абсолютным размерам хромосом, суммарной длине диплоидного набора, распределению хромосом по относительной длине. Однако сравниваемые формы отличаются по морфологии трех пар аутосом и Х-хромосомы. Предполагается, что эти различия связаны с длинными перицентрическими инверсиями. Различия в строении хромосом между сравниваемыми формами не приводят к нарушению митоза при гаметогенезе у гибридов, о чем свидетельствует полная их фертильность.

Четкие кариотипические различия, обнаруженные между памирской и арчевой полевками, могли бы послужить поводом для выделения их в самостоятельные виды. Однако в сочетании с результатами, полученными другими методами, эти различия можно рассматривать как проявление внутривидовой хромосомной изменчивости.

Изложенное позволило высказать утверждение о видовом единстве памирской и арчевой полевок [Большаков и др., 1969]. В соответствии с представлениями Маттея [Matthey, 1966] можно полагать, что эта группа находится в состоянии интенсивного видообразования. Это предположение находит подтверждение, во-первых, в генетической закрепленности особенностей окраски и, во-вторых, в различных показателях асимметрии для некоторых признаков, свидетельствующих о различном направлении отбора. Все это позволило считать, что памирская и арче-

вая полевки представляют собой подвиды с ясной эволюционной судьбой; они дивергируют в сторону видового обособления.

Следует указать, что последующие наши эксперименты по гибридизации памирской и арчевой полевок из других мест обитания показали значительно бóльшую сложность структуры вида Microtus juldaschicarruthersi, чем это представлялось ранее. Выявлены определенные кариологические отличия между полевками из разных районов обитания. Арчевая полевка с Туркестанского хребта значительно легче скрещивается с памирской полевкой из района оз. Каракуль, чем с арчевой полевкой из заповедника "Аксу-Джабаглы". Очевидно, для окончательного решения вопроса необходимы дальнейшие детальные полевые и экспериментальные исследования животных из различных частей ареалов форм.

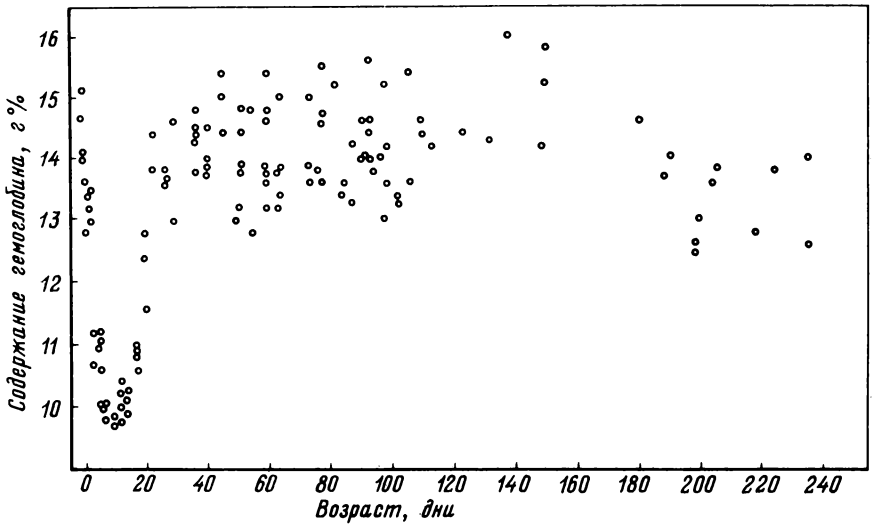
ИЗУЧЕНИЕ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ ГОРНЫХ ВИДОВ ПОЛЕВОК В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

Выяснение путей приспособления животных к условиям среды предполагает широкое изучение их экологических и морфофизиологических признаков. Многими исследованиями [Hesse, 1921; Машковцев, 1935; Шварц, 1954, 1959д; Шварц, Большаков, Пястолова, 1964; Большаков, 1972] показано, что изменение условий среды обитания, требующее повышения уровня обмена веществ, приводит к увеличению размеров и массы отдельных органов и к интенсификации их функций. В частности, в условиях высокогорья у млекопитающих наблюдается увеличение размеров сердца и увеличение содержания гемоглобина в крови по сравнению с равнинными животными. В то же время у специализированных горных животных механизм приспособления к высотам, очевидно, несколько иной, чем у горных популяций широко распространенных видов: у ряда типичных горных видов повышенного содержания гемоглобина в крови и увеличения размеров сердца не отмечено. Кроме того, имеются данные о том, что гемоглобин специализированных горных животных качественно отличен от гемоглобина равнинных животных [Hall, Dill, Barron, 1936; Антелидзе, Барбашова, 1938; Коржуев, 1959; Булатова, 1962]. Не вдаваясь в подробности указанного вопроса, отметим только, что изучение приспособительных особенностей горных видов и горных популяций широко распространенных видов позволяет подойти к решению вопроса о путях приспособления млекопитающих к специфическим (горным) условиям среды.

В виварии нами были изучены морфофизиологические показатели всех разводимых форм полевок. Часть материалов приведена в разделе по гибридизации близких форм, здесь же мы остановимся главным образом на морфофизиологических признаках горных видов. Исследования проводились в основном с целью выявления степени закрепленности морфофизиологических особенностей специализированных и широко распространенных видов в условиях, когда было снято влияние многих природных факторов.

Литературные данные свидетельствуют о значительных возрастных, половых, сезонных различиях морфофизиологических показателях, поэтому первым этапом нашей работы было установление таких различий изучаемых видов. Проиллюстрируем сказанное на примере возрастных изменений содержания гемоглобина в крови тянь-шанской полевки.

Содержание гемоглобина определялось у полевок различного возраста — от только что родившихся до 240-дневных. Как видно из рис. 47, новорожденные полевки имеют высокое содержание гемоглобина,



Р и с. 47. Возрастная изменчивость содержания гемоглобина в крови тянь-шанских полевок

сходное с его содержанием у взрослых полевок, затем в течение трех-четырех дней показатели резко снижаются, держатся на низком уровне, после чего гемоглобин в крови снова нарастает. Необходимо отметить, что увеличение количества гемоглобина по времени точно совпадает с переходом тянь-шанских полевок на самостоятельное питание и самостоятельный образ жизни. Таким образом, у тянь-шанских полевок в виварии очень четко проявляется закономерность, выявленная Х.Ф. Кушнером: "В отношении гемоглобина картина возрастной изменчивости, по-видимому, для всех млекопитающих более общая — у новорожденных содержание гемоглобина очень высокое, затем имеет место снижение до минимума, после чего содержание гемоглобина вновь поднимается, превышая у некоторых животных показатели новорожденных" (1940, с. 71).

С 23—25-дневного возраста содержание гемоглобина в крови тянь-шанских полевок становится стабильным (исследования, на основе которых построен график, проведены в один сезон года, поскольку при построении графика на материале, полученном в течение всего года, возможны сезонные колебания). Некоторое снижение показателей отмечается у очень старых особей (190—240 дней), однако до такого возраста доживает небольшое число полевок и наш материал еще недостаточен для статистического подтверждения этого факта. Содержание гемоглобина у полевок (г %) в возрасте 45—120 дней (в виварии) приведено ниже:

	Самцы (n = 26)	Самки (n = 22)
$M \pm m$	14,28±0,17	13,84±0,13
lim	12,3—15,5	13,0—15,4
C_v	6,21	4,9

Имеющееся различие между величинами для самцов и самок близко к достоверному (t = 2,05). Необходимо отметить, что у тянь-шанских полевок и в виварии, и в природных условиях у самок отмечено меньшее содержание гемоглобина, чем у самцов. По сравнению с содержанием гемоглобина в крови полевок природных популяций его содержание у родившихся и выросших в условиях вивария снизилось, хотя и не очень значительно. Обращает на себя внимание небольшой диапазон изменчивости признака как в природе (C_v = 7,7 у самцов), так и в виварии (см. выше). Коэффициент вариации ряда интерьерных признаков у взрослых самцов тянь-шаньской полевки в Заилийском Алатау оказался выше, чем коэффициент вариации гемоглобина. Так, коэффициенты вариации относительного веса сердца, печени и почки равны 8,6; 13,3; 12,5. Незначительная индивидуальная изменчивость содержания гемоглобина в крови тянь-шанских полевок делает возможным использование этого признака для характеристики обследованных групп и отдельных популяций. Приведем ряд данных по морфофизиологическим показателям, полученных для горных видов в природных и экспериментальных условиях [Большаков, 1972].

Известно, что перемещение в горы равнинных животных ведет или к гибели последних, или к известной степени акклиматизации, связанной со значительной морфофизиологической перестройкой организма животного.

