

Н.Ю. ФЕОКТИСТОВА

ХОМЯЧКИ РОДА *PHODOPUS*

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕОГРАФИЯ,
ЭКОЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ, ПОВЕДЕНИЕ,
ХИМИЧЕСКАЯ КОММУНИКАЦИЯ



Москва ❖ 2008

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова

Программа фундаментальных исследований Президиума РАН
«Биоразнообразие и динамика генофондов»

Н.Ю. Феоктистова

ХОМЯЧКИ РОДА *RHODOPUS*

**Систематика, филогеография,
экология, физиология, поведение,
химическая коммуникация**

Товарищество научных изданий КМК

Москва ❖ 2008

Феоктистова Н.Ю. Хомячки рода *Phodopus*. Систематика, филогеография, экология, физиология, поведение, химическая коммуникация. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2008. 414 с. + вкл.

Книга посвящена хомячкам рода *Phodopus*, относящихся к подсемейству Cricetinae. В ней рассматриваются особенности филогении, филогеографии, систематики, экологии, этологии и физиологии этих видов. В монографии обобщены как собственные данные автора, полученные в результате 17-летних исследований кожных желез, поведения, химической коммуникации, физиологии, особенностей сезонной биологии, размножения и филогеографии представителей данного рода, так и обобщенные литературные данные зарубежных и отечественных авторов.

Книга предназначена для широкого круга зоологов, экологов, этологов и физиологов, студентов биологических вузов.

Рецензенты: акад. РАН *В.Н. Большаков*, д.б.н. *А.В. Суров*, д.б.н. *И.А. Жигарев*
Ответственный редактор: д.б.н. *О.Ф. Чернова*

Feoktistova N.Yu. Dwarf hamsters (*Phodopus*: Cricetinae): systematics, phylogeography, ecology, physiology, behaviour, chemical communication. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2008. 414 p.

The genus *Phodopus* (Rodentia, Cricetidae) includes three species of Palaearctic hamsters: roborovskii or desert hamster (*Ph. roborovskii*), djungarian hamster (*Ph. sungorus*), and Campbell' hamster (*Ph. campbelli*). The two latter species are widely used as laboratory animals for photoperiodism, thermoregulation, basal metabolism studying as well as carcinogenesis, radioactivity resistance and many others aspects of physiology and biomedicine. Furthermore, the genus is of the great interest for study of microevolution. The dwarf hamsters form a monotypic group which seems to be the oldest clade of Old World' hamsters subfamily (Cricetinae). Within the group two species — *Ph. sungorus* and *Ph. campbelli* — may interbreed (their hybrids are partially fertile) in laboratory but are allopatric. On the other hand, *Ph. campbelli* and *Ph. roborovskii* are partly sympatric but never breed.

The book represents the original data (resulted from 17 years of studying) of the dwarf hamsters water and energy metabolism, skin glands morphology and function, hair structure, behaviour and chemical communication, seasonal changes in reproduction and hormonal activity state, phylogeography and genetic diversity as well as a review of recently known data of these and some other (morphology, karyology, phylogeny, distribution, feeding preferences, parental activity, spatial population structure, etc.) aspects of the species biology. The broad adaptive means of Old World' hamsters are discussed in summarizing of our knowledge of these cute animals.

Введение

*Светлой памяти моего научного руководителя
Владимира Евгеньевича Соколова посвящается*

Данная монография обобщает результаты исследований трех видов хомячков, относящихся к одному роду — *Phodopus*, который представляет базальную группу подсемейства Cricetinae.

Долгое время считалось, что хомяки Старого Света являются группой вымирающей. На основе анализа морфологических перестроек, в частности, в зубной и пищеварительной системах, Н.Н. Воронцов пришел к выводу, что низшие хомякообразные Старого Света, достигнув бурного расцвета к миоцену, затем были вытеснены более прогрессивными Murinae, Gerbilinae и Microtinae — процветающими молодыми группами грызунов, занявшими ниши Cricetinae (Воронцов, 1960, 1982). Николай Николаевич писал, что «...начиная с позднего миоцена – плиоцена эта группа находится в состоянии «биологического регресса». Кроме того, ряд ученых отмечали, что характерный для хомяков Палеарктики устойчивый тип динамики численности свидетельствует как о биологическом регрессе этой группы, так и о пониженных темпах эволюции в ней (А.Н. Северцов, 1931; С.А. Северцов, 1936; Воронцов, 1960, 1982). Естественным следствием продолжительного биологического регресса является уменьшение биологического разнообразия, которое, как известно, ведет к снижению жизнеспособности популяций. Уровень генетического разнообразия отражает «эволюционное здоровье» популяций, а его снижение ведет к общему уменьшению адаптивных возможностей отдельных особей и популяций, что проявляется в нарушении процесса размножения, понижении устойчивости к стрессам, инфекционным и паразитарным заболеваниям и т.д.

Однако, представленные в настоящей монографии данные по уровню генетического разнообразия, особенностям микроэволюционных процессов, широкому спектру морфологических, физиологических, поведенческих адаптаций позволяют усомниться в правомерности выводов Н.Н. Воронцова.

Уникальные адаптивные возможности представителей рода *Phodopus* позволили двум видам рода — джунгарскому хомячку (*Ph. sungorus*) и хомячку Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) — занять заметное место в качестве

лабораторных животных, наряду с мышами, крысами, сирийскими хомяками и некоторыми другими грызунами.

Благодаря джунгарскому хомячку был раскрыт целый ряд механизмов, связанных с сезонностью. Хомячок Кэмпбелла еще в 70-е гг. прошлого столетия в России послужил моделью для исследований спонтанного заболевания раковыми опухолями разных типов и локализаций. Именно на этом объекте получен ряд интересных и неординарных данных, продемонстрировавших, что мохноногие хомячки менее восприимчивы к введению таких канцерогенов, как уретан и метилхолантрен, чем другие виды лабораторных грызунов (Погосянц и др., 1970а). В дальнейшем, исследования по изучению проблемы рака, были продолжены на этих животных канадской исследовательницей Кэтрин Вин-Эдвардс. При изучении проблемы рака молочной железы на двух видах хомячков рода *Phodopus*, ей удалось найти первую часть ответа на вопрос о том, почему возникает рак этого органа (Guimont, Wynne-Edwards, 2006). Но наибольших успехов канадские ученые достигли в изучении физиологических механизмов родительского поведения у этих видов животных и, в особенности, поведения самцов-отцов.

Наши исследования свидетельствуют о том, что мохноногие хомячки могут служить очень удобной моделью для изучения проблем детского энтероколита (Феоктистова, 1994; Феоктистова и др., 2004).

Мохноногие хомячки — не только объекты лабораторных исследований, но и весьма популярные домашние питомцы, причем особенно часто в домашних условиях разводят хомячков Кэмпбелла, называя их джунгариками — ошибка, которая многократно повторена как в зарубежной, так и в отечественной литературе, и которую мы постарались исправить в первой главе данной монографии.

Третий, наименее изученный вид рода, хомячок Роборовского (*Ph. roborovskii*) — крайне интересный и важный объект исследований, так как обладает целым рядом уникальных адаптационных особенностей, выработавшихся как приспособление к обитанию в засушливых районах с резкоконтинентальным климатом, в том числе в экстрааридных пустынях. К сожалению, этот вид изучен гораздо хуже двух других видов рода, и наши исследования, представленные в данной работе, позволят частично заполнить имеющийся пробел в знаниях по их физиологии, экологии и коммуникации. Полученные результаты особенно важны и актуальны, так как хомячок Роборовского включен в Красную книгу Казахстана и в Приложение III Красной книги Российской Федерации, как вид со слабо изученной экологией.

Хомячки рода *Phodopus* ранее рассматривались в монографиях, посвященных хомякам Палеарктики (Flint, 1966; Воронцов, 1982), где описанию их биологии отводилось незначительное место. Более того, во всех предыдущих монографических сводках, да и во многих статьях, посвященных этим животным, *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* описывались как подвиды одного вида, а именно джунгарского хомячка (*Ph. sungorus*). В середине 1990-х гг. была окончательно доказана их видовая самостоятельность, что естественно, нашло свое отражение в настоящей монографии. Многолетняя путаница привела к множеству неточностей и ошибок в диагностике этих видов. Целый ряд исследований проведен на непонятно каком виде, и, соответственно, результаты этих работ могут иметь неверную интерпретацию. До сих пор в ряде музеев оба эти вида этикетированы одинаково, что создает большие проблемы при работе с коллекциями.

К настоящему времени как в России, так и за рубежом накопился огромный фактический материал по морфологии, особенностям физиологии, экологии, этологии представителей этого рода, который требовал обобщения. В монографию вошли как собственные результаты 17-летних исследований кожных желез, поведения, химической коммуникации, физиологии, особенностей сезонной биологии, размножения и филогеографии представителей данного рода, так и обобщенные литературные данные зарубежных и отечественных авторов.

Я выражаю огромную признательность и благодарность академику Владимиру Евгеньевичу Соколову — моему научному руководителю, без которого эта работа вообще не была бы начата. В книге большое внимание уделено кожному покрову, специфическим кожным железам и их функциям, и это вполне закономерно, так как Владимир Евгеньевич всю свою жизнь занимался всесторонним изучением кожного покрова млекопитающих и создал замечательную научную школу, к последователям которой я отношу и себя, продолжающую плодотворные исследования в этой области.

Данная работа выполнена при поддержке и помощи моих коллег, соавторов и друзей.

Я благодарна своим соавторам, редакторам и всем сотрудникам ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, помогавшим в подготовке рукописи этой книги: И.Г. Мещерскому, О.Ф. Черновой, Е.Г. Потаповой, А.В. Сурову, В.В. Рожнову, М.И. Шатуновскому, М.А. Кабанову, В.С. Шишкину, Е.С. Бродскому, В.Ф. Куликову, Н.К. Джемухадзе.

Я признательна всем, кто участвовал в проводимых мной исследованиях, обучал необходимым методикам, давал ценные рекомендации и советы: сотрудникам ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН — Н.Ю. Васильевой, Е.И. Наумовой, Н.А. Ушаковой, Н.Г. Нестеровой, М.В. Холодовой, С.В. Найденко, В.В. Вознесенской; сотруднику Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова В.С. Лебедеву.

Я хочу поблагодарить моих дипломников и аспирантов: М.В. Кропоткину, Е.Р. Давыдову, С.Ю. Гурева, А.В. Гуреву, П.М. Бовина.

Молекулярно-генетические исследования были бы невозможны без помощи целого ряда моих коллег и друзей, принимавших участие в подготовке и проведении экспедиций или предоставивших материал для анализа. Это А.В. Суров, И.Г. Мещерский, И.А. Тихонов, С.В. Найденко, П.А. Сорокин, Е.Ю. Звычайная, Н.Ю. Васильева (сотрудники ИПЭЭ РАН), Т.А. Дупал (ИСЭЖ СО РАН), В.Е. Кирилук (Даурский государственный заповедник), Н.Д. Шешуков (г. Барнаул), К.К. Ахметов, Б.К. Жумабекова и С. Титов (Павлодарский государственный пединститут), Р. Гатерман и К. Нойманн (Институт зоологии университета Мартина-Лютера (г. Галле, Германия). Всех их я искренне благодарю. Хочу отметить также помощь жителей Кош-Агачского района Республики Алтай, указавших нам места обитания хомячков.

Отдельную благодарность выражаю фондам России, гранты которых оказали финансовую поддержку при выполнении разных разделов работы: РФФИ (№ 06-04-49-528, № 06-04-48-039, № 06-04-49-575), программе фундаментальных исследований Президиума РАН «Биоразнообразии и динамика генофондов».

ЧАСТЬ I

ИСТОРИЯ ОПИСАНИЯ, СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕОГРАФИЯ МОХНОНОГИХ ХОМЯЧКОВ И СОЗДАНИЕ ЛАБОРАТОРНЫХ КОЛОНИЙ

Глава 1. История описания видов рода *Phodopus* и создание лабораторных колоний

Первым из представителей рода *Phodopus* в руки исследователей попал джунгарский хомячок. Его, под названием «*Mus sungorus*», описал в 1771 г. знаменитый путешественник, академик Петр Симон Паллас (рис. 1.1) во время своей экспедиции по районам современного Казахстана, проходившей с 1768 по 1774 г.

Книга «Путешествие по разным местам Российского Государства по повелению Санкт-Петербургской Императорской Академии Наук» (на немецком языке) (Pallas, 1773) (рис. 1.2) вышла в свет, пока сам Петр Симон Паллас еще был в экспедиции. Ученый обрабатывал собранные материалы в зимние месяцы, когда путешествовать было сложно, и отправлял путевые записи частями в Петербург, где две книги его дневников на немецком языке, снабженные замечательными гравюрами Ничмана, вышли в свет уже в 1770 и 1773 г. (описание *Mus sungorus* дано в издании 1773 г.).

Впервые джунгарских хомячков П.С. Паллас встретил в окрестностях форпоста Грачевский 14 июля 1771 г. (по старому стилю). Окрестности форпоста были столь интересны для естествоиспытателя, что П.С. Паллас провел целый день, описывая флору и фауну «...сухих и горячих гор, а также могильных холмов, где живность водилась в изобилии... В том числе в изобилии там был и новый род точками испещренных зюнгорских мышей...» (рис. 1.3).

Описание джунгарского хомячка, данное П.С. Палласом, звучит столь красиво, самобытно и верно, что мы решили привести его целиком.



Рис. 1.1. Академик Петр Симон Паллас (1741–1811).

P. S. Pallas

D. A. D. Professors der Natur-Geschichte und ordentlichen Mitgliedes der
Rusisch-Kaiserlichen Academie der Wissenschaften, der freyen Oeconomischen
Gesellschaft in St. Petersburg, wie auch der Römisch-Kaiserlichen
Academie der Naturforscher und Königl. Engl. Societät.

Reise

durc

verschiedene Provinzen

des

Russischen Reichs.

Zweiter Theil.

Zweites Buch

vom Jahr 1771.

S t. P e t e r s b u r g,

gedruckt bey der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften 1773.

Рис. 1.2. Обложка книги П.С. Палласа, в которой приведено первоописание «*Mus sungorus*» — джунгарского хомячка.