Значительно слабее изучен вопрос перестройки организма горных животных при переносе на равнину. Детальные исследования Н.И. Калабухова с сотрудниками [Калабухов, 1935, 1937; Аврех, Калабухов, 1937] позволили установить, что при длительном содержании (в течение семи месяцев) в неволе в условиях равнины более высокое содержание гемоглобина и эритроцитов в крови у лесных мышей горного подвида Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn сохраняется. Этот признак является характерным и достаточно устойчивым. Состав крови типичных горных животных Южной Америки — ламы и викуньи — сохраняется в условиях равнины [Hall et al., 1936]. Этот признак передается по наследству до третьего поколения [Антелидзе, Барбашова, 1938]. Установлено, что некоторые характерные для высокогорий физиологические особенности сохраняются у человека после возвращения с гор на равнину длительное время (Владимиров и др., 1936; Ван-Лир, 1947; Kellog et al., 1958; Reed, Kellog, 1958].

При сравнении высокогорной (высота 3800 м) популяции суслика (Spermophillus lateralis) и популяции с высоты 1300 м выяснилось, что в условиях лаборатории первая группа сохраняла способность накапливать большее количество жира к зиме, лучше аккумулировала энергию и была способна на более длительные голодовки [Blake, 1968]. У перемещенных с высоты 1700—1900 м на равнину Lacerta vivipara отмечено через четыре — шесть недель снижение числа эритроцитов, однако, несмотря на это, число их сохранилось все же на более высоком уровне, чем у равнинных форм [Richter, 1933]. В то же время при перенесении на равнину горных сурков содержание гемоглобина снизилось у них за полтора месяца (Aberhalden et al., 1927); снижение

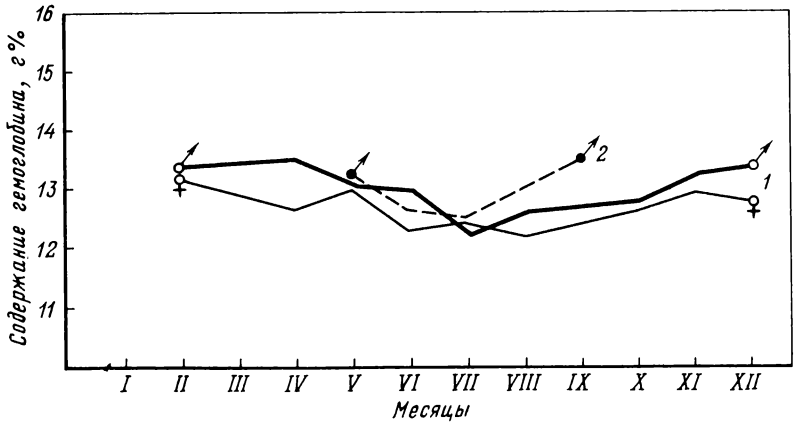


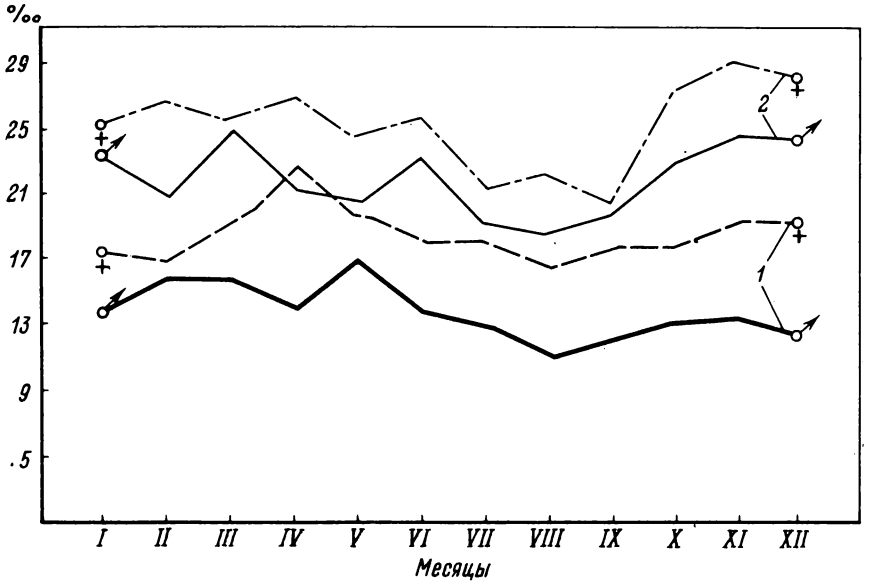
Рис. 48. Сезонное изменение содержания гемоглобина в крови серебристых полевок, взятых из вивария (*1*) и из природных популяций (*2*)

концентрации гемоглобина, числа эритроцитов и объема глобулярной массы крови на равнине отмечено у потомков Peromyscus, добытых на высоте 4000 м [Sawin, 1970].

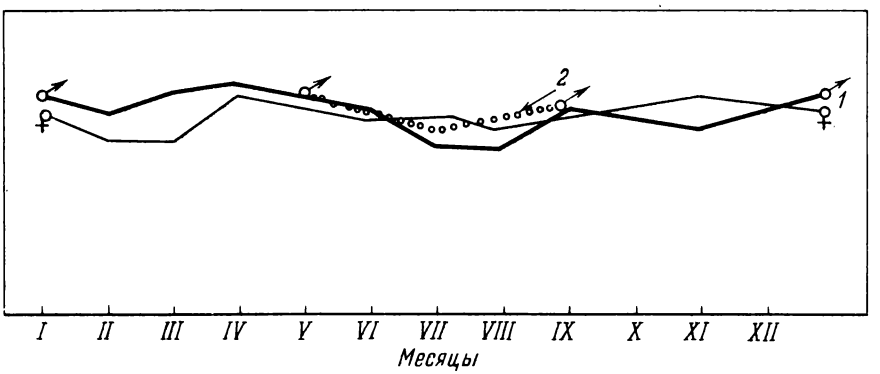
У тянь-шанских полевок в виварии у особей третьего поколения по сравнению с особями, находившимися в природных условиях, содержание гемоглобина незначительно снизилось, однако общий ход изменений признака сходен с сезонными изменениями веса сердца и не отличается от природного. Следовательно, сезонные изменения относительного веса сердца и содержания гемоглобина связаны у этого горного вида с изменением общеклиматических факторов, а не только парциального давления кислорода. Интересно, что более высокие показатели крови у форм, живущих на большой высоте (гематологические показатели были изучены у 34 видов диких млекопитающих США и Канады), автор исследования склонен объяснить различиями в температуре среды [Sealander, 1964]. То, что в виварии сохраняется общий с природой характер изменчивости, свидетельствует о значительной закрепленности этого признака.

У плоскочерепной и серебристой полевок показатели содержания гемоглобина в крови испытывают более резкие индивидуальные колебания, однако график, построенный по средним значениям признака, показывает, что и у этих видов значительных отличий от природных популяций нет (рис. 48).

У тянь-шанской полевки в виварии и природных условиях высокогорья общий ход изменения веса сердца совпадает. Как и в виварии, в горах самки имеют более крупное сердце; эта особенность также сохраняется при переносе на равнину (рис. 49). В эксперименте по сравнению с природными условиями произошло незначительное снижение относительного веса сердца с малой степенью достоверности у животных третьего поколения. Это в значительной степени связано с большей упитанностью этих животных в виварии. С учетом отложений жира можно



Р и с. 49. Внутригодовое изменение относительного веса сердца тянь-шанских полевок в экспериментальных (*1*) и природных (*2*) условиях



Р и с. 50. Сезонное изменение относительного веса сердца серебристых полевок в виварии (*1*) и в природных популяциях (*2*)

говорить о сходном относительном весе сердца у тянь-шанской полевки в горах и условиях переноса на равнину. Колебания относительного веса сердца у тянь-шанской полевки по месяцам выражены слабо.

Еще более стабильны показатели у плоскочерепной и серебристой полевок как в природных условиях, так и в виварии. Статистически достоверных отличий по весу сердца между полевками, отловленными в природе, и потомками третьего поколения в виварии не установлено (рис. 50).

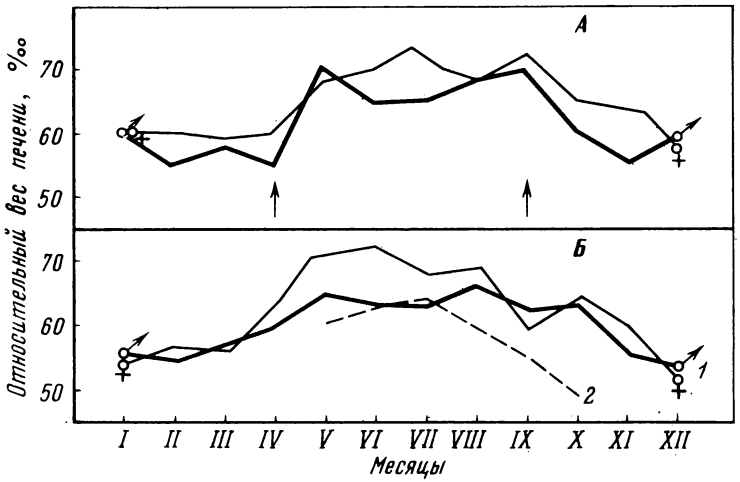


Рис. 51. Сезонное изменение относительного веса печени красно-серых полевок из вивария (А) и с Урала (Б)

Содержание в виварии не привело к снижению относительного веса сердца у красно-серых полевок Южного Урала (прослежено три поколения). Так, в июле у взрослых самцов в природе и виварии показатели веса сердца полностью совпали: соответственно 4,9±0,26 и 4,9± ±0,19‰. Особенно важно отметить, что и в условиях вивария у этого вида сохранился сезонный ритм изменений веса сердца, характерный для полевок в природных условиях. Совпадение особенно выражено в теплый период года.

При содержании в виварии удалось выявить непосредственную зависимость между характером питания изученных видов и относительным весом печени. Увеличение относительного веса печени и у самок, и у самцов происходит в мае и точно совпадает с переходом на питание зеленым кормом (травой), снижение происходит в осенние месяцы при переходе на питание морковью и веточным кормом (рис. 51).

Хотя характер сезонной изменчивости относительного веса печени горных и северных видов полевок в виварии по сравнению с живущими в природных условиях несколько изменился, что, несомненно, связано с изменением характера питания, у всех изученных полевок и в виварии стойко сохранилась важнейшая приспособительная особенность грызунов гор и Заполярья — большой относительный вес печени. Способность этих видов резервировать запасные питательные вещества, в частности гликоген, является стойким признаком и сохраняется у них в течение многих поколений при изменении условий.

Результаты исследования морфофизиологической специфики горных полевок в условиях вивария позволили нам [Большаков, 1972] прийти к следующему заключению.

Специфичность в изменениях интерьерных показателей, отражающая реакцию видов и популяций на своеобразные условия среды отдельных

высотных поясов, в большинстве случаев является глубоко закрепленной и сохраняется при изменении условий существования животных (перенос на равнину в условиях вивария). Стойкая сезонная изменчивость интерьерных признаков, в том числе таких, как относительный вес сердца и содержание гемоглобина в крови, служит убедительным доказательством того, что приспособления мелких млекопитающих в горах направлены не на какой-то один определенный фактор, а на комплекс природных факторов, характерных для данной ландшафтной зоны или высотного пояса. Вместе с тем приведенные экспериментальные материалы свидетельствуют о двух путях сохранения энергетического баланса в условиях гор.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы выражаем надежду, что, несмотря на неравноценность материала, представленного в различных разделах нашей работы, нам удалось показать значение и перспективность исследований подобного рода.

Несомненно, что в дальнейшем экспериментально-экологические исследования такого направления могут оказаться весьма полезными в решении ряда задач, стоящих перед современной экологией. Первая из них — это группа вопросов, составляющих один из основных разделов этой темы и связанных с выявлением сезонной цикличности биоритмов и биологической специфики различных экологических форм полевок.

Вторая — развитие сравнительно-межпопуляционных исследований. При содержании в виварии можно наблюдать реакцию сравниваемых форм на абсолютно одинаковые условия; в то же время, проводя подобные, особенно сравнительно-популяционные исследования в поле, мы никогда не можем быть уверены в том, что мы регистрируем фенотипическую реакцию животных одного генотипа на разные условия среды или различия, обусловленные спецификой генотипа разных популяций. Очевидно, "чистое" решение этого вопроса возможно только в эксперименте.

Наконец, третье, не менее перспективное направление исследований — гибридологические эксперименты. Сопоставление сравниваемых форм по ряду экологических параметров, получение достаточно обильного и однородного морфологического материала (а надо учесть, что во многих случаях животные со спорным таксономическим статусом крайне бедно представлены в музейных коллекциях) позволяет решать эти вопросы достаточно обоснованно. Если же, кроме того, учесть, что во многих случаях их разрешение связано с познанием микроэволюционного процесса, то значение экспериментально-экологических исследований не вызывает сомнений.

Немаловажное значение приобретает и то, что хорошо изученные формы полевок с детально разработанными методиками содержания и разведения могут быть использованы в качестве новых моделей в самом широком круге биологических и медико-биологических дисциплин.

ЛИТЕРАТУРА

Аврех В.В., Калабухов Н.И. Кровное родство горных и равнинных форм лесной мыши (Apodemus silvaticus) и других близких видов мышей. — Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 1, с. 135—148.

Ангермани Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (Microtinae). — Проблемы эволюции, 1973, т. 3. Новосибирск: Наука, с. 104—118.

Антелидзе Б.Ф., Барбашова З.И. Сравнительная характеристика дыхательных функций некоторых копытных животных. — Физиол. журн., 1938, т. 15, вып. 4, с. 467—477.

Банников А.Г. Млекопитающие Монгольской Народной Республики. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 670 с.

Банников А.Г. Экологические особенности и очаги формирования высокогорной фауны млекопитающих Евразии. — В кн.: Проблемы зоогеографии суши. Львов : Изд-во Львовск. ун-та, 1960, с. 5—8.

Барбашова З.И. Акклиматизация к гипоксии и ее физиологические механизмы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960.

Башенина Н.В. Экология обыкновенной полевки. М.: Изд-во МГУ, 1962. 306 с.

Башенина Н.В. Внутривидовая дифференциация Microtus arvalis Pall., 1778 и ее связь с историей ареала. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 173—188.

Башенина Н.В. Исследование тянь-шанской полевки в лабораторных условиях. — Вестн. зоологии, 1968, № 5, с. 11—21.

Башенина Н.В. Руководство по содержанию и разведению новых в лабораторной практике видов мелких грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1975. 164 с.

Бейшебаев К. О размножении туркестанской крысы. — Изв. АН Киргизс. ССР, 1962. Сер. биол., т. IV, вып. 1, с. 27—39.

Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение, 1965, с. 382.

Бойков В.Н. Сезонные изменения структуры популяций полевки-экономки и красной полевки в Южной Субарктике. — Первое Всес. совещ. по млекопитающим. Тезисы докл. II, 1961, с. 12—13.

Болокина Н.И. Некоторые данные по биологии степной пеструшки в лабораторных условиях. — В кн.: Вопросы этиологии и псевдогенеза опухолей, 1975.

Большаков В.Н. Новые местонахождения красно-серой полевки на Южном Урале. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 8, с. 1272.

Большаков В.Н. О видоспецифичности географической изменчивости. — В кн.: Вопросы внутривидовой изменчивости животных и микроэволюция. Свердловск: Изд. УФАН СССР, 1964а, с. 17—19.

Большаков В.Н. О некоторых биологических особенностях лемминговидной полевки. — Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 1, с. 151—153.

Большаков В.Н. О путях приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. — Бюл. МОИП, 1967, Отд. биол., 22—5, с. 151—152.

Большаков В.Н. К изучению биологической специфики горных и субарктических популяций мелких млекопитающих. — В кн.: Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. Свердловск, 1969, с. 28—37.

Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972, 200 с.

Большаков В.Н., Васильев А.Г. Васильева И.В. Характер изменчивости краниологических признаков закаспийской и обыкновенной полевок и их гибридов. — Биол. науки., 1973, № 11; Научн. доклады высшей школы, с. 17—20.

Большаков В.Н., Васильева И.А., Обидина В.А. Изменчивость строения M^3 памирской и арчевой полевок и их гибридов (Mammalia, Cricetidae). — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 12, с. 1900—1903.

Большаков В.Н., Обидина В.А., Гилева Э.А. О сходстве изолированных популяций арчевой полевки (Rodentia, Microtinae). — Докл. АН СССР, 1975, т. 221, № 6, с. 1451—1453.

Большаков В.Н., Покровский А.В. О природной и потенциальной плодовитости тянь-шанской полевки (Clethrionomys frater Thomas). — В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука, 1967, с. 111—117.

Большаков В.Н., Покровский А.В. О степени репродуктивной изоляции между памирской (Microtus juldaschi Severtzov) и арчевой (M. carruthersi Thomas) полевками. — Докл. АН СССР, 1969, т. 188, № 4, с. 910—942.

Большаков В.Н., Россолимо О.Л., Покровский А.В. Систематический статус памиро-алтайских горных полевок группы Microtus juldaschi (Mammalia, Cricetidae).— Зоол. журн., 1969, т. 48, вып. 7, с. 1079—1089.

Большаков В.Н., Яковлев Е.П. Интерьерные особенности мелких млекопитающих Памира. — Изв. АН Тадж. ССР, 1968. Сер. биол., № 2.

Борисенко Е.Я. Разведение сельскохозяйственных животных. М.: Сельхозгиз, 1957. 487 с.

Булатова Н.М. Особенности крови высокогорных животных. — Труды Ин-та морфологии животных, 1962, вып. 41, с. 11—46.

Ван-Лир Э.И. Аноксия и ее влияние на организм. М.: Медгиз, 1947, 252 с.

Вахромеев К.А. Наш опыт разведения песцов. — Каракулев. и зверов., 1951, № 5, с. 48—55.

Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1952, с. 298.

Виноградов Б.С., Павловский Е.Н., Флеров К.К. Звери Таджикистана, их жизнь и значение для человека. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1935, 238 с.