«Мышь Зюнгорская (*Mus sungorus*) (как именовал ее автор) видом совсем похожа на хомяка, но величиною меньше земляной мыши. Голова коротенькая, щекастая, усы густые; зубы передние желтые, мешки за щеками превеликие, кои простираются даже до самых плеч. Ушки кругленькие, голенькие. Передние лапки четырехпалые, большой палец маленькой без ногтя. Туловище и ноги коротенькие. Хвост прекороткий, кругловатый. Цвет на спине и голове серый, с черной по спине полосой, бока разноцветные; по ним имеются белые пятна, меж коими проседают к спине темные полосы, из коих первая выходит от ушей и простирается изгибом к лопаткам, вторая треугольная перед ледвями, третья спускается по заду, между ею и проседающей темной полоской находятся также белые пятна. С изподи (с брюшка) весь зверек, равно как и ноги и кончик хвоста белый. Находится любопытное сие животное на холмистых сухих полях в полуденной стране около Иртыша. Нора со многими отнорками, к коим проход длинный простирается под самую земли поверхность; но у самечиков она проще. Рожает в июне по шести и по семи, и молодые вырастают скоро. Из норы выходят днем» (рис. 1.4).

Надо заметить, что о джунгарском хомячке П.С. Паллас упоминает еще в двух своих трудах: в книге «*Novae species quadrupedum e glirum ordin*» (Pallas, 1778) и в главном зоологическом произведении своей жизни — «*Zoographia Rosso-Asiatica*», вышедшем в свет в 1811 г. уже после смерти автора. Причем, в «*Zoographia Rosso-Asiatica*» П.С. Паллас относит джунгарского хомячка уже не к мышам, а к хомячкам и называет его *Cricetus songarus*. К уже приведенному выше описанию, автор добавляет, что хомячок «...животное неповоротливое, кусачее». Почему же П.С. Паллас присвоил хомячку такое «имя» «*sungorus*» («*Mus sungorus*»), а затем, *Cricetus songarus*? Этот термин является дословным переводом латинского названия вида, происходящего от географического термина



Рис. 1.3. П.С. Паллас в процессе сбора ботанической коллекции (Рисунок взят с сайта <http://webdoc.sub.gwdg.de/ebook/a/2003/petersburg/html/bio/Pallas.htm>).



Рис. 1.4. Гравюра джунгарского хомячка, выполненная Ничманом.

«Sungoria») (в различной, в том числе более поздней, транслитерации «Sungoria», «Zungaria», «Dzungaria», «Djungaria», в русском варианте — «Сунгария», «Зунгария», «Чжунгария», или «Джунгария»), употреблявшегося как название территории Ойратского (Джунгарского) ханства в XVII в. и первой половине XVIII в. Именно там, на территории Восточного Казахстана, входившей в состав Джунгарии в ее историческом понимании («Энциклопедический словарь», 1903), джунгарский хомячок был встречен П.С. Палласом. Там он обитает и поныне. Надо отметить, что на территории Джунгарии, по современным представлениям — области на северо-западе Китая (International Geographic Encycl., 1979; «Географический энциклопедический словарь», 1989), джунгарский хомячок не встречается.

Следующим, после джунгарского был описан хомячок Роборовского, пойманный участниками экспедиции по малоисследованным областям Центральной Азии (с 1893 по 1895 г.), возглавляемой Всеволодом Ивановичем Роборовским (рис. 1.5) (Роборовский, 1900). Первый экземпляр хомячка был пойман в июле 1894 г. на крайнем западе Нян-шаня (Китай) в верхнем течение р. Шарагол-джин, а второй — в июле 1895 г. в Цайдаме (Сыртын). Оба экземпляра были переданы в составе коллекций животных в Императорскую Академию Наук, где ждали описания 7 лет. Только в 1902 г. Константин Алексеевич Сату-



Рис. 1.5. Всеволод Иванович Роборовский (1856–1910).



Рис. 1.6. Константин Алексеевич Сатунин (1862–1915).

нин (рис. 1.6) описал пойманных хомячков в «Ежегоднике Зоологического музея Академии Наук» (сборник вышел в свет в апреле 1903 г.) (Satunin, 1902) (рис. 1.7). К.А. Сатунин описал внешний вид зверьков следующим образом: «Верх тела у них светло-коричневый с преобладанием песочного оттенка на лапах и спине. Область вокруг рта и низ тела — чисто белые. Волоски здесь белые в том смысле, что у корня они без примеси серого. Внешние части ушей у одного из описываемых экземпляров были покрыты редкими белыми волосками. У второго экземпляра — уши полностью голые, но это может быть результатом плохой консервации тушки. Нижняя часть густо опушенного хвоста и конечности у зверька белые. Стопы густо опушены белыми волосками. Верхние длинные вибриссы черные, нижние белые».

Именно К.А. Сатунин дал хомячку видовое название — *Cricetulus* («хомячок») *roborovskii*, в честь руководителя экспедиции, в которой был отловлен типовой экземпляр. Шкурки этих зверьков до сих пор хранятся в коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге и доступны специалистам (рис. 1.8).

На этом история описания хомячка Роборовского не закончилась. Ее продолжил хранитель коллекций млекопитающих Британского музея естественной истории Михаэль Родригес Олдфилд Томас — зоолог, описавший более 2000 новых видов и подвидов животных. Он

ЕЖЕГОДНИКЪ
ЗООЛОГИЧЕСКАГО МУЗЕЯ

ИМПЕРАТОРСКОЙ АКАДЕМІИ НАУКЪ.

ТОМЪ VII.

1902.

Съ 9 таблицами, 4 рисунками и 4 геогр. картами въ текстъ.

ИЗДАНЫЙ ПОДЪ РЕДАКЦІЕЮ

В. В. Заленскаго и Р. Г. Шмидта.

ИЗДАНИЕ ИМПЕРАТОРСКОЙ АКАДЕМІИ НАУКЪ.



САНКТПЕТЕРБУРГЪ.

ТИПОГРАФІЯ ИМПЕРАТОРСКОЙ АКАДЕМІИ НАУКЪ.

(Вас. Остр., 9 лин., № 12).

1902.

Рис. 1.7. Обложка «Ежегодника Зоологического музея Императорской Академии Наук», в которой приведено первоописание хомячка Роборовского.



Рис. 1.8. Голотип (лектотип) хомячка Роборовского.

просил своих соотечественников, живущих в Китае или путешествующих по этой стране, присылать ему образцы крупных и мелких животных. В результате этого он создал богатую коллекцию китайских видов в Музее естественной истории в Лондоне. Но Томасу всегда хотелось организовать систематические сборы в интересных с зоологической точки зрения странах: Японии, Китае, Монголии и Корее. В 1904 г. Хербранд Артур Рассел, XI герцог Бедфорд субсидировал экспедицию в эти страны. Герцог очень интересовался зоологией и в 1899 г. даже возглавлял Британское зоологическое общество. Экспедицией в Китай руководил исследователь Малькольм Андерсон. В мае 1908 г. в пустыне Ордос им был пойман неизвестный вид хомячка. Артур Карл Соверби, один из биологов, участвующих в экспедиции, писал, что Андерсон обнаружил его в песчаных дюнах, и это были «очаровательные зверушки, которых очень легко держать, так как они от природы практически ручные. У них много забавных привычек и особенностей. Они набивают до отказа свои защечные мешки просом или семенами трав, так что голова увеличивается и пропорции тела становятся очень смешными. Затем, когда к хомячку пристают или беспокоят его, он опорожняет свои мешки с помощью передних лапок. Он активно умывается, выполняя тщательно продуманные действия с регулярными интервала-



Рис. 1.9. Герцогиня Мария Бедфорд.

ми, и, будучи пойманным, ведет себя очень послушно, никогда не пытается ни укусить, ни вырваться и убежать прочь». В целом в этой экспедиции было поймано около десяти экземпляров этого вида.

В составе коллекций хомячки в том же году были доставлены в Британский музей и описаны Томасом. Типовым экземпляром был выбран взрослый самец, пойманный 8 мая 1908 г. Томас назвал вновь описанный вид в честь жены герцога Бедфорда — Марии Бедфорд — *Cricetulus betfordiae* (Thomas, 1908) (рис. 1.9). Эта женщина была не только замечательным орнитологом и таксономистом, в 1928 г. ее наградили Орденом Британской Империи за работы в области рентгенологии. Кроме того, герцогиня была известна

как бесстрашный пилот. Свой первый полет она совершила в 1926 г. в возрасте 61 года, а в 1929 г. герцогиня провела первые беспосадочные перелеты в Индию, а затем в Южную Африку.

Летом 1926 г. русский исследователь А.Н. Формозов во время экспедиции по Монголии в составе Зоологического отряда по научному исследованию Монгольской и Танну-Тувинской республик поймал и описал шесть хомячков, добытых в районе оз. Орок-нор и в дюнах около устья р. Туин-гол. Он отнес их к виду *Ph. roborovskii*, отметив, что у пойманных им зверьков цвет подшерстка верхней стороны тела чуть более красноватый, чем у описанных К.А. Сатуниным хомячков. Более того, А.Н. Формозов отмечал, что хомячок *Cricetulus betfordiae* (Thomas, 1908), совершенно идентичен хомячку Роборовского (Формозов, 1929).

Однако, из-за недоступности русской научной литературы для зарубежных авторов или по каким-то иным причинам, в англоязычных пуб-

ликациях авторы продолжали относить пойманных пустынных хомячков не к виду *Phodopus roborovskii* (в соответствии с зоологической номенклатурой), а к *Ph. betfordiae*. Даже в 1940 г. исследователь Аллен (Allen, 1940) в своем фундаментальном труде «Млекопитающие Китая и Монголии» продолжал описывать два вида пустынных хомячков — хомячка Роборовского и хомячка Бетфорди как разные виды. Причем всех зверей, отловленных в экспедициях организованных западными исследователями, он относил к последнему виду (Thomas, 1908). До этого, в 1930 г. исследователь Мори описал еще один вид хомячков, пойманных в центральной Маньчжурии, назвав их *Ph. praedilectus* (Аллен в своей книге о них не упоминает).

В 1950–1954 гг. видный отечественный зоолог А.Г. Банников (1954) показал, что все описанные выше виды (*Phodopus betfordiae*, *Ph. roborovskii* и *Ph. praedilectus*) должны быть отнесены к одному виду *Ph. roborovskii*, и, таким образом, окончательно разрешил вопрос о приоритетах.

В 1955 г. хомячки Роборовского были впервые пойманы советскими учеными М.Г. Петуховым и Н.В. Некипеловым на территории СССР, в Тувинской автономной области, в песках у оз. Тере-Холь (Петухов, 1957; Флинт, 1960). А в июле 1956 г. Д.И. Бибиков добыл беременную самку хомячка Роборовского в песках Айгыр-Кум, урочища Кабырга (Зайсанский район, Казахская ССР). Пески Айгыр-Кум расположены на левом берегу р. Черный Иртыш, в восточной части Зайсанской котловины, и далее они уходят за пределы государственной границы, в Китай (Бибиков, 1957). Таким образом, хомячок Роборовского был включен в состав фауны млекопитающих СССР.

В 1961 г. Н.Н. Воронцов, работая в составе Зайсанской экспедиции Зоологического института АН СССР, провел большие сборы (около 80 экз.) хомячков Роборовского в Призайсанье и отметил, что они не отличаются от хомячков, обитающих в Туве и Монголии (Воронцов, Крюкова, 1969). В 1968 г., когда III Среднеазиатская экспедиция Института цитологии и генетики СО АН СССР вновь посетила Зайсанскую котловину, Е.А. Ляпунова изготовила препараты хромосом местных хомячков Роборовского и обратила внимание на отличие их хромосом от тувинских. Так был описан новый вид хомячков из Зайсана, получивший название в честь Н.М. Пржевальского — *Phodopus przhewalskii*. В отличие от *Ph. roborovskii*, у которого диплоидный набор составлял, по мнению Н.Н. Воронцова и Е.П. Крюковой (1969), 28 хромосом, у *Ph. przhewalskii* он состоял из 34 хромосом. Авторы предположили,



Michael Thomas

Рис. 1.10. Михаэль Рогерс Олдфилд Томас — хранитель коллекций млекопитающих Британского музея естественной истории (портрет предоставлен В.С. Шишкиным).

ные там два мохноногих хомячка отличаются от экземпляров, принадлежащих к виду «*songarus*» («*sungorus*»). Описывая новый вид, он присвоил ему название «*campbelli*» («*Cricetiscus campbelli*») в честь К. Кэмпбелла, поймавшего типовой экземпляр 1 июля 1902 г. на караванном пути из Калгана в Табол, на северо-востоке Монголии (46°40'N, 114°E) примерно в 500 км к востоку от г. Урга (ныне Улан-Батор, столица Монголии) (Thomas, 1905). Заспиртованный взрослый самец, являющийся типовым экземпляром для вновь описанного вида, хранится и поныне в музее Естественной истории в Лондоне. Описание хомячка Кэмпбелла, данное Томасом в «Журнале естественной истории» (рис. 1.11), звучало следующим образом: «Новый вид (хомячок Кэмпбелла) близок к *S. songarus*, Pall., зверьку с полностью опушенными лапками. Цвет

что хомячок Пржевальского, широко распространенный в песках востока Зайсанской котловины, является видом-двойником хомячка Роборовского.

Позднее ситуация с хомячком Пржевальского прояснилась. Тщательный кариологический анализ, проведенный в 1973 г., показал, что у хомячков из Зайсана также, как и у хомячков из Тувы и всех других хомячков Роборовского, диплоидный набор хромосом составляет 34 (Раджабли, 1975), т.е. хомячок Пржевальского потерял видовой статус.