Владимиров Г.Е. и др. Влияние стандартной мышечной работы в высокогорных условиях на молочную кислоту крови. — Труды Эльбрусской экспед. 1934 и 1935 гг. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1936, с. 321—335.

Гептнер В.Г., Россолимо О.Л. Видовой состав и географическая изменчивость азиатских горных полевок рода Alticola Branford, 1881. — Исследования по фауне Советского Союза. М.: Из-во МГУ, 1968.

Гилева Э.А. Хромосомный полиморфизм у двух близких субарктических полевок (северосибирской полевки и полевки Миддендорфа). — Докл. АН СССР, 1972, т. 203, № 3, с. 689—692.

Гилева Э.А. В-хромосомы, необычное исследование половых хромосом и соотношение полов у копытного лемминга, Dicrostonyx torquatus torquatus Pallas (1777). — Докл. АН СССР, 1973, т. 213, № 4, с. 952—956.

Гилева Э.А. Кариотип Dicrostonyx torquatus chionopaes Allen и необычный хромосомный механизм определения пола у палеарктических копытных леммингов. — Докл. АН СССР, 1975, т. 224, № 3, с. 697—700.

Гилева Э.А., Покровский А.В. Особенности кариотипов и хромосомный полиморфизм у памиро-алтайских горных полевок группы Microtus juldaschi (Cricetidae). — Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 8, с. 1229—1239.

Гладкина Т.С., Мейер М.Н., Мокеева Т.М. Внутривидовая изменчивость степной пеструшки и ее приспособительное значение. — Труды Ин-та защиты растений, 1963, вып. 18, с. 123—151.

Громов И.М. Грызуны. — Млекопитающие фауны СССР, т. I. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 244—638.

Давыдов Г.С. Грызуны Северного Таджикистана. Душанбе: Изд-во АН Тадж.ССР, 1964. 272 с.

Добринский Л.Н. Органометрия птиц Субарктики Западной Сибири. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1962.

Добринский Л.Н., Михалев М.В. К методике определения возрастной структуры популяций животных. — В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1966, с. 107—115.

Дубинин В.В., Лешкович Л.И. Жировые резервы тарбаганов и их зараженность аскаридами перед впадением в спячку. — Зоол. журн., 1945, т. 24, № 6, с. 373—378.

Дунаева Т.Н., Кучерук В.В. Материалы по экологии наземных позвоночных Южного Ямала. — Материалы к познанию флоры и фауны СССР, 1941. Нов. сер., Отд. зоологии, вып. 4, с. 76—79.

Жарков И.В. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника. — Труды Кавказск. гос. заповедника, 1938, т. 1, с. 153—189.

Зайцев А.Г. Сезонные изменения живого веса и плодовитости американской норки (Lutreola vison Schreber) при клеточном разведении. — Сборник научн. техн. информации ВИНИТИ, 1961, вып. 3 (6), с. 8—13.

Зимина Р.П. Каменистые осыпи Терской-Алатау и населяющие их животные. — Труды Ин-та географии АН СССР, 1962, т. 31, с. 48—61. М.

Зимина Р.П. Закономерности вертикального распространения млекопитающих. М.: Наука, 1964.

Зимина Р.П., Маркова М.А. Экология тянь-шанской мышовки в Северном Тянь-Шане. — В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 6. М.: Изд-во МГУ, 1960, с. 183—207.

Ильина Д.Е. Звероводство, М.: Заготиздат, 1952. 333 с.

Ищенко В.Г. Использование аллометрических уравнений для изучения морфофизиологической дифференциации (на примере узкочерепной полевки). — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51, с. 67—73.

Ищенко В.Г. Применение аллометрических уравнений в популяционной экологии животных. — В кн.: Вопросы эволюционной и популяционной экологии животных. 1969 (Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР; Вып. 7), с. 8—16.

Калабухов Н.И. Физиологические особенности горных и равнинных подвидов лесной мыши (Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn., A. sylvaticus mosquensis Ogn.). — Докл. АН СССР, 1935, т. 2, № 1, с. 82—88.

Калабухов Н.И. Особенности реакции некоторых видов равнинных грызунов на понижение атмосферного давления. — Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 3, с. 483—495.

Калабухов Н.И. Спячка животных. М.: Сов. наука, 1946, с. 184.

Калабухов Н.И. Эколого-физиологические особенности географических "форм существования вида" и близких видов животных. — Бюл. МОИП, 1954, т. 59, вып. 1, с. 9—22.

Камнев П.И., Скворцов Г.И., Гурьева Н.М. Заметки по экологии некоторых видов грызунов западной части Центральных Кара-Кумов. — В кн.: Грызуны и борьба с ними, вып. 6. Саратов, 1959.

Капитонов В.И. Новые данные по биологии лемминговидной полевки Alticola (Aschizomys) lemminus Miller. — Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, Отд. биол., 1963, т. 8, вып. 6, с. 14—26.

Карасева Е.В., Нарская Е.В., Бернштейн А.Д. Полевка-экономка, обитающая в окрестностях озера Неро Ярославской области. — Бюл. МОИП, Отд. биол., 1957, № 3, с. 3—18.

Ким М.М. Кормление серебристо-черных лисиц рыбой. — Каракулеводство и звероводство, 1951, № 4, с. 34—37.

Клевезаль Г.А., Клейненберг С.Е. Определение возраста млекопитающих. М.: Наука, 1967. 144 с.

Ковдыш В.В. Материалы к изучению общественной полевки в Азербайджане. — Вторая экол. конф.: Тезисы докл., ч. II. Киев: Изд. Киевск. ун-та, 1950, с. 26—30.

Ковшарь А.Ф. Птицы Таласского Алатау. Вып. 3. Алма-Ата: Кайнар, 1966.

Копеин К.И. Материалы по биологии обского лемминга и большой узкочерепной полевки. — Бюл. Уральск. отд. МОИП, 1958, вып. 1, с. 329—317.

Коржуев П.А. Гемоглобин как фактор приспособления к гипоксии. — Усп. соврем. биол., 1959, т. 47, вып. 3, с. 329—347.

Корзинкина Е.М. Экология и динамика численности мышевидных грызунов Южного Ямала. — Труды Арктическ. ин-та, 1946, вып. 194, с. 77—112.

Кошкина Т.В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения. — Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 3, с. 631–639.

Кошкина Т.В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге. — В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1957, с. 3–65.

Кошкина Т.В., Халанский А.С. Возрастная изменчивость черепа норвежского лемминга и анализ возрастного состава популяции у этого вида. — Бюл. МОИП, 1961. Сер. биол., т. 2, с. 15–32.

Кривошеев В.Г. Морфобиологические особенности северосибирской полевки (Microtus hyperboreus Vinogradov). — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 5, с. 752–762.

Крыльцов А.И. Размножение стадных полевок и степных пеструшек в Северном Казахстане. — Зоол. журн., 1955, т. 34, вып. 4, с. 1239–1250.

Крыльцов А.И. Изменение веса степных пеструшек (Lagurus lagurus Pallas) в зависимости от их пола и возраста. — Зоол. журн., 1957, т. 36, вып.8, с. 1239–1250.

Кузнецов Б.А. Звери Киргизии. М.: Изд-во МОИП, 1948.

Кушнер Х.Р. Состав крови овец в связи с их продуктивностью. — Труды Ин-та генетики АН СССР, 1940, № 3, с. 71.

Ларина Н.И. Скрещивание лесных и желтогорлых мышей в лабораторных условиях. — Первое Всесоюзн. совещ. по млекопитающим: Тезисы докл., 1. М.: Изд-во МГУ, с. 121–122.

Ларина Н.И. Внутривидовая изменчивость размеров ядер мезотелия у лесной (Apodemus sylvaticus) и желтогорлой (Apodemus tauriens Pall.) мышей. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 255–258.

Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе. М.: ИЛ, 1957, 180 с.

Лисицин А.А., Демяшев М.Н. Особенности размножения полуденных и гребенщиковых песчанок в различных районах Западного Казахстана. — I Всес. совещ. по млекопитающим: Тезисы докл., ч. II. М.: Изд-во МГУ, 1961, с. 53–54.

Ляпунова Е.А., Кривошеев В.Г. Гетероморфизм хромосом Microtus hyperboreus и M. middendorfi и систематическое положение этих видов. — Тезисы к II Всес. совещ. по млекопитающим. Новосибирск, 1969, с. 146–149.

Максимов А.А. Плодовитость и динамика численности серой полевки (Microtus arvalis). — Изв. АН СССР, 1948. Сер. биол., № 1, с. 73–82.

Максимов А.А. Материалы по плодовитости серых полевок. — Вторая экол. конф.: Тезисы докл., ч. II, 1950, с. 44–46.

Малыгин В.М. Таксономические аспекты гибридизации полевок надвига Microtus arvalis. — II Всес. конф. молодых ученых по вопросам сравнит. морфологии, экологии животных. М.: Наука, 1975, с. 104–105.

Мантейфель П.А. Соболь. М.: КОИЗ, 1934. 108 с.

Мартиросян Б.А. Биология размножения снежной полевки в Армянской ССР. — Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 10, с. 1552–1555.

Мартынова М.Д. О вариациях строения коренных зубов у обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pallas.). — Научн. докл. высш. школы; Биол. науки, 1963, № 2, с. 53–57.

Машковцев А.А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих. — Труды Лабор. эволюционной морфологии АН СССР, 1935, т. 2, № 3.

Мейер М.Н. Особенности размножения и развития джунгарских хомячков (Rhodopus sungorus Pall.) разных географических популяций. — Зоол. журн., 1967а, т. 46, вып. 4, с. 604–615.

Мейер М.Н. О таксономическом ранге некоторых серых полевок (Microtus Schrank.) — Научная сессия, посвящ. 50-летию Сов, власти: Тезисы докл. Л., 1967б, (Зоол. ин-т АН СССР).

Мейер М.Н. Комплексный таксономический анализ вида на примере некоторых форм серых полевок (род Microtus). — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 850–859.

Мейер М.Н. Особенности размножения и постэмбрионального развития закаспийской полевки (Microtus transcaspicus Satunin, 1905) в связи с ее таксономическим положением. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 6, с. 916–920.

Мейер М.Н., Орлов В.Н. Хромосомный набор и систематическое положение закаспийской полевки. Млекопитающие. — Тезисы II Всес. совещ. по млекопитающим. Новосибирск, 1969а.

Мейер М.Н., Орлов В.Н. Хромосомный набор и систематическое положение закаспийской полевки Microtus transcaspicus Satunin. Млекопитающие (эволюция, кариология, фаунистика, систематика). Новосибирск, 1969б, с. 144—145.

Мейер М.Н., Орлов В.Н., Схалль Е.Д. Виды-двойники в группе Microtus arvalis (Rodentia, Cricetidae). — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 5, с. 724—730.

Млекопитающие Киргизии/ А.И. Янушевич, Б.М. Айзин, А.К. Кыдыралиев, Г.С. Умрихина, Т.Ф. Федянина, Э.Д. Шукуров, Р.В. Гребенюк, М.М. Токобаев. Фрунзе: Илим, 1972.

Мокриевич Н.А. Сезонные изменения особенности реакции степной пеструшки на влияние температуры среды. — В кн.: Грызуны и борьба с ними, вып. 6. Саратов, 1969, с. 37—42.

Наумов Н.П. О сравнительной интенсивности размножения и гибели серой полевки и степной пеструшки. — Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 2.

Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. — Материалы по грызунам, вып. 1. М.: Изд-во МОИП, 1948. 196 с.

Наумов Н.П. Динамика населения и методы прогнозов численности обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) в центральных областях СССР. — II экол. конф.: Тезисы докл., ч. II. Киев: Изд. Киевск. ун-та, 1950, с. 57—61.

Наумов Н.П. Динамика численности обыкновенной полевки (Microtus arvalis Pall.) и методы ее прогнозов в средней полосе СССР. — Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 2, с. 300—311.

Наумов Н.П. Фолитарек С.С. Географические особенности динамики численности мышевидных грызунов, — Журн. общ. биол., 1945, т. VI, № 5.

Обидина В.А. Серебристая полевка на северной границе ареала (заповедник Аксу-Джабаглы). — Труды Ин-та экологии растений и животных, 1975, вып. 96. Свердловск, с. 63—74.

Овчинникова Н.А. Биологические особенности северного и номинального подвидов полевки-экономки и их помесей. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 189—197.

Овчинникова Н.А. Изучение двух подвидов полевки-экономки и их гибридов в экспериментальных условиях. — Материалы отчетной сессии Лаб. популяц. экол. животных Ин-та ЭРиЖ. Свердловск, 1967, с. 16—17.

Овчинникова Н.А. Биологические особенности и гибридизация обыкновенной и закаспийской полевок. — Труды Ин-та экологии растений и животных, 1973, вып. 86. Свердловск, с. 110—114.

Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. VI, 1948, с. 563; т. VII, 1950, с. 706. М.: Изд-во АН СССР.

Орлов В.Н. Изолирующие механизмы как критерий систематических категорий. 1. Гибридизация в роде рыжих полевок: 1-я годичная научн. отчетная конф. МГУ, М.: Изд-во МГУ, 1964, с. 138—139.

Павлинин В.Н. Гибридизация белок разных географических рас в экспериментальных условиях. — В кн.: Внутривидовая изменчивость позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 259—262.

Павлинин В.Н., Шварц С.С. Мышевидные грызуны Урала. Свердловск: Свердл. кн. изд-во, 1953. 113 с.

Павлинин В.Н., Шварц С.С. Поддержание жизненности у млекопитающих в природных условиях. — Журн. общ. биол., 1955, т. XVI, № 4, с. 306—315.

Перельдик Н.Ш., Ким М.М. Белковое питание мехового молодняка серебристо-черных лисиц разного возраста. — Каракулеводство и звероводство, 1951, № 3, с. 33—41.

Перельдик Н.Ш., Титова М.И. Передовой опыт кормления взрослых норок. — Каракулеводство и звероводство, 1954, № 2, с. 27—33.

Петров Б.М. Экология грызунов западной части Чаткальского хребта и их значение на высокогорных пастбищах: Автореф. канд. дис. Ташкент, 1961.

Петров Б.М. Материалы по экологии и практическому значению мышевидных грызунов Чаткальского горно-лесного заповедника. — Труды Чаткальск. заповедника, 1965, т. 2. Ташкент, с. 167—208.

Петряев П.А. Биологические основы разведения соболей. — Кролиководство и звероводство, 1941, № 6.

Поздняков Е.В. Использование песцами питательных веществ корма по сезонам года. — Труды Моск. пушно-мех. ин-та, 1954, т. V, с. 103—112.

Покровский А.В. О плодовитости самок степной пеструшки в зависимости от возраста и сезона размножения. — Труды Уральск. отд. МОИП, 1959, вып. 2, с. 75—87.

Покровский А.В. Сезонные изменения скорости полового созревания самок степной пеструшки и некоторых других видов полевок. — Труды МОИП, 1967а, т. 25. М., с. 78—81.

Покровский А.В. О предельном возрасте сохранения половой потенции мелких видов полевок. — Труды МОИП, 1967б, вып. 25.

Покровский А.В. Сезонные колебания веса тела у полевок. — Труды Ин-та биол. УФАН, 1967в, вып. 51, с. 95—106.

Покровский А.В. Сезонная цикличность жизнедеятельности некоторых видов полевок в лабораторных условиях. — I Всес. совещ. по млекопитающим: Тезисы докл, ч. II, 1961.

Покровский А.В. Индивидуальная изменчивость скорости полового созревания самок степной пеструшки (Lagurus lagurus Pall). — Труды Ин-та биологии УФАН, 1962, вып. 29.

Покровский А.В. Сезонные изменения скорости полового созревания самок степной пеструшки и некоторых других видов полевок. — Труды МОИП, 1967, вып. 24. М.

Покровский А.В., Большаков В.Н. Тянь-шанская полевка как лабораторное животное. — Лабор. дело. 1966, № 10.

Покровский А.В., Большаков В.Н. Природная и потенциальная интенсивность размножения двух видов азиатских горных полевок. — Acta theriologica, 1968, т. 13, с. 117—128.

Покровский А.В., Большаков В.Н. Экспериментальные исследования сезонных изменений веса тела, роста и развития горных полевок (Clehtrionomys, Alticola). — Acta theriologica, 1969, т. 14, с. 11—21.

Покровский А.В., Васильева И.А., Лобанова Н.А. Сравнительное изучение полевки Миддендорфа, северосибирской и их гибридов. — Труды Ин-та экологии растений и животных, 1975, вып. 96. Свердловск, с. 39—62.

Покровский А.В., Гилева Э.А., Ищенко В.Г., Михалев М.В. Экспериментальное исследование памирской и арчевой полевок и их гибридов. — В кн.: Экспериментальное исследование проблемы вида. Свердловск, 1973 (Труды Ин-та экологии растений и животных; Вып. 86), с. 10—70.

Покровский А.В., Кривошеев В.Г., Гилева Э.А. Экспериментальное изучение экологии и степени репродуктивной изоляции двух близких форм северных полевок (Microtus middendorfi Poljakov, 1881; M. hyperboreus Vinogradov, 1933). — Экология, 1970, № 1, с. 103—106.

Покровский А.В., Смирнов В.С., Шварц С.С. Колориметрическое изучение изменчивости окраски грызунов в экспериментальных условиях в связи с проблемой гибридных популяций. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1962, вып. 29, с. 15—29.

Поляков И.Я. Достижения и задачи экологии в борьбе с грызунами — вредителями сельского хозяйства. — Зоол. журн., 1962, т. 11, вып. 11, с. 1601—1617.

Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань, 1960. 486 с.