История изучения хомячка Кэмпбелла началась с уже упомянутого выше О. Томаса (рис. 1.10). В 1905 г., работая с маленькой коллекцией грызунов, собранной мистером К. Кэмпбеллом (C.W. Campbell) в Северо-Восточной Монголии и подаренной им Национальному музею Естественной истории Лондона, Томас пришел к выводу, что представленные

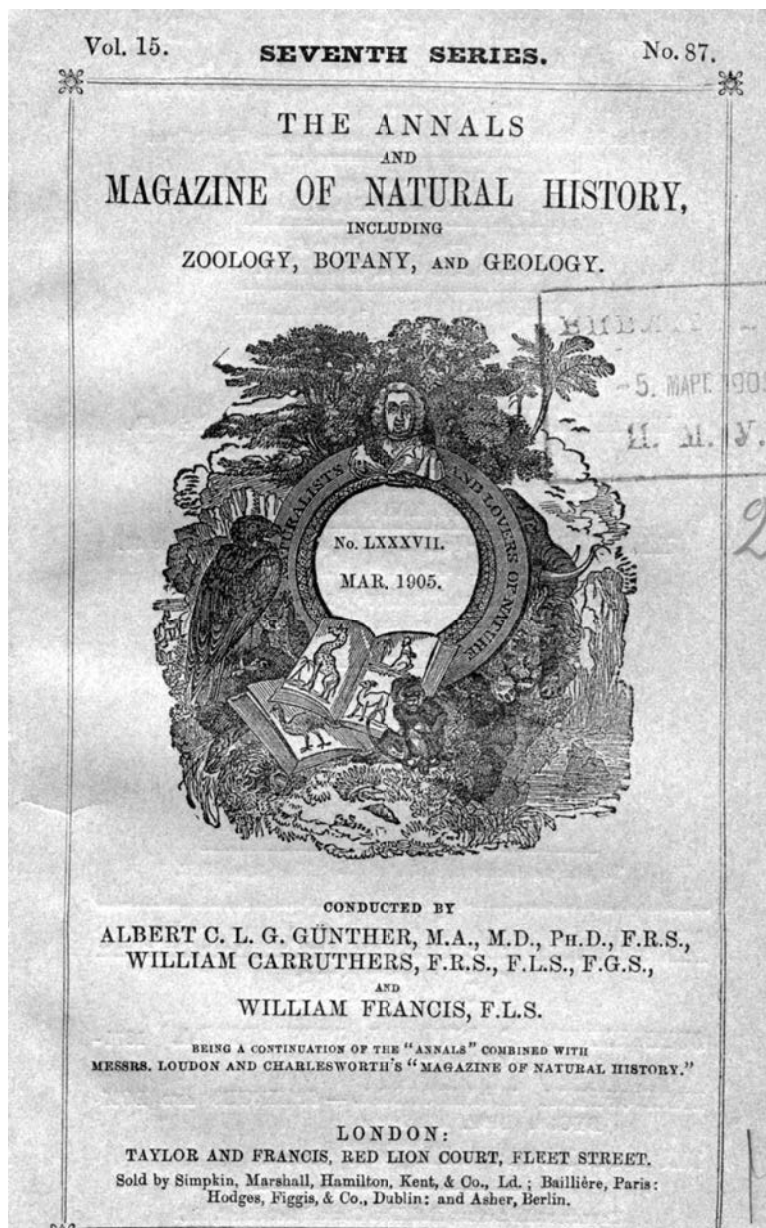


Рис. 1.11. Обложка «Журнала естественной истории», в котором было приведено первописание хомячка Кэмпбелла.

и разметка у джунгарского хомячка несомненно более яркая, чем у вновь описываемого вида, характерные светлые пятна на плечах, боках и бедрах контрастируют с общим цветом тела, но темная полоска на спине у джунгарских хомячков развита хуже, и спинная линия более тонкая и более резко очерчена. Спина серовато-желтая; бросающаяся в глаза темная полоса на спине становится едва заметной на макушке, более резко очерчена на затылке и сбегает к основанию хвоста. Пятна на боках кремовато-желтые, серая область, окружающая их, немного более темная. Волосы на брюшке синевато-серые в основании и кремовато-желтые на кончиках. Ушки маленькие, гораздо меньше, чем у *C. songarus*, и их черный цвет задней поверхности контрастирует с белой опушкой внутренней поверхности. Верхняя часть передних и задних лапок серебристо-белая. Подошвы сильно опушены, за исключением кончиков пальцев и трех маленьких подушечек в основании пальцев. Аналогичная ситуация обнаруживается и на подошвах задних лапок. Хвостик очень короткий, составляет примерно половину длины подошвы задней лапки. Форма хвостика булавообразная, цвет серебристо-белый. Череп короткий, форма мозговой коробки пропорционально большая, округлая. Слуховая капсула очень маленькая. Измерения тела и черепа (в мм): общая длина зверька — 87; хвоста — 7; задней лапки — 12; уха — 11; наибольшая длина черепа — 24; базальная длина — 10; зигматическая ширина — 13.7; длина носовых костей — 9; межорбитальное расстояние — 3.7; ширина мозговой коробки — 11.4; длина нёба — 9.8; диастема — 6.4; нёбное отверстие — 4.1×1.6; длина зубного ряда — 3.5. Этот очень красивый маленький зверек выглядит близким к *C. songarus*, но отличается от него очень маленькими ушками и иной окраской тела» (Thomas, 1905).

Интересно, что в коллекции Зоологического музея в Санкт-Петербурге хранятся хомячки Кэмпбелла, добытые гораздо раньше, чем экземпляр, описанный Томасом. Эти зверьки были привезены из экспедиций, возглавляемых русскими исследователями Г.И. Радде, Н.М. Пржевальским, П.К. Козловым, М.М. Березовским. Однако эти ученые, работавшие с добытым материалом, посчитали этих хомячков подвидом *C. songarus*, описанным П.С. Палласом, и отдельного описания зверькам дано не было (рис. 1.12).

В 1910 г. американец Дж. Миллер, работая с коллекциями, предложил присвоить всем известным мохноногим хомячкам статус самостоятельного рода — *Phodopus* (Miller, 1910). Два года спустя другой американский исследователь, Н. Холлистер, уже на основании соб-

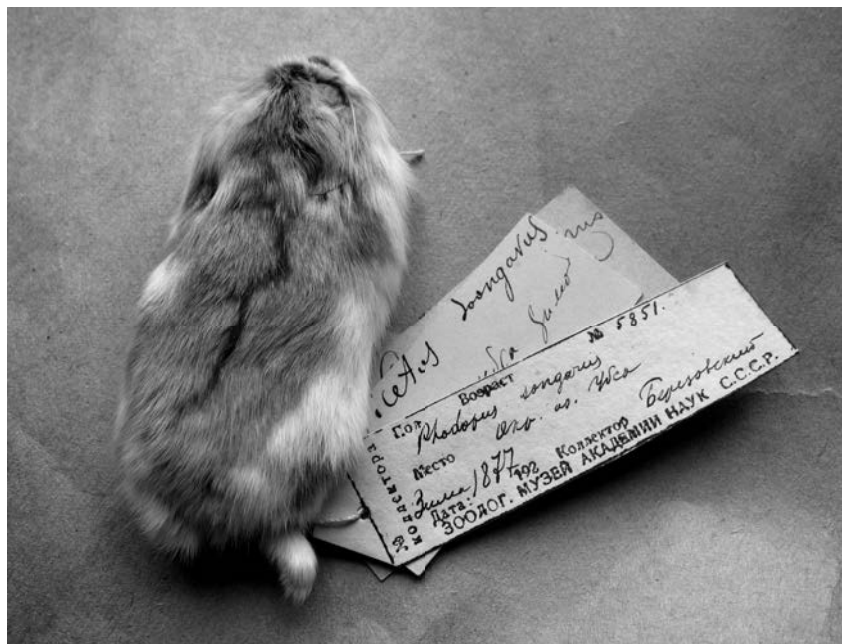


Рис. 1.12. Хомячок Кэмпбелла, пойманный М.М. Березовским в 1877 г.

ственных сборов в Чуйской степи на южном Алтае, описал еще один вид, относящийся к новому роду, и дал ему название *Phodopus crepidatus* (Hollister, 1912). Эта история заслуживает особого упоминания, как замечательный пример настойчивости и оперативности. Подготовка экспедиции в горные районы Алтая, Сибири и Монголии началась в Гарвардском университете зимой 1912 г. Летом экспедиция была успешно проведена, а уже осенью того же года ее результаты были опубликованы Холлистером. А ведь даже сейчас, в начале XXI в., поездка в Чуйскую степь не то что из Америки, а даже из Москвы — изрядная проблема, и не только из-за современной дороговизны. Железнодорожного сообщения с теми краями как не было, так и нет, а в 1912 г. не существовало ни авиационного, ни автомобильного транспорта.

Однако новый вид, описанный Холлистером, не был признан. Более того, хомячок Кэмпбелла, описанный Томасом, также долгое время не выделялся в качестве самостоятельного вида. Его считали расой или подвидом джунгарского хомячка.

В результате, род *Phodopus* долгое время включал два вида: хомячка Роборовского (зверька без темной полоски на спине) и джунгарского

(хомячка с темной полоской на спине). Все же, после того, как была доказана видовая самостоятельность хомячка Кэмпбелла (Сафронова и др., 1992, 1999; Соколов, Васильева, 1993; Сафронова, Васильева, 1996), название джунгарский, было оставлено только за зверьками, обитающими в Восточном Казахстане и прилегающих районах России. За хомячками из Китая, Монголии и прилегающих степных районов России — Чуйской степи, Тувы, «диких степей Забайкалья» — сохранилось название «хомячок Кэмпбелла» (*Mammal species of the world*, 2005; Павлинов, 2006).

У истоков лабораторного разведения мохноногих хомячков в России, а может быть и в мире, и их использования в биологических и медицинских исследованиях стояли профессора М.Н. Мейер (Зоологический институт АН СССР, Санкт-Петербург) (рис. 1.13), Е.Э. Погосянц (Институт экспериментальной и клинической онкологии АМН, Москва). Начиная с 1960 г., М.Н. Мейер с сотрудниками отлавливали в природе и привозили в лабораторию хомячков Кэмпбелла из двух районов СССР — Забайкалья (Борзинский р-н) и Тувы (Эрзинский р-н), и

джунгарских хомячков из Хакасии (Минусинский р-н). Животные прекрасно размножались в лаборатории, и за четыре года было получено несколько десятков пометов (Мейер, 1967). Конечно, джунгарских хомячков держали и ранее, например, в трудах Московского зоопарка в 1949 г. была опубликована работа по наблюдениям за ростом и развитием этих хомячков (Адольф, 1949). Однако, для научных исследований разводить зверьков стали только с 1960-х гг.)

Основу колонии Е.Э. Погосянц составили одна самка и два самца хомячков Кэмпбелла, предоставленные М.Н. Мейер в 1965 г. и принадлежавшие к F3 тувинской популяции. За два года родились 744 детеныша, 76.6% из них дожили до окончания



Рис. 1.13. Сотрудник Зоологического института Российской академии наук Мария Николаевна Мейер (фото предоставлено Н.И. Абрамсон).

молочного вскармливания. Позже Е.Э. Погосянц вывела особую цветовую морфу хомячков Кэмпбелла желтоватого окраса с красными глазами, которая стала одним из основных лабораторных объектов онкологических исследований (Погосянц и др., 1970a). К сожалению, в настоящее время эта колония, по-видимому, полностью утрачена. Потомков зверьков из этих колоний можно встретить в зоомагазинах разных городов России и на Западе, но гарантировать чистоту линий вряд ли возможно.

Как попали джунгарские хомячки в руки европейских исследователей, история умалчивает. Известно только, что в конце 1960-х гг. чешский ученый Фигала (Figala), получив премию имени Гумбольта на проведение исследований, начал работать в лаборатории профессора Ашоффа в Институте Макса-Планка (Германия). В лабораторию он пришел с двумя размножающимися парами джунгарских хомячков. Скорее всего, Фигала получил своих зверьков из России, однако, точно мы этого не знаем. Именно эти зверьки дали начало колонии лабораторных животных в этом институте. Совместно с Голденом и Хоффманнами Фигаила провел первые наблюдения за сезонными особенностями поведения, изменениями массы тела и шерстного покрова у *Ph. sungorus* (Figala et al., 1973). Доктор Клаус Хоффманн в процессе этих исследований проникся большой любовью к хомячкам и понял их огромную перспективность как модели для исследования работы гипофиза. Он позаботился о том, чтобы джунгарские хомячки попали во многие лаборатории мира и стали одним из весьма популярных лабораторных животных (Steinlechner, 1998).

Немецкие исследователи активно изучали влияние холода на лабораторных зверей и структуры мозга животных, отвечающие за адаптации к низким температурам. Среди других лабораторных животных джунгарский хомячок оказался чемпионом. В определенных условиях эти зверьки могли выдерживать крайне низкие температуры ($-50...-60$ °C). Подобная устойчивость к холоду, отмеченная у *Ph. sungorus*, побудила известного немецкого физиолога Хельдмайера приехать в 1981 г. в Новосибирск. Исследователь хотел посмотреть, в каких условиях хомячки живут в природе. Международная экспедиция несколько дней работала в окрестностях Карасукского стационара СО АН СССР, где были пойманы молодые джунгарские хомячки. Хельдмайер увез этих зверьков с собой в Германию, и они послужили родоначальниками ряда европейских лабораторных колоний.

В 1984 г. из этого же места джунгарские хомячки были вывезены в Принстонский университет США канадской исследовательницей

К. Вин-Эдвардс, известной своими работами по отцовскому поведению хомячков и гормональной регуляции размножения. Она же вывозила в США (а затем в Канаду) хомячков Кэмпбелла из Эрзинского р-на Тувы в 1988–1990 гг.

В Москве чистые формы хомячков из Тувы, Алтая, Хакасии и Монголии поддерживались в течение ряда лет в виварии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. В настоящее время здесь содержат чистые формы хомячка Кэмпбелла из Центральной Монголии (р-н оз. Угий-Нур), а джунгарского хомячка — из Хакасии.

Хомячков Роборовского в неволе, по-видимому, не пытались содержать до 1970 г., пока их не привезли в Московский зоопарк участники Среднеазиатской экспедиции. Там колония хомячков Роборовского просуществовала некоторое время, но постепенно вымерла, и сейчас в Московском зоопарке их не содержат.

В лабораторию Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, хомячки Роборовского были привезены из Эрзинского р-на Тувы в 1986 г. Также как и на джунгарских и хомячках Кэмпбелла, на них исследуют особенности водного обмена, проблемы химической коммуникации, в том числе особенности гормонального ответа зверьков на различные естественные обонятельные сигналы от особей своего и близких видов.