Пястолова О.А. 1971. Полевка-экономка. — В кн.: Млекопитающие Ямала и Полярного Урала. — Труды Ин-та экологии растений и животных, вып. 80. Свердловск, с. 127—149.

Свириденко П.А. Размножение и гибель мышевидных грызунов. — Труды по защите растений, 1934. Сер. IV, вып. 3. Л. 59 с.

Свириденко П.А. О периодичности массовых появлений мышевидных грызунов. — II экол. конф.: Тезисы докл., ч. II. Киев: Изд-во Киевск. ун-та, 1950, с. 79—83.

Свириденко П.А. О росте и развитии лесной желтогорной мыши (Apodemus flavicollis Melch.). — Труды Ин-та зоологии АН УССР, 1951, т. 6, с. 127—135.

Свириденко П.А. Рост и развитие европейской рыжей полевки (Clethrionomys glareolus Schreb.). — Зоол. журн., 1959, т. 33, вып. 5, с. 756—766.

Семенов-Тян-Шанский О.И., Насимович А.А. Особенности колебания численности рыжих полевок. — Природа, 1949, № 3, с. 70—73.

Слоним А.Д. Основные пути исследования эколого-физиологической специализации млекопитающих. — Совещ. по вопр. экол. физиологии: Тезисы докл.. вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 98.

Смирнов В.С., Шварц С.С. Сравнительная эколого-физиологическая характеристика ондатры в лесостепных и природных районах. — Труды Ин-та биол. УФАН, 1959, вып. 18, с. 91—139.

Смирнов П.К. Размножение европейской земляной полевки (Microtus subterraneus de Selys Longchamps, 1836) в неволе. — Вестн. Ленинград. ун-та, 1963, № 9, с. 14—19.

Соколов Г.В. Животный корм в питании нутрий при полувольной системе разведения. — Каракулеводство и звероводство, 1950, № 1, с. 75—77.

Соколов И.И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Actiodactyla).— Фауна СССР, 1959. Нов. серия. Млекопитающие, т. I, вып. 3, с. 640.

Страутман Е.И., Шубин И.Г. К биологии степной пеструшки и узкочерепной полевки в Северном Казахстане. — Труды Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 1960, т. 13, с. 45—53.

Тарасов П.П., Абрамова С.Г., Демидова Е.К. Высокогорная полевка и некоторые наблюдения над ее восприимчивостью к чуме. — Изв. Иркутск. научно-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока, 1949, № 7.

Токтосунов А. Грызуны Киргизии. Фрунзе: Илым, 1958.

Тупикова Н.В. Методы определения возраста грызунов в целях изучения возрастного состава их популяций. — Вторая экол. конф.: Тезисы докл., ч. II, Киев 1950, с. 113—115.

Тупикова Н.В., Шведов А.П. К вопросу о систематическом положении, распространении и экологии алтайской высокогорной полевки. — Бюл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 4, с. 5—14.

Тюлин А.И. Экология размножения обского и ошейникового леммингов. — Экол. конф. по проблемам массового размножения животных и их прогнозам. Киев, 1940.

Федосенко А.К. Особенности экологии мышевидных грызунов Заилийского Алатау. — Труды Ин-та зоологии АН Каз. ССР, 1964, т. 23.

Федосенко А.К., Бернштейн А.Д. Материалы по размножению тянь-шанской лесной полевки в Заилийском Алатау. — Труды Ин-та зоол. АН Каз. ССР, 1963, т. 20. Алма-Ата, с. 153—163.

Федосенко А.К., Смирина Э.М., Бернштейн А.Д. Материалы по размножению горной серебристой полевки в Заилийском Алатау. — Бюл. МОИП, отд. биол, 1965, т. 60, с. 21—29.

Фенюк Б.К. Количественный учет мышей и полевок и проблема прогноза их численности на Юго-Востоке. — В кн.: Грызуны и борьба с ними, вып. 3. Саратов, 1950.

Фенюк Б.К., Шейкина М.В. Длительность жизни в природе полевок (Microtus arvalis Pallas). — Вестн. микроб., эпид. и паразит., 1940, т. XIX, вып. 3—4, с. 15—24.

Фирстов А.А., Вахромеев К.А., Сидоров В.М. Об уровне белкового питания мехового молодняка серебристо-черных лисиц. —, Каракулеводство и звероводство, 1950, № 5, с. 50—54.

Флеров К.К. Очерки по млекопитающим Полярного Урала и Западной Сибири. — Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств., 1933, VII серия.

Формозов А.И. Очерки экологии мышевидных грызунов, носителей туляремии. — Материалы по грызунам, вып. 1. М.: Изд-во МОИП, 1947. 96 с.

Чередование поколений и продолжительность жизни у грызунов/ С.С. Шварц, В.Г. Ищенко, Н.А. Овчинникова и др. — Журн. общ. биол., 1964, т. 26, вып. 6.

Шварц С.С. К вопросу о специфике вида у позвоночных животных. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 3, с. 507—524.

Шварц С.С. К экологии полевки Миддендорфа. — Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень, 1959а.

Шварц С.С. Некоторые биологические особенности арктической бурозубки. — Труды Салехард. стационара. УФАН, 1959б, вып. 1.

Шварц С.С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. — Труды Ин-та биол. УФАН СССР, 1959в, вып. 11, с. 132.

Шварц С.С. О возрастной структуре популяций млекопитающих. — Труды Уральск. отд. МОИП, 1959г, вып. 2, с. 3—22.

Шварц С.С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно Micromammalia) к условиям существования в Субарктике. — Труды Салехард. стационара УФАН, 1959д, вып. 1.

Шварц С.С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1960а, вып. 4, с. 113—177.

Шварц С.С. Принципы и методы современной экологии животных. — Труды Ин-та билогии УФАН, 1960б, вып. 21, с. 1—52.

Шварц С.С. Морфологические и экологические особенности землероек на крайнем северном пределе их распространения. — Труды Ин-та биологии УФАН, 1962, вып. 29, с. 45—53.

Шварц С.С. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. Т. I. Млекопитающие, Свердловск, 1963, 132 с.

Шварц С.С. Экспериментальные методы исследования начальной стадии микроэволюционного процесса (постановка проблемы). — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966, с. 21—32.

Шварц С.С. Эволюционная экология. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1969, вып. 65. Свердловск. 199 с.

Шварц С.С., Большаков В.Н., Пястолова О.А. Новые данные о путях приспособления животных к изменению среды обитания. — Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 4, с. 483—487.

Шварц С.С., Копеин К.И., Покровский А.В. Сравнительное изучение биологических особенностей полевок Microtus gregalis gregalis, M. g. major и их помесей. — Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 6, с. 912—926.

Шварц С.С., Павлинин В.Н., Сюзюмова Л.М. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье. — Труды Ин-та биологии УФАН, 1957, вып. 8, с. 3—60.

Шварц С.С., Покровский А.В. О метизации двух подвидов узкочерепной полевки. — Межвузовск. конф. по эксперим. генетике: Тезисы докл., ч.I.Л., 1961, с. 192.

Шварц С.С., Покровский А.В. Опыт сближения специфической подвидовой окраски резко дифференцированных подвидов путем отбора в лабораторной популяции. — Зоол. журн., 1966, т. 45, № 1, с. 119—124.

Шварц С.С., Покровский А.В., Овчинникова Н.А. Экспериментальное исследование принципа основателя. — Труды Ин-та биологии УФАН СССР, 1966, вып. 51. с. 29—35.

Шварц С.С., Пястолова О.А. Полевка Миддендорфа. — В кн.: Млекопитающие Ямала Полярного Урала. Свердловск, 1971, с. 108—126.

Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н. Метод морфофизиологических индикаторов. — Труды Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР, 1968, вып. 58. 387 с.

Шевченко В.В. Государственный заповедник Аксу-Джабаглы. — Труды Гос. заповедника Аксу-Джабаглы, 1948, вып. 1. Алма-Ата, "Кайнар".

Шилова Е.С. О некоторых особенноснях размножения краснохвостой песчанки в Северном Приуралье. — В кн.: Вопросы экологии. Киев, 1957, с. 117—124.

Шубин И.Г. Экология полевки Стрельцова в Казахском нагорье. — Труды Ин-та АН Каз. ССР, 1959, т. 10, Алма-Ата, с. 86—112.

Щербина Е.И. К изучению размножения афганской полевки (Microtus afghanus afghanus Thomas) в Бадхизе. — Изв. АН Туркм. ССР. Сер. биол., 1962, № 1, с. 15—18.

Чернышев В.И. К распространению и биологии высокогорной или серебристой полевки в Таджикистане. — Докл. АН Тадж. ССР, 1956, вып. 16.

Янушко Ф.А. Заметки по биологии сурка Мензбира (Marmota menzbieri Kasch.). — Зоол. журн., 1951, т. 30, вып. 6., с. 629—636.

Abderhalden E., Kotshneff N., London E., Loewy A. Die Wirkung des Höhenklimas auf den tierischen Organism-Pflugers. — Arch. Ges. Physiol., 1927, 216.

Adamczewska K. Intensivity of reproduction of the Apodemus flavicollis (Melchior, 1834) during the period 1954–1955. – Acta Theriol., 1961, vol. V, 1.

Arvol A., Ilmen M., Koponen F. On the agressive behaviour of the Norwegian lemming (Lemmus lemmus). With special reference to the sounds produced. – Arch. Soc. Zool. Bot. Fennical "Vanamo", 1962, v. IX, N 2.

Barbehenn K.R. A field study of growth in Microtus pennsilvanicus. – J. Mamm., 1955, v. 36, N 4, p. 533–543.

Bazan-Kubik J. Variations in the thymus gland of the harvest Mouse. Micromys minutus (Pallas, 1778). – Acta Theriol., 1961, vol. 4, N 14, p. 285–287.

Bednarz M. Tchoráze, fretki i tchorzofretki. – Hodowca drob inwentarza, 1964, N 9, p.5–9.

Bednarz M. Biologica rozrodu tchorzofretek. – Hodowca drobn. inwentarza, 1965, N 3, p. 7–10.

Beer L.R., Maelepd C.F. Seasonal reproduction in the meadow vole. – J. Mamm., 1961, vol. 43, N 4, p. 585–590.

Bernstein I.S. Social status of two hybrids in wild troop of Macaca irus. – Folia primatol., 1968, vol. 8, N 2, p. 32–36.

Biological peculiarities of seasonal generations of rodents, with special reference to the problem of senescense in mammals/Schwarz S.S., Pokrovski A.V., Istschenko V.G. a. al. – Acta Theriol., 1964, vol. 8, N 2.

Blake B.H. Hibernation in ground squirrels. – Discovery, 1968, vol. 3, N 2, p. 5–10.

Borowski S. Variations in density of coat during the life cycle of Sorex araneus L. – Acta theriol., 1958, vol. 2, N 14, p. 286–289.

Braambal F., Rowlands J. Reproduction in the Bank vole (Eutomys glareolus Schrend). 1. The oestrus cycle of the female. – Philos. Transl. Rog. Soc., 1936, Ser. B, vol. 226, London, p. 71–97.

Bradshaw W.M. Species discrimination in the Peromyscus leucopus group of mice. – Tex. J. Sci., 1965, vol. 17, N 3.

Brentijes B. Bastardierung von Mähnenschaft, Ammotragus lervia (Pallas, 1777) und Hausziege, capra hiscus (Linney, 1758), in Altägypten. – Säugetierkunde, Mitt., 1968, Bd. 16, N 2, S. 38–42.

Buchalzyk T. Variabilita't der Feldspitzmaus, Crocidura leocodon. (Hermann, 1780) in Ost-Polen. – Acta Theriol., 1960, vol. IV, N 10, p. 159–174.

Buchalzyk A. Variation in weight of the interval organs of Sorex araneus Linnaeus, 1758. – Acta Theriol., 1961, vol. V, N 16, p. 229–252.

Buchalzyk A. Norniki Jako zwierzeta laboratoryjne IV Nornikaruda Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780). – Zwierz. lab., 1969, Bd. 7, N 2, S. 61–87.

Buchalzyk A. Reproduction, mortality and longvity of the bank vole under laboratory conditions. – Acta Theriol., 1970, vol. 15, N 1–12, p. 153–176.

Christian I.I., Davis D.S. The reproduction of adrenale weight in rodents by reducing population life. – Transl. 20th North. Am. Wildlife, 1955.

Christian I.I., Davis D.S. The relationship between adrenale weight and population status of urten norwag rats. – J. Mamm., 1956, vol. 37, N 4, p. 475–486.

Clarke J.R. Influence of members on reproduction and survival in two experimental vole population. – Proc. Roy. Soc., 1955, Bd. 144, p. 914–920.

Colvin M.A., Colvin D.V. Breeding and fecundity of six species of voles (Microtys). – J. Mannol., 1970, vol. 51, N 2, p. 417–419.

Cooper J.E. Odservations on the steppe lemming (Lagurus lagurus) in captivity. – Proc. Bristol. Natur. Soc., 1964, vol. 31, N 1.

Dawson N.D. Fertility and size inheritance in a peromyscus species cross. – Evolution, 1965, vol. 19, N 1, p. 44–55.

Dawson W.D. Postnatal development in Peromyscus maniculatus-polionotus hybrids. 1. Developmental landmarks and litter mortality. – Ohio J. Sci., 1966, vol. 66, N 5, p. 518–522.

Dehnel A. Badania nad rodzajem Sorex L. – Ann. UMCS, 1949, Sect. C., vol., IV, p. 17–97.

Dehnel A. Studies on the genus Neomys Kanp. – Ann. UMCS, 1950, Sect. C, vol. V, p. 1–63.

Dehnel A. The biology of breeding of common Shrew Sorex araneus L. in laboratory conditions. – Ann. UMCS, 1952, Sect. C, vol. VI.

Dice L.R., Liebe M. Partial in fertility between two members of the Peromyscus truei group of Mice. – Contr. Lab. Vert. Gen. Michigan, 1934, vol. 5, N 1–4.

Eisenberg J.F. 1963. The intraspecific social behaviour of cricetine rodents of the genus Peromyscus. – Amer. Midland Nat., 1963, vol. 69, N 1.

Egoscul H.J., Bittmenn J.G., Petrovich J.A. Some fecundity and longvity record for captive small mammals. – J. Mammal., 1970, vol. 51, N 3, p. 622–623.

Elton Ch. Mice. Oxford, Voles a Lemmings, 1942.

Engländer H., Amtmann E. Introgressive hybridisation von Apodemus sylvaticus und A. tauricus in Westeuropa. – Natur wissenschaftlichen, 1963, Bd. 50, N 7, p. 312–313.

Frank F. Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmaus plagen (M. arvalis). – Zool. Jahrb., 1953, Bd. 82, H. 1/2.

Frank F. Beitrag zur Biologie insbesonderes Jugendwicklunger Schneemaus (Chionomys nivalis Mart). – Zsch. F. Tierpsychologie, 1954, Bd. 2, N 1.

Frank F. The causality of microtine cycles in Germany. – J. Wildlife Manag., 1957, Bd. 21, N 2.

Frank F. Zur Biologie der Berglemmings, Lemmus lemmus (L.). Ein Beitral zum Lemming-Problem. – Z. Morphol. Okol. Tiere, 1962, Bd. 51, N 2.

Frank F. Die Wufzeit des Waldlemmings Miopus schisticolor (Zilljeborg, 1844). – Zeitschrift Säugetierkunde, 1967, Bd. 32, N 3, S. 172–173.

Frank F. Zur Kenntnis der spanischen Feldmaus (Microtus arvalis asturianus Miller, 1908). Mitüberlegungen über der biologischen Erfolg der kleneren Feldmaus-Formen. – Bonn. Zool. Beitr., 1968, Bd. 19, N 3–4, S. 189–197.

Gebczynska Z. Morfological variability of Lagurus lagurus (Pallas, 1773) in laboratory conditions. – Acta Theriol., 1967a, vol. 12, N 36. **41**, p. 533–543.

Gebczynska Z. Reproduction of Lagurus lagurus (Pallas, 1773) in laboratory. – Acta Theriol., 1967b, vol. 12, N 36–41, p. 521–532.

Gebczynska Z. Nornik jako zwiersta laboratoryjue II Lemming steptowy, Lagurus lagurus (Pallas, 1773). – Zwierb. lab., 1969, t. 7, N 2, t. 14–30.

Gebczynska Z., Buchalczyk A. Nornikijake zwierzbta laboratoryjne. III Nornik polnocny, Microtus oeconomys (Pallas 1776). – Zwierz. lab., 1968, t. 7, N 2, s. 37–60.

Gier H.T., Cooksey B. Microtys ochrogarter in the laboratory. – Trans. Kans. Acad. Sci., 1967, vol. 70, N 2, p. 256–265.

Hall E.R. Mammals of Nevada. Univers. of Calidornia press, 1946. 710 p.

Hall F., Dill D., Barron G. Comparative physiology of high altitudes. – J. Cellular Compar. Physiol., 1936, vol. 8, N 3, p. 301–313.

Hamilton W.S. The mammals of Eastern United States. – Handbooks of Am. mat. high., editet by Albert Hazen wright, 1943, vol. 11.

Hansen R. Age and reproductive characteristics of mountaun pocket gophers in Colorado. – J. Mamm., 1960, N 3, p. 323–335.

Harris V.C. Experimental evidence of reproductive isolation between two subspecies of Permyscus maniculatus. – Contr. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich., 1954, N 70.

Hesse R. Des Herzgewicht der Wirbeltiere. – Zool. Jahrb., Allg. Zool., 1921, Bd. 38, N 3, S. 243–364.

Hoffmeister D.F., Lee M.R. Taxonomic review of cottontails Salvilalagus floridanus and Sylvilagus nuttallii. in Arizona. – Amer. Midland Naturalist. 1963, vol. 70, N 1.