Хомячки Кэмпбелла и джунгарские очень хорошо размножаются, и их легко содержать в домашних условиях, так что они заняли вполне законное место домашних любимцев и продаются во многих зоомагазинах как у нас в стране, так и за рубежом. Выведены цветовые варианты хомячков Кэмпбелла.

В Европу хомячки Роборовского (в частности, в Зоологическое общество в Лондоне) вывозились в конце 1970-х гг. из Московского зоопарка. Правда, в Англии развести зверьков не удалось, и вскоре они вымерли. В 1990 г. их вновь завезли в Англию из Голландии, но размножить по-прежнему не смогли. Только в последние годы этот вид стали успешно содержать как лабораторный объект в некоторых научно-исследовательских лабораториях Европы (в частности, в Англии и Германии), его стали продавать и в некоторых зоологических магазинах.

Из Московского зоопарка хомячки Роборовского вывозились в зоопарки и научно-исследовательские Институты США и Канады. В частности, их содержали в лаборатории зоологического факультета Университета Торонто (Канада), где ученые сравнивали рост и развитие детенышей этого вида и хомячка Кэмпбелла, отмечая, что разведе-

ние хомячков Роборовского дело крайне трудное и хлопотное. В лабораторию хомячки были доставлены из зоопарка г. Торонто, где, по-видимому, неплохо себя чувствовали и давали потомство (Ross, Cameron 1989). Что стало с этой колонией в настоящее время нам не известно.

В 2006–2007 гг. создана лабораторная колония хомячков Роборовского в Пекинском институте зоологии (зверьки-основатели добыты на биологической станции института, расположенной во внутренней Монголии).

В Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН сейчас поддерживается смешанная колония хомячков Роборовского, полученная от разведения особей, отловленных в разных частях ареала.

Глава 2. Систематическое положение рода *Phodopus* в подсемействе *Cricetinae* и видов в пределах рода. Механизмы изоляции

Род *Phodopus* входит в состав подсемейства хомяков (*Cricetinae*), семейства хомяковых (*Cricetidae*, Fischer, 1817); надсемейства мышинных (*Muroidea* s. lato); отряда грызунов (*Rodentia*) (Павлинов, Россолимо, 1998; Пантелеев, 1998; *Mammal species...*, 2005; Павлинов, 2006).

Современные хомяки подсемейства *Cricetinae* представляют собой отдельную филетическую линию, достаточно однородную как морфологически, так и экологически. Это обитатели открытых пространств (от лугов до пустынь, возделываемых угодий) от уровня моря до высокогорий (4500 м) палеарктической части Евразии. Внешне представители подсемейства — зверьки короткохвостые, тупомордые, с короткой задней ступней. Наибольшая длина тела 240–320 мм характерна для обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*), наименьшая, 75–92 мм, — для хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*).

Зверькам подсемейства *Cricetinae* свойственна преимущественно ночная активность, смешанный тип питания, одиночный образ жизни, снижение активности в зимний период и/или неглубокая спячка, регулярное запасание кормов на зиму, невысокая плотность населения, относительно устойчивая численность (по сравнению с другими степными и полупустынными видами грызунов), малая подвижность, норный или полунорный образ жизни.

Подсемейство представлено семью родами: *Cricetus*, *Cricetulus*, *Allocricetulus*, *Mesocricetus*, *Tscherskia*, *Cansymus*, *Phodopus* (Павлинов, 2006)¹.

Род Хомяки настоящие (*Cricetus* Leske, 1779) включает один вид — обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758).

Род Хомячки серые (*Cricetulus* Milne-Edwards, 1867), включает, по современным понятиям, два подрода с семью видами и одну «группу» с одним видом. В первый подрод *Cricetulus* объединены четыре вида: барабинский хомячок (*C. barabensis* Pallas, 1973); китайский хомячок (*C. griseus* Milne-Edwards, 1867) (по: Малыгин и др., 1992); хомячок Соколова (*C. sokolovi* Orlov et Malygin, 1988); длиннохвостый хомячок (*C. longicaudatus* Milne-Edwards, 1867). Во второй подрод *Urocrinetus* (не имеет русского названия) объединены два вида: корот-

¹ Систематическое деление видов приводится согласно этому изданию.

кохвостый хомячок (*Ur. alticola* Thomas, 1917); тибетский хомячок (*Ur. kamensis* Satunin, 1903).

Группа видов «*migratorius*» включает один вид: серый хомячок (*Cricetulus migratorius*, Pallas, 1973).

Род Хомячки эверсмановы (*Allocricetulus* Argyropulo, 1932) включает два вида: монгольский хомячок (*A. curtatus* Allen, 1925); хомячка Эверсмана (*A. evermanni* Brandt, 1859).

Род Хомяки средние (*Mesocricetus* Nehring, 1898) в классических системах объединяет от трех до пяти видов: золотистый (сирийский или переднеазиатский) хомяк (*M. auratus* Waterhouse 1839); хомяк Брандта (*M. brandti* Nehring, 1898); хомяк Радде (*M. raddei* Nehring, 1894); хомяк Ньютона (*M. newtoni* Nehring, 1898). Некоторые авторы относят сюда хомяка *M. rathgeberi*, добытого на о. Арматия (Эгейское море) и описанного в 1984 г.

Род Хомячки крысовидные (*Tscherskia* Ognev, 1914) состоит из одного вида: крысовидный хомячок (*Tscherskia triton* Winton, 1899).

Род Хомяки канские (*Cansumys* Allen, 1928) включает один вид: хомяк канский (*Cansumys canus* Allen, 1928).

Род Хомячки мохноногие (*Phodopus* Miller, 1910) объединяет три вида: хомячок Роборовского (*Ph. roborovskii* Satunin, 1903); хомячок Кэмпбелла (*Ph. campbelli* Thomas, 1905) и джунгарский хомячок (*Ph. sungorus* Pallas, 1773).

Большинство родов подсемейства Cricetinae описаны из позднего миоцена (возраст 7–12 млн лет). Наибольшего расцвета эта группа достигла в плио-плейстоцене (Аргиропуло, 1932; Kowalski, 2001).

Родоначальниками Cricetinae считаются Democricetodontini (иногда их включают в Megacricetodontini), которые были широко распространены в северном полушарии в начале и середине миоцена (Fahlbusch, 1969). Центром происхождения подсемейства считается территория современной Монголии и Китая (Монгольский очаг формирования степного (пустынно-степного) фаунистического комплекса) (Кучерук, 1959; Подтяжкин, Орлов, 1986).

Генетические исследования таксономии хомяков Старого Света в основном ограничиваются цитологическими данными (Раджабли, 1975; Gamperl et al., 1978) и исследованиями по аллозимам (Картавцев и др., 1984а, б). Существует значительное количество морфологических описаний видов этой группы (Воронцов, 1982), однако они не предоставляют надежной базы для филогенетических выводов. В этой связи

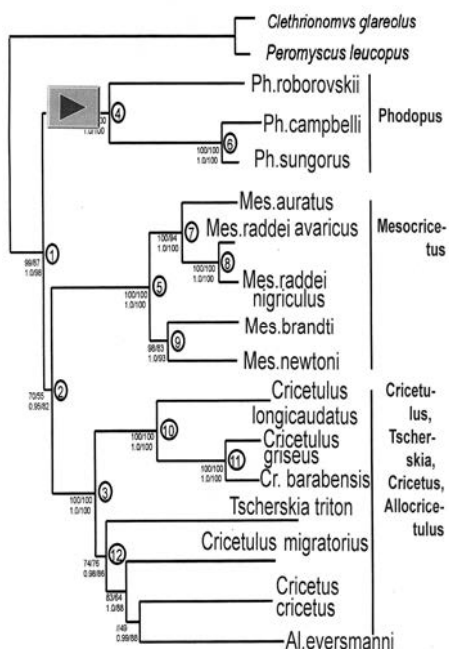


Рис. 2.1. Дендрограмма филогенетических отношений в подсемействе Cricetinae на основе анализа нуклеотидных последовательностей (Neumann et al., 2006).

расходятся с ранее полученными выводами, основанными на аллозимах или морфологических данных (Flint, 1966; Carleton, Musser, 1984, 1989; Картавцев и др., 1984), однако аналогичные три клады выделяются и при анализе хромосом (Картавцева, 2001; Romanenko et al., 2007).

Особенно интересен тот факт, что самой древней кладой (на основании анализа двух митохондриальных и одного ядерного гена) оказалась группа *Phodopus* (Neumann et al., 2006). Аналогичные результаты дает анализ хромосомных отличий (хотя при кладистическом анализе была использована другая внешняя группа) (Romanenko et al., 2007) (рис. 2.2). Время обособления этой клады от основной ветви Cricetinae оценивается в 8.5–12.2 млн лет (Neumann et al., 2006), хотя ископаемые остатки этого рода не известны до четвертичного периода (Falhbush,

реконструкция предковых форм дошедших до нас видов хомячков на основе ископаемых остатков оказывается сложным и спорным делом (Hir, 1997; Kowalski, 2001).

Нойманн с соавторами (Neumann et al., 2006), проанализировав систематику подсемейства Cricetinae на основе двух митохондриальных (цитохрома b и 12S РНК) и одного ядерного — (von Willebrant Factor exon 28) генов, получили дерево, по которому 15 видов, принадлежащих к 5 родам, разделяются на три филогенетически обособленные группы (рис. 2.1; табл. 2.1): *Phodopus*, *Mesocricetus* и *Cricetus* (последняя включает, собственно роды, *Cricetus*, *Tscherskia*, *Allocricetulus* и *Cricetulus*). Эти результаты

1969; Shaohua, 1984; Shaohua, Cai, 1991). Монофилетической группой является род *Mesocricetus*.

Род *Cricetulus* не монофилетичен с группой *Cricetulus migratorius*, проявляя большее сходство с видами родов *Cricetus*, *Tscherskia*, *Allocricetulus* (Neumann et al., 2006).

По мнению Нойманна с соавторами (Neumann et al., 2006), широкое распространение Cricetinae 8–10 млн лет назад может быть связано с расширением степей и открытых пространств в условиях засушливого климата, которое происходило в это время на территории Евразии.

По современным представлениям род *Phodopus* включает три вида: джунгарского хомячка *Phodopus sungorus* (Pallas, 1773), хомячка Кэмпбелла *Ph. campbelli* (Thomas, 1905) и хомячка Роборовского *Ph. roborovskii* (Satunin, 1903) (Павлинов, 2006).

Видовая самостоятельность хомячка Роборовского никогда не вызывала сомнений у исследователей. Хомячка Кэмпбелла долгое время

Таблица 2.1. Сходство между родами и видами подсемейства Cricetinae (%), двухпараметрическая модель Кимуры (по: Neumann et al., 2006)

Сравниваемые таксоны	Cyt b	12S	vWF
<i>Phodopus</i> / другие Cricetinae	22.6	8.6	7.6
<i>Mesocricetus</i> / <i>Cricetulus</i> , <i>Cricetus</i> , <i>Tscherskia</i> , <i>Allocricetulus</i>	20.1	8.3	6.7
<i>C. longicaudatus</i> , <i>C. griseus</i> , <i>C. barabensis</i> / <i>T. triton</i> , <i>C. migratorius</i> , <i>Cr. cricetus</i> , <i>A. eversmanni</i>	20.0	7.6	3.8
<i>Ph. roborovskii</i> / <i>Ph. campbelli</i> , <i>Ph. sungorus</i>	18.4	5.2	4.6
<i>M. brandti</i> , <i>M. newtoni</i> / <i>M. auratus</i> , <i>M. raddei</i>	11.5	4.7	1.1
<i>Ph. campbelli</i> / <i>Ph. sungorus</i>	4.5	1	0.5
<i>M. auratus</i> / <i>M. raddei</i>	6.3	3.4	1.5
<i>M. brandti</i> / <i>M. newtoni</i>	9.8	3.5	1
<i>C. longicaudatus</i> / <i>C. griseus</i> , <i>C. barabensis</i>	15.2	3	1.1
<i>C. griseus</i> / <i>C. barabensis</i>	4.3	0.9	1
<i>T. triton</i> / <i>C. migratorius</i> , <i>Cr. cricetus</i> , <i>A. eversmanni</i>	21.1	7.6	3.5

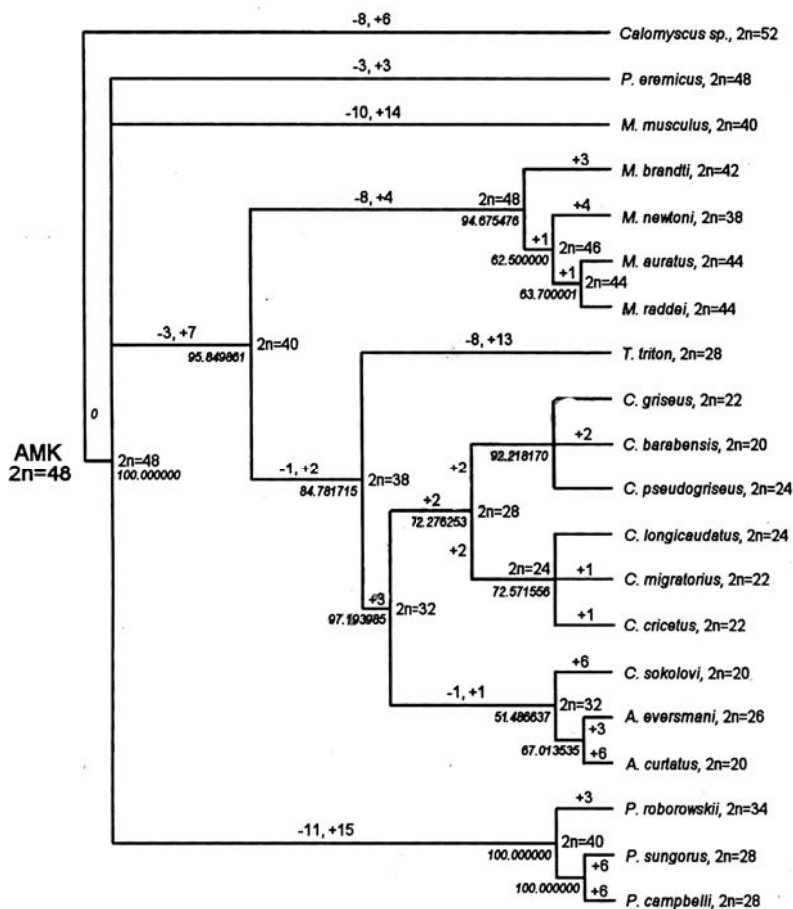


Рис. 2.2. Дендрограмма филогенетических отношений в подсемействе Cricetinae на основе анализа хромосомных перестроек (Romanenko et al., 2007).

считали подвигом джунгарского хомячка, и окончательно его видовая самостоятельность была доказана только после проведения тщательно гибридологического анализа (см. ниже). И хотя хомячок Кэмпбелла и джунгарский являются аллопатричными в природе (рис. 2.3, вклейка), тем не менее, они способны скрещиваться в лаборатории и давать потомство, в котором самцы стерильны, а самки фертильны.

Известно, что факторы, препятствующие скрещиванию видов, подразделяются на географические (пространственная разобщенность видов); экологические (приуроченность к разным биотопам, разные требования к условиям среды); этологические (различия в поведении); физиологические (различия в особенностях размножения, в сезонности); морфологические (различия в строении репродуктивных органов); гаметические (неспособность сперматозоидов оплодотворить яйцеклетку); нежизнеспособность или пониженная жизнеспособность гибридов первого поколения; стерильность гибридов первого поколения; нежизнеспособность или пониженная жизнеспособность и стерильность гибридов второго поколения и гибридов от возвратных скрещиваний (Dobzhansky, 1970).

Первые шесть факторов определяют презиготические механизмы изоляции, три последние — постзиготические механизмы изоляции (Майр, 1974).

2.1. Пре- и постзиготические механизмы изоляции у хомячков

Хомячок Роборовского аллопатричен с джунгарским хомячком и частично симпатричен с хомячком Кэмпбелла (рис. 2.3, вклейка). Однако он отличается от *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* целым рядом поведенческих, физиологических и морфологических особенностей, в совокупности обеспечивающих как пре-, так и постзиготические механизмы изоляции, и его гибридизация с хомячком Кэмпбелла и джунгарским невозможна ни в природе, ни в лаборатории. Что касается двух других видов рода — хомячка Кэмпбелла и джунгарского, то они аллопатричны в природе, хотя расстояние, разделяющие их наиболее близко расположенные популяции, (юго-запад Алтайского края и степи Хакасии — для *Ph. sungorus*; Курайская и Чуйская степи, Южная Тува — для *Ph. campbelli*) не превышает 420–450 км. Расположенные в этих районах покрытые лесом горные массивы (Алтай и Западный Саян) являются, очевидно, непреодолимой для хомячков преградой. Тем не менее, в условиях лаборатории, как отмечалось выше, эти два вида способны скрещиваться (см. ниже). И хотя исследователи отмечают, что у этих двух видов несколько отличаются ритуалы поведения при спаривании (Wynne-Edwards, Lisk, 1987) и каждый из них предпочитает обонятельные сигналы представителей своего вида (Vasilieva et al., 1996), тем не менее, при ссаживании в пары особи разных видов

скрещиваются между собой, хотя появление на свет первого выводка происходит гораздо позднее, чем при ссаживании в пару особей одного вида (Черепанова, 2001). В случае же перекрестного выращивания детенышей, они, достигнув половой зрелости, воспринимают особей чужого вида как собственного и скрещиваются с ними (Галкина и др., 1977; Соколов, Васильева, 1993). В этой ситуации время до рождения первого выводка, как при прямом так и при обратном скрещиваниях, гораздо короче, чем в случае ссаживания контрольных особей, выращенных в семьях своего вида.

Так как взаимоотношения особей в парах мохноногих хомячков в большей степени определяются химическими сигналами (Васильева, 1990; Телицына, 1993; Феоктистова, 1994; Суров, 2006 и др.), то нас интересовал вопрос, насколько сформированы хемокоммуникативные изолирующие механизмы у самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского, выращенных и достигших половой зрелости в семьях своего вида.

Обычно для оценки характера сформированности презиготических хемокоммуникативных механизмов особи-реципиенту предлагают для исследования химический сигнал противоположного пола своего и чужого видов. Чаще всего в таких исследованиях используют мочу эстральных самок, так как ее запах является значимым источником химических сигналов практически у всех исследованных видов грызунов. Компоненты мочи воспринимаются как основной обонятельной системой (ООС), так и дополнительной, или вомероназальной, системой (ВС). Обонятельный анализатор служит древнейшим хемосенсорным образованием, и именно ему принадлежит ведущая роль в формировании сложных форм поведения грызунов. Реакция животных, и, в частности, грызунов, на запах мочи разных особей как своего, так и других видов, может выражаться в разной степени в маркировочном и исследовательском поведении. Поэтому регистрация изменения данных форм поведения может служить косвенным методом оценки эффективности восприятия запахов у изучаемых животных. В свете вышесказанного, важным на наш взгляд, представляется оценка эффективности восприятия межвидовых запаховых сигналов как косвенным методом (регистрация поведения в ответ на запах мочи донора), так и непосредственное измерение уровня полового гормона тестостерона в плазме крови в ответ на запах мочи особей-доноров, так как информация, получаемая через ВО, поступает в области мозга, ответственные за половое поведение и, в частности, за выработку половых гормонов.

Мы исследовали как поведенческий, так и гормональный ответ самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского на запах мочи эстральных самок своего и аллопатрического вида (работа была проведена в условиях летнего светового и температурного режимов, так как нами показаны особенности гормонального и поведенческого ответа самцов на экскреты самок в разные сезоны года).

Полученные результаты показали, что самцы хомячка Кэмпбелла в ответ на внесение на чистую территорию мочи эстральных самок своего и аллопатрического вида демонстрируют достоверное ($P < 0.05$) возрастание общей маркировочной активности (суммарная маркировка среднебрюшной железой (СБЖ) и ано-генитальной областью) по сравнению с чистой территорией, а также купание в песке — элемент поведения, входящий в комплекс маркировочного. Кроме того, у тестируемых самцов достоверно ($P < 0.05$) возрастает исследовательская активность (стойки с упором на стенку и без упора) (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Суммарная частота проявления (за 10 мин) элементов поведения самцами хомячка Кэмпбелла ($n=10$) на чистой территории (контроль) и на территориях с мочой эстральных самок своего и аллопатрического вида ($X \pm Sx$)

Элемент поведения	Территория		
	Чистая	Запах самки <i>Ph. s.</i>	Запах самки <i>Ph. c.</i>
↑	52.4±12.1	95.4±23.6*	81.9±18.0*
Г	24.0±4.5	45.4±6.7*	50.3±5.1*
К	27.2±6.9	44.5±5.9	54.6±5.5
V	1.5±1.1	8.6±5.0	7.4±2.8
У	3.7±1.1	5.7±0.7	5.9±0.6
Z	1.7±0.4	4.8±0.9	4.6±1.2
Встряхивания	1.8±1.0	5.5±1.8	5.3±0.9
Маркировка СБЖ и Маго*	0.2±0.2	13.5±2.2*	16.5±2.2
Купание в песке	0.2±0.2	3.5±0.8*	4.9±1.4*

Условные обозначения: ↑ — стойки с упором на стенку; Г — стойки без упора на стенку; К — раскапывание субстрата; V — расчесывание брюха и боков тела; У — умывание мордочки; Z — чистка тела; Маркировка СБЖ — маркирование территории секретом среднебрюшной железы; Маго — маркирование территории ано-генитальной областью. * — $P < 0.05$ по сравнению с контролем.

Результаты наблюдения за поведением самцов джунгарского хомячка на чистой территории и в ответ на запах мочи эстральных самок своего и аллопатричного вида показали, что тестируемые животные реагируют на запах мочи эстральных самок обоих видов сходным образом, однако выраженность поведенческих реакций у них не такая яркая, как у самцов хомячка Кэмпбелла. В ответ на внесение на чистую территорию мочи эстральных самок своего и аллопатрического вида у них достоверно ($P < 0.05$) возрастает общая маркировочная активность (суммарная маркировка среднебрюшной железой и ано-генитальной областью) по сравнению с чистой территорией, а также достоверно ($P < 0.05$) возрастает исследовательская активность (суммарно стойки с упором на стенку и без упора) (табл. 2.3).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что у видов, разошедшихся в процессе эволюции относительно недавно (как это произошло в случае с хомячками Кэмпбелла и джунгарским), но ареалы которых полностью разобщены географически, процесс формирования механизмов репродуктивной изоляции может быть растянутым во времени, и хемокоммуникативные сигналы остаются сходными, вызывая сходный поведенческий ответ.

Таблица 2.3. Суммарная частота проявления (за 10 мин) элементов поведения самцами джунгарского хомячка ($n=10$) на чистой территории (контроль) и с мочой эстральных самок своего и аллопатричного вида ($X \pm Sx$)

Элемент поведения	Территория		
	Чистая	Запах самки <i>Ph. s.</i>	Запах самки <i>Ph. c.</i>
↑	39.2±12.3	74.3±13.3*	68.8±14.9*
Г	23.2±4.7	42.6±7.9*	33.3±6.3
К	15.2±3.5	19.1±4.6	21.2±6.6
V	0.6±0.4	2.8±1.2	3.0±1.8
У	2.8±0.5	5.0±0.5	7.1±1.9
Z	2.4±0.4	2.8±0.3	3.5±1.2
Встряхивания	0	0.4±0.4	0.8±0.5
Маркировка СБЖ и <i>Маго</i> *	0.2±0.2	5.3±1.6*	3.5±0.7*
Купание в песке	0.8±0.2	0	0

Условные обозначения и достоверность отличий как в табл. 2.2.

Более четкий ответ на вопрос о том, насколько сходна реакция самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского на мочу эстральных самок своего и аллопатрического вида может дать только непосредственное измерение уровня половых стероидных гормонов (в частности, тестостерона) в плазме крови самцов при экспозиции анализируемых запахов. В ответ на запах эстральных самок (по крайней мере своего вида) регистрируется специфическая активация гломерул в дополнительной обонятельной луковице, входящей в состав ВС (Амбарян, Вознесенская, 2004). ВС является специализированной для восприятия феромонов, в том числе содержащихся в моче мышей. Дополнительная обонятельная луковица связана прямыми анатомическими проекциями с задней долей амигдалы, в которой располагаются стероидные рецепторы. Возбуждение рецепторов дополнительной обонятельной луковицы, как следствие, вызывает выброс стероидных гормонов (в основном тестостерона) в плазму крови. Следовательно, правомочна и обратная закономерность — увеличение уровня тестостерона в плазме крови в ответ на предъявляемый запах свидетельствует о наличии активации гломерул дополнительной луковицы ВС.

Результаты нашего исследования показали, что после 30-минутной экспозиции самцы хомячка Кэмпбелла демонстрируют достоверное повышение уровня тестостерона (по сравнению с контролем) как на запах мочи эстральных самок своего вида, так и на запах мочи эстральных самок джунгарского хомячка (табл. 2.4).

Сходную картину гормонального ответа дают и джунгарские хомячки (табл. 2.4), тем не менее гормональный ответ на свой вид несколько

Таблица 2.4. Изменение уровня тестостерона у взрослых самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского в ответ на экспозицию мочи эстральных самок своего и аллопатричного видов ($X \pm Sx$)

Стимул\ вид	Самцы хомячка Кэмпбелла ($n=10$)	Самцы джунгарского хомячка ($n=10$)
Контроль (вода)	4.1±1.2	0.9±0.2
Моча самки джунгарского хомячка	12.2±2.2*	5.2±1.1*
Моча самки хомячка Кэмпбелла	10.8±1.8*	3.2±1.1*

* — $P < 0.05$ по сравнению с контролем.

выше, чем на близкий вид. Вероятно, в случае выращивания детенышей хомячка Кэмпбелла в семьях джунгарского хомячка (и наоборот), у них идет некоторая подстройка восприятия обонятельных сигналов, так что гормональный ответ на самку близкого вида в состоянии эструса становится аналогичным таковому на самку своего вида.

Таким образом, у этих двух видов химические сигналы, отвечающие за развитие полового поведения, сходны, и механизмы хемокоммуникативной презиготической изоляции не сформированы.

После оплодотворения в силу могут вступать постзиготические механизмы изоляции, которые выражаются в нарушении развития гибридного эмбриона. Причем, его гибель возможна на любой стадии: от зиготы до последних стадий беременности. Причины гибели эмбрионов разнообразны. Это и генетический дисбаланс, и иммуноцитогенетическая несовместимость, и увеличенные размеры плода, приводящие к неспособности самки нормально родить и т.д. В случае получения жизнеспособного гибридного потомства часто отмечается стерильность гибридов, которая может быть обусловлена как нарушениями в строении гонад, так и нарушениями на разных стадиях гаметогенеза.

Мы рассмотрим возможность действия **постзиготических механизмов** изоляции у хомячков Кэмпбелла и джунгарского.

Как отмечалось выше, долгое время хомячков Кэмпбелла и джунгарского считали разными расами или подвидами одного вида — джунгарского хомячка, несмотря на то, что их ареалы аллопатричны (рис. 2.3, вклейка).

Впервые, на кариологические различия в XII и XIII парах аутосом обратили внимание Н.Н. Воронцов с соавторами (Воронцов и др., 1967). На этом основании было высказано предположение об их видовой самостоятельности. Позже С.К. Раджабли и Е.П. Крюкова (1971) отметили стерильность самцов — гибридов от скрещивания этих двух видов.

Л.И. Галкина с соавторами (1977) указывали на определенные трудности получения гибридов между *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus*, однако эта работа не являлась систематическим исследованием. В течение почти 15 лет многие ученые продолжали отрицать видовую самостоятельность этих видов. Наиболее веским аргументом в пользу видовой самостоятельности *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* явилось специально проведенное исследование, в котором на большом статистическом материале была доказана стерильность гибридных самцов F1, сопровождавшаяся нарушением мейоза (Сафронова и др., 1992, 1999; Соколов, Васильева, 1993; Сафронова, Васильева, 1996).