Horner B.E., Taylor J.M. Systematic relationships among Rattus in southern Australia: evidence from crossbreeding experiments. – C.S.L.R.O. Wildlife Res., 1965, vol. 10, N 1.

Jewell P.A., Fullagar P.J. Fertility among races of the field mouse (Apodemus sylvaticus) and their failure to from hybrids with the yellow-necked mouse (Apodemus flavicollis). – Evolution, 1965, vol. 19, N 2, p. 175–181.

Ivanova V.V. [*Иванова В.В.*]. Hybrids of yaks and Siberian and simmental cattle. – Proroda, 1953, 42 (4).

Kalela P., Oksala T. Sex ratio in the wood lemming, Nyopus schisticolor (Liljeb) in nature and captivity. – Turunylipiston julk., Sar. all., 1966, N 37. 24 p.

Kellog R.H., Reed D.F., Food A.R. Comparison of acid-base balance and respiratory responce to CO_2 during altitude acclimatization. – Federat. Proc., 1958, 17.

Kirkpatrick R.L., Valentine G.L. Reproductive rates in captive pine voles, Microtus pinetorum. – J. Mammal., 1970, vol. 51, N 4, p. 779–785.

Kratochvil J., Pelikan J., Seber Z. Roslor ctyr populaci hrabose mokradnihoz Ceskoslovenska. – Zool. listy, 1956, t. 5, N 1, s. 63–72.

Kubik J. Analisis of the Pulawy population of Sorex araneus araneus L. and Sorex minutus minutus L. – Ann. UMCS, Sec. L, 1951, vol. 5, p. 11.

Laurie E.M. The reproduction of the house-mouse (Mus musculus) living in different environments. – Proc. Roy. Soc., ser. B. 1946, N 872, vol. 133.

Lin I. Some norwegian small mammal faunas: A study based ontrappings in West and North Norway. – Oikos, 1954, vol. 5, N 1.

Little C.C. Preliminary report on species cross in rodents Mus musculus x Mus Wagneri. – Pop. Mich. Acad. Sci., 1928, 8.

Liv T.T. Hybridization between Peromyscus maniculatus oreas and P.m. gracillis. – J. Mamm., 1954, vol. 35, N 3, p. 448–449.

Matthey R. Le polymorphisme chromosomigue des Mus africanus du sonsquense Leggada. Revision general portant sur l'analyse de 219 individuals. – Rev. Snisse Zool., 1966, vol. 73.

Mystkowska E.T. Cytologische Metode der Geschlechtstimmung bei Fetus von Sorex araneus L. – Acta Theriol., 1965, N 9.

Petrusewicz K. Influence of presence of their own population on the results of fights between male mice. – Bull. Acad. polon. sci. Ser. Sci. biol., 1958, vol. 6, N 1.

Petrusewicz K. Research of rapidity on the formation on interpopulation relations and sense of ownership of cages in mice. – Bull. Acad. polon. sci., Ser. sci. Biol., 1959, vol. 7, N 8.

Petrusewicz K., Wilska T. Investigations of the influence of inter-population relations of the result of flights between male mice. – Ecol. polsca, A-7, 1959, N 14.

Pinter A. Reproduction and growth for two species of grass-hopper mice (Chychmys) in laboratory. – J. Mamm., 1970, vol. 51, N 2, p. 236–243.

Pinter Aclita J., Negus Normann C. Effects of nutrition and photoperiod on reoproductive philosophy of Microtus montanus. – Amer. J. Physiol., 1965, vol. 208, N 4, p. 633-638.

Pucek Z. Sexual maturation and variability of the reproductive system in young [Shrews (Sorex. L.)] in the first calender year of life. – Acta Theriol., 1960, vol. 3, N 19.

Pucek Z. Norniki jako, Zwierzeta laboratoryjue I Wstep, programpadan, warunki hodowei. – Zwierz. lab., 1969, t. 7, N 2, s. 7–13.

Raethel H.S. Tierverluste in Zoologischen Gärten, ihre Ursachen und Masnahmen zu ihrer verhütung. – Monatgh. Veterinarmed. 1958, vol. 13, N 9.

Rauschert K. Sexuelle Affinität zwischen Arten und Unterarten von Rötelmäusen (Clethrionomys). – Biol. Zbl., 1963, Bd. 82, N 6.

Rechstein H. Populationsstudien an Erdmäusen, Microtus agrestis L. (Markierungsversucje). – Zool. Jahrb., 1959, abt. 3, H. 86, N 4–5, S. 367–382.

Reed D.I, Kellog R.H. Changes in respiratory responce to CO_2 during natural sleep at sea level and at altitude. – J. Appl. Physiol., 1958, 13.

Richter K. Die Wirkung einiger klimatischer Factoren sowie des Jareszeitlichen Periodizität auf den Erythrocytenspiegel europäischen Reptilien. – Zool., Abt. Physiol., 1933, H. 52, N 3.

Rörig G., Börner C. Studien über Gebiss Mitteleuropäischen rezenter Mäuse. – Arb. Keis. Biol. Anst. Land-Fortwirtsch., 1905, Bd. 3.

Sawin C.F. Hematology of sealevel and high-altitude native Sonoran deer mice. – Amer. J. Physiol., 1970, Bd. 218, N 6, p. 1701–1703.

Schubart H. Zur Variabilität von Sorex araneus L. – Acta Theriol., 1958, vol. 2, N 9.

Sealander J.A. The influence of body size, season, sex, age, and other factors upon some blood parameters. – J. Mamm., 1964, vol. 45, N 4, p. 598–616.

Serafinski V. Badania morphologiczne i ecologiczne nad polskimi gatunkami rodzaju Sorex (Insectivora, Soricidae). – Acta Theriol., 1955, vol. 1, N 3.

Shvartz S.S., Bolshakov V.N., Olenev V.G., Pjastolova O.A. [Шварц С.С., Большаков В.Н., Оленев В.Г., Пястолова О.А.] Energy flow through mammal populations. Warszawa, 1969.

Sicorska-Piwowska Z. Zagadnienie gatunku politypowego w obrebie rodziny-Cercopithecidae (Primates). — Przegl. zool., 1964, t. 8, N 4.

Stein G. Biologische studien an deutschen Kleinsägern. — Arch. Naturgesch., 1938, Bd. 4, N 7.

Stein G.H.W. Die Feldmaus (Microtus arvalis Pall.). Die Neue Brehn-Bücherrev, 1958.

Tupikova N.V., Sidorova T.A., Konovalova E.N. [*Тупикова Н.В., Сидорова Т.А., Коновалова Е.Н.*] Method of age determination in Clethrionomys. — Acta theriol., 1968, vol. 13, N 8, p. 99—115.

Wasilewski W. Badania nad morphologia Clethrionomys glareolus glareolus Schreb. — Ann. UMCS, Sect. C. V, VII, 1952, N 3, s. 119—211.

Zeida J. Vekove slozeni populaci nornica rudeho (Clethrionomys glareolus Schreb.). — Zool. listy, 1961, t. 10, N 3, s. 249—264.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Содержание и разведение полевок в лабораторных условиях 9

Размножение 14

Сезонные изменения плодовитости . . . . . —
Природная и потенциальная плодовитость ряда специализированных видов 24
Сезонные изменения скорости полового созревания самок 41
О возрастных пределах сохранения половой потенции у мелких грызунов 46
Скорость роста молодняка полевок в зависимости от времени рождения 47

Сезонные колебания веса тела 54

Влияние освещения и рациона на проявление некоторых биологических циклов у полевок 72

Гибридизация и изучение биологической специфики форм неясного таксономического ранга 75

Изучение двух подвидов полевки-экономки и их гибридов . . . . . —
Результаты гибридизации двух подвидов узкочерепной полевки 79
Сравнительное изучение полевки Миддендорфа, северосибирской полевки и их гибридов 88
Гибридизация и сравнительная характеристика признаков обыкновенной и закаспийской полевок и их гибридов 109
Гибридизация и изучение биологической специфики памирской и арчевой полевок 115

Изучение морфофизиологических особенностей горных видов полевок в условиях эксперимента 127

Заключение 134

Литература 135

электронный вариант: Гребенников М.Е. июнь 2014 г.

Александр Владимирович
Покровский,

Владимир Николаевич
Большаков

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЭКОЛОГИЯ ПОЛЕВОК

Утверждено к печати
Институтом экологии растений
и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР

Редактор издательства
В.Х. Марусич

Обложка художника
С.Б. Генкиной

Художественный редактор
И.Ю. Нестерова

Технические редакторы
Н.М. Бурова, Г.П. Каренина

ИБ № 16398

Подписано к печати 06.03.79
Т – 01350
Формат 60x90 1/16.
Бумага офсетная № 1
Усл.печ.л. 9,3. Уч.-изд.л. 10,2
Тираж 1 100 экз. Тип. зак. 1006.
Цена 1 р. 60 к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука",
117864 ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 94а;

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34,
9-я линия, 12