Подробный сравнительный анализ размножения конспецифических пар хомячков Кэмпбелла и джунгарского и гетероспецифических пар этих видов, проведенный Е.В. Черепановой (2001), показал, что такие параметры, как число размножающихся пар и выводков на пару, интервал времени до рождения первого выводка, количество детенышей в выводке достоверно отличались у конспецифических пар, по сравнению с таковым у гетероспецифических (табл. 2.5).

Беременные самки при прямом скрещивании (ПР) (самка джунгарского хомячка скрещивается с самцом хомячка Кэмпбелла) часто гибли на поздних сроках беременности, что скорее всего было связано с крупными размерами эмбрионов. Наблюдались аномалии в развитии плодов (в частности, недоразвитие задних конечностей). При реципрокном скрещивании (РЦ) аналогичные проблемы отмечались реже. В гибридных выводках, при обоих вариантах скрещивания имелись отклонения в соотношении числа самцов и самок: при ПР это соотношение составляло 1:2, а при РЦ — 2:1.

Анализ массы тела новорожденных детенышей, проведенный Е.В. Черепановой (2001), показал, что гибридные особи F1ПР (гибриды от ПР) при рождении весили достоверно больше, чем детеныши обеих родительских видов, а гибридные особи F1РЦ (гибриды от РЦ) по этому показателю не отличались от новорожденных детенышей хомячка Кэмпбелла (табл. 2.5). У гибридов F1ПР масса тела как новорожденных, так и взрослых особей превышала таковую родительских видов (табл. 2.5), что, вероятно, является одним из факторов риска при вынашивании гибридного потомства самками джунгарского хомячка. Вообще, большие размеры гибридных детенышей, по сравнению с размерами детенышей исходных видов в одной из комбинаций РЦ — явление, неоднократно описанное в литературе (Орлов, 1968; Стекленин, 1985; Мейер и др., 1996). Как предполагают, оно обусловлено наследованием цитоплазматических факторов со стороны матери: их взаимодействие с ядерным геномом другого вида, вероятно, и приводит к ускоренному росту гибридных эмбрионов (Мейер и др., 1996).

Итак, при получении гибридов между джунгарскими хомячками и хомячками Кэмпбелла уже возникают проблемы, но появление гибридов все-таки возможно. Однако если самки-гибриды как от прямого, так и от обратного скрещивания фертильны (их фертильность несколько снижена), то все самцы — стерильны. Хотя их стерильность проявляется по-разному. Самцы F1ПР были более или менее сходными между собой по массе репродуктивных органов (масса семенников была

Таблица 2.5. Параметры размножения конспецифичных и гетероспецифичных пар хомячков Кэмпбелла и джунгарского ($X \pm m\sigma$) (по: Черепанова, 2001)

Параметры	Конспецифичные пары		Гетероспецифичные пары	
	<i>Ph. campbelli</i>	<i>Ph. sungorus</i>	\$ <i>Ph. sungorus</i> × # <i>Ph. campbelli</i>	\$ <i>Ph. campbelli</i> × # <i>Ph. sungorus</i>
Общее число пар (<i>n</i>)	210	140	78	83
Кол-во размножившихся пар (%)	98.1±0.9	96.6±1.5	32.1±5.2 ***, ###	80.1±4.4 ***, xxx, ###
Интервал до рождения первого выводка (дни)	24.4±1.2	31.1±1.5	66.8±8.8 ***, ###	64.3±6.5 ***, xxx, ###
Интервал между выводками (дни)	20.2±0.8	22.1±1.4	50.0±5.7 ***, ###	30.8±4.9 ***, xxx, ###
Гибель беременных самок (%)	0	0	50.0±5.7 ***, ###	2,4±1,7 ***, xxx, ###
Кол-во выводков на пару (<i>n</i> /месяц)	1.2±0.02	1.1±0.02	0.4±0.01 ***, ###	0.8±0.02 *, xx, ###
Размер выводка	5.4±0.1	5.8±0.1	2.3±0.1 ***, ###	2.9±0.1 ***, xxx, ###
Соотношение самцов и самок в выводках	1:1	1:1	1:2	2:1
Масса тела новорожденных самцов (г)	1.5±0.03 (<i>n</i> =36)	1.7±0.02 *** (<i>n</i> =44)	2.2±0.1 ***, ### (<i>n</i> =26)	1.5±0.03 #, xxx (<i>n</i> =21)
Масса тела новорожденных самок (г)	1.5±0.03 (<i>n</i> =50)	1.7±0.02 *** (<i>n</i> =37)	1.9±0.13 ***, # (<i>n</i> =28)	1.5±0.03 xxx (<i>n</i> =22)
Масса тела взрослых самцов (г)	34.1±1.2 (<i>n</i> =40)	30.9±0.7 * (<i>n</i> =54)	48.3±3.8 ***, ### (<i>n</i> =22)	32.9±2.3 xxx (<i>n</i> =32)
Масса тела взрослых самок (г)	31.3±1.5 (<i>n</i> =17)	28.9±0.7 (<i>n</i> =34)	39.4±3.5 *, # (<i>n</i> =16)	28.3±1.5 xx (<i>n</i> =20)

достоверно ниже, чем у взрослых самцов хомячка Кэмпбелла ($P < 0.001$), но не отличалась от аналогичного показателя самцов джунгарского хомячка) (табл. 2.6). Относительный вес этих органов у гибридов был достоверно ниже, чем у обоих исходных видов ($P < 0.001$). Самцы-гибриды F1 четко делились на три группы: группа «С0» — масса семенников от 9 до 25 мг; группа «СI» — масса семенников от 26 до 120 мг и группа «СII» — масса семенников от 120 до 370 мг. Все самцы F1PP принадлежали к группе «СII» (Черепанова, 2001).

При гистологическом анализе было обнаружено, что в группе «С0» семенные каналцы пусты (половые клетки отсутствовали); в группе «СI» в семенных каналцах имелись отдельные сперматогонии и сперматоциты, но сперматозоидов не было; в группе «СII» — в семенных каналцах наблюдались сперматогонии, сперматоциты и отдельные незрелые сперматозоиды.

Таким образом, все самцы-гибриды хомячков Кэмпбелла и джунгарского как от прямого так и от обратного скрещивания стерильны (хотя и в разной степени).

Здесь уместно вспомнить о правиле Дж.Б. Холдейна, сформулированном еще в 1922 г. «Если при гибридизация видов или популяций один пол отсутствует или стерилен, то это гетерогаметный пол, т.е. пол, у которого разные половые хромосомы. У млекопитающих и двукрылых насекомых — это самцы, у птиц и бабочек — это самки». Гибриды хомячков Кэмпбелла и джунгарского в очередной раз подтвердили это правило. Почему гетерогаметность приводит к стерильности? Для того чтобы понять эту проблему, необходимо вспомнить, как проходит в норме процесс мейоза у самцов и самок (Бородин, 1992; Бородин и др., 2005). Мейоз I начинается с профазы I — наиболее сложной и продолжительной фазы, которую часто делят на пять стадий: лептотену, зиготену, пахитену, диплотену и диакинез. Мейоз начинается с того, что гомологичные хромосомы находят друг друга. Как происходит этот процесс ученым пока точно неизвестно. Многие исследователи считают, что хромосомы начинают сближаться на стадии лептотены: их кон-

*, **, *** — достоверность отличий от *Ph. campbelli* ($P < 0.05, 0.01, 0.001$ соответственно);

#, ##, ### — достоверность отличий от *Ph. sungorus* ($P < 0.05, 0.01, 0.001$ соответственно);

x, xx, xxx — достоверность отличий от $\$Ph. sungorus \times \# Ph. campbelli$ ($P < 0.05, 0.01, 0.001$, соответственно).

Таблица 2.6. Масса семенников (мг) у самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского, гибридов F1 и гибридов от возвратного скрещивания ($X \pm mх$) (по: Черепанова, 2001)

Репродуктивный статус	Родительские виды		Гибриды					
	<i>Ph. camp.</i> (n=36)	<i>Ph. sung</i> (n=44)	FID (n=22)	FIR (n=32)	<i>Ph. camp.</i> # x+F1ПП (nft/nst= 18/17)	<i>Ph. camp.</i> # x+F1ПЦ (nft/nst= 11/13)	<i>Ph. sungorus</i> x+F1ПП (nft/nst= 27/22)	<i>Ph. sungorus</i> x+F1ПЦ (nft/nst= 31/37)
Фертильные (ft)	782.4 ±27.8	421.8 ±24.6***			830.0 ±26.1xxx	828.0 ±29.1xxx	546.1 ±34.5 ##,000,xxx	507.2 ±17.1 ##,000,xxx
Стерильные (st)			348.8 ±14.6 ***	92.3 ±16.2 000,###	357.4 ±37.2	374.0 ±19.9	131.5 ±26.8 ###	215.7 ±19.3 ###

*** — достоверность отличий от *Ph. campbelli* ($P < 0.001$);

#,##,### — достоверность отличий от соответствующего скрещивания с

Ph. campbelli ($P < 0.05$, 0.01, 0.001, соответственно);

0, 00, 000 — достоверность отличий от *Ph. sungorus* ($P < 0.05$, 0.01, 0.001, соответственно);

xxx — достоверность отличий от стерильных бэкроссов $P < 0.001$.

цы, скользя по ядерной мембране, собираются в одну точку и формируют структуру называемую «букетом». В букете гомологичные хромосомы оказываются вблизи друг от друга и приступают к взаимному опознаванию. Это происходит на следующей стадии мейоза I, носящей название зиготена (стадии попарного соединения гомологичных хромосом). Зиготена идет в два этапа: приблизительное распознавание — ранняя зиготена и окончательное — поздняя зиготена.

Как пишут М.П. Бородин с соавторами в своей статье (Бородин и др., 2005): «...Приблизительное распознавание хромосом может происходить по принципу штрих-кода. Ведь хромосома представляет собой комплекс ДНК и белков. Набор последних и характер связывания с ДНК во многом определяется последовательностью нуклеотидов. Поэтому каждая хромосома характеризуется только для нее специфическим распределением белков — определенным штрих-кодом. Поскольку у гомологичных хромосом последовательность ДНК в основном сходна, то и штрих-код имеет сходные характеристики.

Тонкое опознавание начинается с того, что в ДНК мейотических хромосом возникают множественные двунитевидные разрывы. Свободные концы разорванных ДНК принимают на себя специфические ферменты, с помощью которых они внедряются в неповрежденные районы ДНК других хромосом и пытаются там отыскать комплиментарные участки определенной длины. Найдя такой участок, внедрившаяся нить ДНК с ним спаривается. Тонкое опознавание заканчивается, когда количество связей между ДНК пары гомологичных хромосом достигает критического уровня. Клетка вступает в стадию пахитены (стадию толстых нитей). На этой весьма продолжительной стадии гомологичные хромосомы находятся в состоянии конъюгации достаточно долго, тесно соприкасаясь между собой. В некоторых местах бивалента хроматиды, принадлежащие к разным гомологам, перекрещиваются и рвутся. В процессе восстановления разрывов хроматид гомологичные хромосомы могут обмениваться соответствующими участками, т.е. происходит кроссинговер. Этот процесс может происходить в нескольких участках, обеспечивая более высокую степень рекомбинации наследственной информации в клетках. Связи между гомологами фиксируются определенными белками, и хромосомы остаются в таком спаренном состоянии до вступления в следующую фазу мейоза — диплотену (стадии раздвоившихся нитей). На этой стадии гомологичные хромосомы, составляющие бивалент, начинают отталкиваться друг от друга, но в участках кроссинговера (хиазмах)

они еще остаются соединенными. На последней стадии мейоза I (диакинезе — стадии отталкивания гомологичных хромосом) — отталкивание гомологичных хромосом продолжается, но они по-прежнему соединены хиазмами. Количество хиазм определяет конфигурацию, которую приобретают биваленты. Крестообразная форма характерна для бивалентов с одной хиазмой; кольцевая — с двумя. Три и более хиазмы приводят к образованию петель, лежащих перпендикулярно друг другу. На этой стадии хромосомы максимально спирализованы, укорочены и утолщены. Синтез РНК приостановлен. К концу профазы мейоза I ядерная оболочка растворяется, ядрышко исчезает, начинается формирование веретена деления.

Вскоре после этого у всех самцов млекопитающих, (включая хомячков), следует два цикла клеточного деления. После второго деления продукты мейоза окончательно превращаются в зрелые сперматозоиды, готовые к оплодотворению.

У самок млекопитающих первые стадии мейоза происходят еще до рождения. Мейоз доходит до стадии диплотены и останавливается. Мейотические деления происходят уже у взрослых самок. В каждый репродуктивный цикл финальные деления совершает одна или несколько клеток.

Вся сложная последовательность мейотических событий строго запрограммирована. Прежде чем перейти на следующую стадию мейоза, клетка сама себя проверяет, причем особенно строго на переходе от пахитены к диплотене. И если все в порядке, то мейоз продолжается, а если что не так, то клетка идет в «расход», т.е. переходит в апоптоз.

Клетка решает и такую казалось бы неразрешимую проблему — как не спаренные участки половых хромосом у гетерогаметного пола. Ведь для одной пары хромосом нельзя делать исключений из правил, так как контролеры исключений не понимают. В результате на стадии пахитены пара XY укутывается защитными белками и «отправляется» на периферию ядра, подальше от системы контроля. В результате, система контроля допускает клетку к следующей стадии.

Если сравнить процесс мейоза у самцов и самок, то разница заключается не только в расписании основных мейотических событий, но и в строгости контроля. На первый взгляд, у самок этот контроль должен быть более строгим, чем у самцов. Ведь именно самка затрачивает энергию на развитие плода, поэтому она должна быть уверена в его качестве. Ну а у самца проблем куда меньше — создать миллион сперматозоидов, и, если хоть несколько достигнут цели и оплодотворят яйцеклетку, то долг исполнен.

На самом деле, все оказывается наоборот. Контроль качества более строг при производстве мужских гамет. В зрелых ооцитах обнаруживается гораздо больше хромосомных aberrаций, чем в сперматозоидах. У самцов-мутантов по мейотическим генам мейоз останавливается на стадии пахитены или еще раньше. У самок с теми же самыми мутациями мейоз доходит до конца, и образуются зрелые ооциты, способные к оплодотворению и нормальному развитию. Возможно, в этом и заключается суть правила Холдейна для млекопитающих. Если у гетерогаметного пола (самцов) мейотический контроль более строг, чем у гомогаметного (самок), то у гибридов-самцов контроль будет браковать проблемные половые клетки и тем самым приведет к полной стерильности самцов.

Что мы и наблюдаем у хомячков рода *Phodopus*. Теперь, когда понятен путь прохождения мейоза у нормальных фертильных самцов, можно обратиться к стерильным гибридам. Отчего и как у них возникают проблемные половые клетки, что в них не нравится контролерам, и когда эти клетки бракуются (отправляются в апоптоз)?

Итак, все гибридные самцы хомячков Кэмпбелла и джунгарского, как от прямого, так и от обратного скрещивания являются стерильными, но стерильными, как мы уже отмечали выше, по-разному. У гибридных самцов группы «С0» мейоз останавливался практически не начавшись. У гибридных самцов группы «С1» в семенных канальцах присутствовали только клетки на стадии зиготены и пахитены, клеток на более поздних стадиях обнаружено не было. Следовательно, мейоз был «арестован» на стадии пахитены. У самцов группы «СII» происходила задержка мейоза на стадии пахитены, но не полная, как в группе «С1», а также серьезные нарушения на стадии — диакинез метафаза I. Половина клеток проявляла дегенеративные изменения как на стадии первого, так и второго деления мейоза.

Несколько иная ситуация возникает у самцов, рожденных от возвратного скрещивания (BC) гибридных самок с родительскими формами. При этом за счет восстановления большей части генома одного из родительских особей может происходить (и происходит) восстановление фертильности самцов. В этой ситуации половина самцов оказывается нормально фертильными. Мейоз у них доходит до конца и заканчивается формированием нормальных сперматозоидов. А другая половина оказывается стерильной, причем опять же по-разному (различные группы в таблице 2.5 не указаны): есть стерильные самцы «С0»; стерильные самцы «С1» и «СII» и субфертильные самцы группы «СIII»

(правда группы «C0» и «C1» были отмечены только у BCDS и BCRS). Нарушения в процессе мейоза у BC стерильных гибридов «C0», «C1» и «CII» оказались такими же, как и у стерильных гибридов FI соответствующих классов от РЦ скрещивания. Что касается субфертильных особей, то у них обнаруживаются клетки на всех стадиях мейоза I и II, и практически нет отличий от нормы. Однако, у субфертильных особей наблюдалась диссоциация X- и Y-хромосом на стадии диакинеза — метафазы I. Возможно, у субфертильных особей X- и Y-хромосомы наследуются от разных видов, с чем и связаны нарушения в процессах синапсиса конъюгации хромосом и их аномальная диссоциация, приводящая к нарушению фертильности BC (Сафронова и др., 1999). У нормально фертильных BC X- и Y-хромосомы наследуются от особей одного вида и, соответственно, синаптируют и ассоциируют нормально.

Итак, хомячки Кэмпбелла и джунгарские разделены географически и между ними существует репродуктивная изоляция, хотя и не полная, так как самки-гибриды являются фертильными, а самцы-гибриды — стерильны. Следовательно, по одному из самых важных критериев вида — репродуктивной изоляции — это самостоятельные виды, хотя очень близкие между собой (сестринские), что подтверждает молекулярно-генетический анализ (см. главу 5). За 1 млн – 800 тыс. лет, которые предположительно прошли с момента разделения предковых форм этих видов, они, естественно, накопили и продолжают накапливать как морфофизиологические, так и поведенческие различия, которые отражаются на популяционно-генетической структуре каждого из видов. Эти процессы заслуживают самостоятельного обсуждения, которому и посвящена пятая глава данной книги.

Что касается хомячка Роборовского, предки которого давно отделились от предков хомячков Кэмпбелла и джунгарского (около 5 млн лет назад), то у него полностью сформированы механизмы репродуктивной изоляции по отношению к двум другим видам рода. Этот вид никогда в лаборатории не скрещивается ни с хомячками Кэмпбелла (с которыми частично симпатричен в природе), ни с джунгарскими хомячками (с которыми аллопатричен).

Глава 3. Распространение и биотопическая приуроченность

Большая часть ареала джунгарского хомячка расположена на территории «настоящих» «разнотравно-дерновиннозлаковых» и «дерновинно-злаковых» степей Центрального и Восточного Казахстана (рис. 3.1; табл. 3.1) (Мещерский, 1992а, б). На севере ареал *Ph. sungorus* совпадает с территориями лесостепной зоны Северного Казахстана и юга Западной Сибири, на юге включает и участок, относящийся к зоне полупустынь. Анализ имеющихся в литературе сведений подтверждает подобную картину зонального и стациального распределения этого вида — приуроченность его, в первую очередь, к типичным степям (рис. 3.2, вклейка) (Млекопитающие Казахстана, 1977). В то же время данный вид оказывается широко распространен в лесостепной зоне (Карасева, 1963; Крыльцов, Шубин, 1964; Глотов, 1969). Джунгарские хомячки, обитающие в Минусинской котловине, в отрыве от основного ареала, приурочены к мелкодерновинно-злаковым степям (рис. 3.3; 3.3а, вклейка) (Конева, 1983), сухой хакасской степи (Наумов, Борзенкова, 1969) и, в значительно меньшей степени, связаны с лесостепными участками (Наумов, Борзенкова, 1969; Юдин и др., 1979).

В южной части своего основного ареала, в зоне сухих степей и полупустынь, джунгарские хомячки встречаются спорадично и характеризуются невысокой плотностью (Карасева, 1963; Млекопитающие Казахстана, 1977). В целом, *Ph. sungorus*, встречаясь на достаточно обширной территории в южных (более сухих) районах ареала, приурочен к относительно мезофильным участкам, в то время как в более северных районах он тяготеет к более сухим ассоциациям (Залесский и др., 1980).

Данных о приуроченности этого вида непосредственно к жилью человека нет, хотя есть наблюдения, что этот вид обитает около сельскохозяйственных угодий, особенно около полей, засеянных зерновыми культурами и подсолнечником.

Сведения об обитании джунгарского хомячка в солончаках отсутствуют.

Анализ климатических особенностей ряда точек на территории ареала *Ph. sungorus* (Мещерский, 1992а, б) (рис. 3.1; табл. 3.1) свидетельствует об относительно однородном климате, в котором обитает данный вид. Естественно, в более южных районах климат оказывается более теплым и сухим, однако эти различия являются значительно меньшими,

чем те, которые характеризуют территории распространения двух других видов рода.

Основная часть ареала хомячка Кэмпбелла (рис. 3.1) лежит в пределах зоны настоящих степей (Северная и Северо-Восточная Монголия, Северный Китай и прилегающие районы Забайкалья) и сухих (опустыненных) степей и полупустынь (Юго-Восточная и Внутренняя Монголия, Северный Ордос, а также районы Северо-Западной Монголии — Котловина Больших Озер и Убсунурская котловина) (Мещерский, 1992а, б). В целом вид характеризуется как представитель фауны сухих и пустынных степей (Конева, 1983; Подтяжкин, Орлов, 1986). Действительно, в северо-восточных районах своего ареала, в зоне травянистых степей, а также в горных районах, в горной лесостепи, хомячок Кэмпбелла приурочен, как правило, к сухостепным ассоциациям (Некипелов, 1941, 1960; Чугунов, 1962; Швецов и др., 1980; Конева, 1983; Швецов, 1986). Впрочем, имеются сведения и о достаточно широком разнообразии биотопов, заселяемых этим видом. В северных и северо-западных районах ареала хомячки Кэмпбелла поднимаются довольно высоко в горы, до 2500–3500 м над ур. моря (Швецов и др. 1980), причем в этих условиях, помимо сухостепных ассоциаций, они могут обитать на пойменных лугах (Дёмин, 1960) и на участках тундры. *Ph. campbelli* отсутствует в разнотравных стациях Забайкалья (Некипелов, 1960), редко встречается в луговых сообществах и отсутствует в разнотравье на Восточном Хангае (Швецов и др., 1980). В целом, как и в случае с предыдущим видом, можно предположить, что распространение хомячка Кэмпбелла в северной части ареала связано не столько с общими зональными особенностями территории, сколько с ассоциациями с достаточно обильным, но невысоким и разреженным травостоем. Напротив, в более южных районах распространения, в зоне опустыненных степей, этот вид часто описывается как приуроченный к «берегам озер» (Чугунов, 1962, для Гобийского Алтая), «зеленым лугам в понижениях» (Конева, 1983). В Чуйской и Курайской степях — на территории, относящейся к северной части ареала, но характеризующейся весьма сухим климатом, этот вид обитает в сухих стациях с караганой и низким и разреженным травостоем (наши данные) (рис. 3.4; 3.5, вклейка). В Центральной и

Рис. 3.1. Распространение видов рода *Phodopus*. (Метеорологические данные приведены по: И.Г. Мещерский, 1992. Индекс аридности Торнтвейта рассчитан по формулам с учетом значений среднемесячных величин температуры воздуха, количества осадков и относительной влажности воздуха (по: Хромов, Мамонтов, 1963).

Таблица 3.1. Климатические характеристики ряда пунктов на территории ареала мохноногих хомячков

№	Пункт расположения метеостанции	Координаты		Средняя температура воздуха, °С			КО	СрВВ, % июль	ИА			
		с.ш.	в.д.	год.	июль	январь.						
1	Петропавловск Целиноград Кулин	54°52'	69°08'	(А)	(Б)	(В)	(Г)	(Д)	(Е)			
				+0,5	+18,8	-18,7				335	69	-52
				+1,4	+20,2	-17,4				297	58	
2	Хабары Кулунда	54°22'	77°18'	-0,2	+19,0	-19,9	288	67				
				+0,1	+19,0	-19,9	312	69	-52			
				+1,3	+20,5	-18,8	245	60				
3	Экибастуз	51°42'	75°23'	+2,3	+21,2	-16,4	258	57	-74			
4	Караганда Абакан	49°52'	73°08'	+2,3	+20,3	-15,1	282	55	-72			
				-0,2	+19,3	-16,1	295	70	-53			
5	Зайсан Кош-Агач	47°28'	84°53'	+3,6	+22,7	-17,8	281	44	-80			
				-6,7	+13,8	-32,1	110	54				
6	Эрзин	50°01'	88°36'	-5,5	+17,8	-34,9	192	56	-79			
7	Улан-Батор	50°14'	95°09'	-4,5	+18,3	-29,2	254	65	-64			
8	Борзя	47°49'	106°46'	-2,7	+20,0	-28,0	278	68	-57			
				+10,0	+28,2	-13,8	32					
9	Хами Арбай-Хэрэ	42°50'	93°35'	-0,5	+16,5	-17,3	269	58				
				+2,9	+22,0	-17,0	128	42	-90			
10	Далан-Дзаглад Мандал-Гоби Эрдене-Цаган	43°35'	104°25'	-0,3	+19,7	-20,3	196	51				
				+0,2	+19,4	-19,7	265	61	-63			

№	Пункт расположения метеостанции	Координаты		Средняя температура воздуха, °С			КО	СрВВ, % июль	ИА
		с.ш.	в.д.	год	июль				
					(А)	(Б)			
11	Тамсаг-Булак Тунляо Ляоюань	47°14' 43°40' 43°30'	117°22' 122°15' 123°29'	+0,2 +5,5	+21,8 +23,9	-23,2 -15,4	260 383 509	61 77	-71 -60
13	Дуньхуан Цзюцюань	40°08' 39°50'	94°47' 98°15'	+11,0 +8,3	+26,3 +23,6	-6,1 -8,3	49 88	43 42	-97
14	Иньчуань	38°25'	106°13'	+8,5	+23,3	-9,7	148	59	
15	Баотоу	40°50'	109°50'	+2,8	+21,3	-15,1	274	64	-75
16	Чифын	42°17'	118°54'	+6,5	+23,8	-13,3	391		

Примечание: № — № по карте, рис. 3.1; КО — количество осадков, мм/год; СрВВ — средняя относительная влажность воздуха; ИА — индекс аридности.

Южной Монголии он приурочен к «долинам рек и озер» (рис. 3.6; 3.6а, вклейка) (Банников, 1954). В пустыню данный вид не проникает. Приуроченности хомячка Кэмпбелла к солончакам не наблюдается, хотя обитание вида на берегах озер с соленой водой отмечают А.Г. Банников (1954) и Н.В. Некипелов (1960). Интересно, что В.В. Кучерук (1946) характеризует хомячка Кэмпбелла в Восточной Монголии как почти синантропный вид. Приуроченность к человеческому жилью или к антропогенному ландшафту (огороды) отмечают А.Г. Банников (1954), В.Н. Скалон (1949) и Ю.Г. Швецов с соавторами (1980). Встречаемость на огородах, однако, может быть расценена и как избирательное заселение сообществ с более высоким, чем на окружающей территории, увлажнением.

Анализ климатических особенностей (табл. 3.1) свидетельствует о значительно большем разнообразии режимов температуры и влажности в пределах ареала хомячка Кэмпбелла,

чем у джунгарского хомячка. Сухие и холодные районы с резко континентальным климатом на северо-западе ареала (Чуйская степь, Убсунурская котловина) к востоку сменяются более влажными и несколько более теплыми, а к юго-востоку — более теплыми в центре и значительно более влажными и теплыми на юго-востоке ареала, в районе юга Северо-Восточного Китая (нагорье Жэхэ и прилегающие районы, подверженные влиянию муссонов). Большая часть ареала все же характеризуется значительно более низкими средними температурами, чем это имеет место в отношении предыдущего вида. Ряд участков на территории ареала хомячка Кэмпбелла отличаются значительно большей аридностью, чем на территории ареала джунгарского хомячка. Однако на значительной части ареала хомячка Кэмпбелла величина индекса аридности не превышает значений для территории распространения джунгарского хомячка (табл. 3.1).

Хомячок Роборовского обитает в пустынях и полупустынях Монголии и Северного Китая, на юге Восточного Казахстана (в районе оз. Зайсан), а на территории России в Южной Туве (рис. 3.1). Распространение данного вида в значительной степени определяется специфическими особенностями биологии, отличающими его от двух других представителей рода мохноногих хомячков. Хомячку Роборовского присуща четко выраженная псаммофильность, т.е. приуроченность к станциям с сильно опесчаненной почвой или чистым песком и сильно разреженной растительностью (рис. 3.7; 3.8, вклейка) (Формозов, 1929; Flint, 1966; Конева, 1983). В Туве этот вид обитает на слабозакрепленных и полузакрепленных песках с караганой (Флинт, Головкин, 1961), в Гобийском Алтае — на песчаных барханчиках, поросших саксаулом, тамариксом или чиём (Чугунов, 1962), в Зайсанской котловине — в закрепленной песчаной степи — песках с небольшим количеством растительности (рис. 3.9; 3.9а, вклейка) (Млекопитающие Казахстана, 1977), в Синьдзяне — в пустынях и пустынных степях с песчаными почвами, в речных долинах (Ван Сибо, Ян Ганьюань, 1983).

Что касается зональной приуроченности, то хомячок Роборовского в своем распространении связан с зоной пустынь и опустыненных степей (Млекопитающие Казахстана, 1977; Ван Сибо, Ян Ганьюань, 1983; Подтяжкин, Орлов, 1986). В зоне пустынь он встречается как в остепненных районах, так и в крайне аридных пустынях (Роговин и др. 1987). Однако он отсутствует, например, в ряде районов Северо-Восточной Монголии (районы Барги), характеризующихся наличием обширных песчаных участков на пространствах, не изолированных от ареала вида, но по своим

климатическим характеристикам относящихся к зоне пустынь (Мурзаев, 1955). В зоне степей хомячок Роборовского отсутствует даже при наличии там подходящих опесчаненных стадий (Банников, 1954; Соколов, Орлов, 1980). Следуя за пустынными ассоциациями, хомячок Роборовского может подниматься в горы, на весьма значительные высоты, до 3000–3200 м над ур. моря, (Ван Сибо, Ян Ганьюань, 1983; Богомолов и др., 2007). Засоленных участков этот вид избегает (Flint, 1966).

Анализ климатических особенностей ареала (табл. 3.1) свидетельствует о довольно значительном разнообразии условий распространения хомячка Роборовского. Большая часть ареала этого вида характеризуется более теплым, чем у двух других видов рода, климатом. Однако район Убсунурской котловины и прилегающих территорий связан с холодным, резко континентальным температурным режимом. Большая часть ареала вида отличается весьма высоким уровнем аридности (включая территории крайне аридных пустынь). В восточной части ареала, в районах, подверженных влиянию мусонного климата, уровень влажности более высокий.

В целом, ареалы трех видов рода *Phodopus* различаются по максимальным значениям показателей, отражающих недостаточный уровень их увлажнения. Хомячок Роборовского на большей части своего ареала сталкивается с наиболее высокими, а хомячок Кэмпбелла — с наиболее низкими температурами воздуха. Хотя мохноногие хомячки ограничены в своем распространении территориями с различной степенью дефицита влаги, отсутствие такого дефицита, само по себе, вероятно, не является ограничивающим фактором ни для одного из рассматриваемых видов. Отсутствие хомячков на территориях с большим увлажнением, скорее всего, обусловлено отсутствием там подходящих стадий. Преимущественная приуроченность хомячков рода *Phodopus* к сухостепным (полупустынным) стадиям с разреженным травостоем предположительно определяется особенностями формирования рода. Его происхождение связывается с восточной (Монгольской) частью Монголо-Казахстанского очага формирования степной (пустынно-степной) фауны (Кучерук, 1959). Итак, можно предположить, что лимитирующим фактором для распространения всех трех видов хомячков изучаемого рода служат определенные стадии и плотность грунтов. Хомячки способны устраивать себе убежища только на территориях с относительно невысоким разреженным травостоем и неплотными грунтами, так как обладают слабыми возможностями к раскапыванию субстрата.

Глава 4. Кариологические особенности

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что кариотипы джунгарского хомячка (рис. 4.1) и хомячка Кэмпбелла (рис. 4.2) очень сходны между собой, отличия затрагивают только самые мелкие аутосомы и половые хромосомы (Сокова, Погосянц, 1974; Графодатский, Раджабли, 1977, 1988; Раджабли, 1977; Gamperl et al., 1977; Графодатский и др., 1985; Черепанова, 2001).

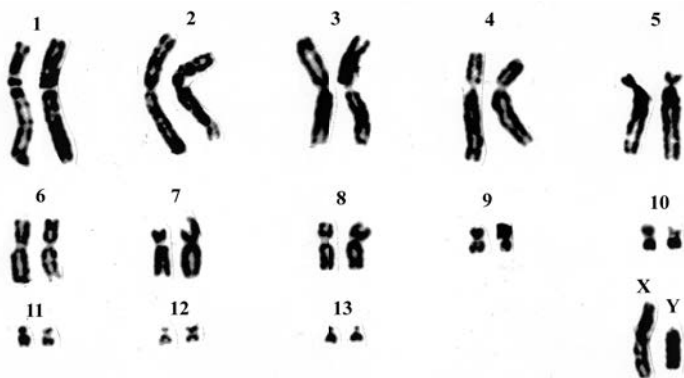


Рис. 4.1. Дифференциально окрашенные хромосомы джунгарского хомячка (по: Раджабли, 1975).

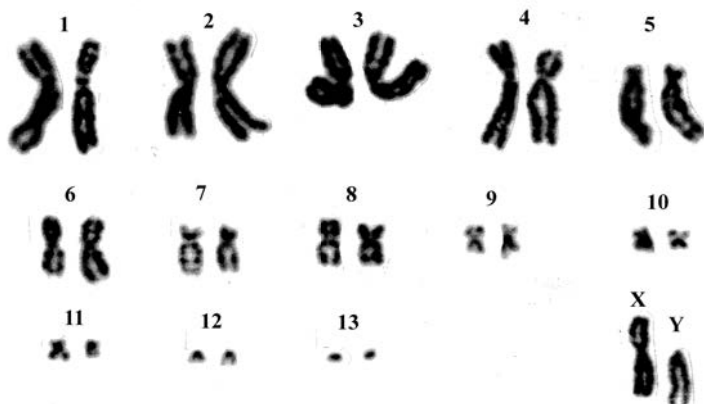


Рис. 4.2. Дифференциально окрашенные хромосомы хомячка Кэмпбелла (по: Погосянц и др., 1970).

В целом, кариотипы обоих видов состоят из 13 пар аутосом и двух половых хромосом. Хромосомы 1–11-х пар у этих видов не различаются по форме: аутосомы 1–5-х пар крупные метацентрики, 6–10-х пар — средние, 11-й пары — мелкие метацентрики. Две последние пары — 12- и 13-я различны: у *Ph. campbelli* — это телоцентрики, а у *Ph. sungorus* — метацентрики (Черепанова, 2001). Видовые различия затрагивают и половые хромосомы. X-хромосома у хомячка Кэмпбелла почти строгий метацентрик, а у джунгарского хомячка — субметацентрик. Y-хромосома — крупный телоцентрик. У *Ph. campbelli* q-плечо этой хромосомы заметно превосходит по величине длинное плечо X-хромосомы, а у *Ph. sungorus* — несколько меньше его. При дифференциальной G-окраске хромосом у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* выявлены видовые особенности в расположении гетерохроматина. На аутосоме первой пары у *Ph. sungorus* обнаружен блок околоцентромерного гетерохроматина, который отсутствует у *Ph. campbelli*. Одно из плеч аутосом 12- и 13-й пар у *Ph. sungorus* полностью гетерохроматизировано. У обоих видов p-плечо X-хромосомы и Y-хромосома полностью C-позитивно, причем гетерохроматин на половых хромосомах окрашивается интенсивнее, чем на аутосомах (Черепанова, 2001).

Очень интересным фактом является наличие внутривидового полиморфизма по X-хромосоме как у джунгарского хомячка, так и у хомячка Кэмпбелла, обнаруженного С.И. Раджабли и Е.П. Крюковой в 1971 г. Этими исследователями показано наличие трех типов X-хромосом (X1, X2, X3) у джунгарского хомячка и четырех (X1, X2, X3, X4) — у хомячка Кэмпбелла, отличающихся друг от друга длиной гетерохроматинового плеча (рис. 4.3). X1 — субтелоцентрическая хромосома, по величине приблизительно равная аутосомам 6-й пары; X2 — субметацентрическая хромосома, превышающая по размерам X1 за счет увеличения короткого плеча; X3 — метацентрическая хромосома, характеризующаяся еще более крупными размерами; X4 — субмета-

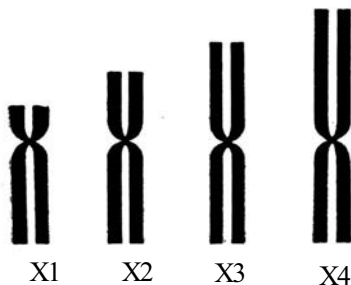


Рис. 4.3. Различные типы X-хромосомы у двух видов хомячков рода *Phodopus*. 1–3 встречаются у джунгарских хомячков; 2–4 — у хомячков Кэмпбелла (по: Раджабли, Крюкова, 1971).

центрическая хромосома с длинным гетерохроматиновым плечом, приближающаяся по размерам к самым крупным аутосомам набора.

Как у джунгарских хомячков, так и у хомячков Кэмпбелла из разных частей ареала обнаружен половой диморфизм по X-хромосоме.

Следует отметить, что хомячки Кэмпбелла, изученные С.И. Раджабли и Е.П. Крюковой были добыты в Туве, Курайской степи и Южном Забайкалье, а также получены от разведения пар, привезенных из Тувы, т.е. все они, по нашей классификации (см. главу 5), принадлежат к «Западной» группе хомячков Кэмпбелла. И у этих животных обнаружены три типа X-хромосом — X2, X3, X4. Причем, X4 — имеется только у одной самки, добытой в Курайской степи (крайней западной точке ареала хомячка Кэмпбелла).

В исследованиях Е.В. Черепановой использованы особи из колонии вивария ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Особи-основатели этой колонии привезены из Северо-Восточной Монголии, т.е., в соответствии с нашей классификацией, они принадлежат к «Восточной» группе хомячков Кэмпбелла (см. гл. 5). И у этих животных имеется только один вариант X-хромосомы — X3.

У джунгарских хомячков из Новосибирской области (добытых в природе и полученных от разведения пары, пойманной в природе за четыре года до начала эксперимента), с которыми работали С.И. Раджабли и Е.П. Крюкова, обнаружены три варианта X-хромосомы — X1, X2, X3. А у двух самцов, добытых в Минусинской котловине, найден один вариант X-хромосомы — X1.

В работе Е.В. Черепановой у джунгарских хомячков из колонии вивария ИПЭЭ им. А.Н. Северцова также определен только один вариант X-хромосомы — X1. Проведенный нами молекулярно-генетический анализ (см. гл. 5) показал, что хомячки, с которыми работала Е.В. Черепанова, скорее всего также принадлежали к потомкам особей, пойманных в Минусинской котловине.

Итак, можно констатировать факт отсутствия самой короткой X-хромосомы (X1) в исследованных генотипах хомячков Кэмпбелла из разных частей ареала и преобладание у них хромосом типа X3. В то же время у джунгарских хомячков преобладает вариант X1, отсутствующий у хомячков Кэмпбелла, и не обнаружен имеющийся у хомячков Кэмпбелла вариант самой крупной субметацентрической X-хромосомы с длинным гетерохроматиновым плечом — X4.

Ряд авторов предполагает, что увеличение размеров одного из плечей X-хромосомы у хомячка Кэмпбелла — результат парциальной дуплика-

ции гетерохроматиновых районов (Раджабли, Крюкова, 1971; Раджабли, Графодатский, 1977; Графодатский, Раджабли, 1988). В пользу этого предположения свидетельствует и результат G-окрашивания хромосом, который выявляет у хомячка Кэмпбелла на две темные полосы больше, чем у джунгарского, кроме того, и на Y-хромосоме у хомячка Кэмпбелла на две полосы больше, чем у джунгарского. Вследствие этого, у *Ph. sungorus* ее длина соответствует длине q-плеча X-хромосомы, а у *Ph. campbelli* — превышает длину q-плеча X-хромосомы. Межвидовые отличия затрагивают и особенности расположения гетерохроматина на первой паре хромосом. Следует отметить, что аутосомы первой пары у джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла одинаковы по G-окраске, но различаются по наличию C-позитивных участков. Они есть у джунгарского хомячка и отсутствуют у хомячка Кэмпбелла (Раджабли, 1977). Возможно, появление C-позитивных блоков на хромосомах при неизменном G-рисунке осуществляется путем амплификации высокоповторяющихся последовательностей ДНК, как и при добавлении коротких гетерохроматиновых плечей. Размер новых гетерохроматиновых блоков очень мал и не влияет на морфологию хромосом.

Согласно гипотезе Э.А. Гилевой (1981), эволюция кариотипов млекопитающих идет в сторону увеличения гетерохроматиновых районов. В своей работе Е.В. Черепанова (2001) предположила, что у общего предка хомячков Кэмпбелла и джунгарского были телоцентрические аутосомы 12- и 13-й пар и гетерохромосомы, подобные таковым джунгарского хомячка. В результате амплификации высокоповторяющихся последовательностей ДНК у предков хомячка Кэмпбелла произошло увеличение размера половых хромосом, а у предков

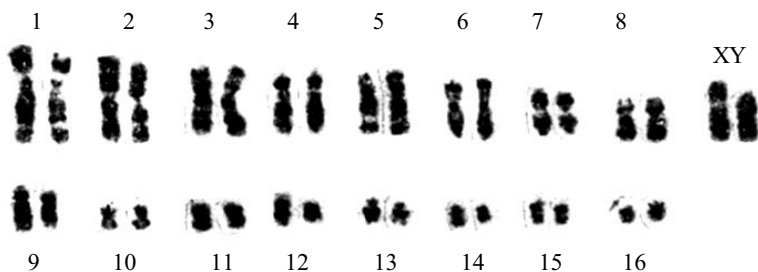


Рис. 4.4. Дифференциально окрашенные хромосомы хомячка Роборовского (по: Раджабли, 1975).

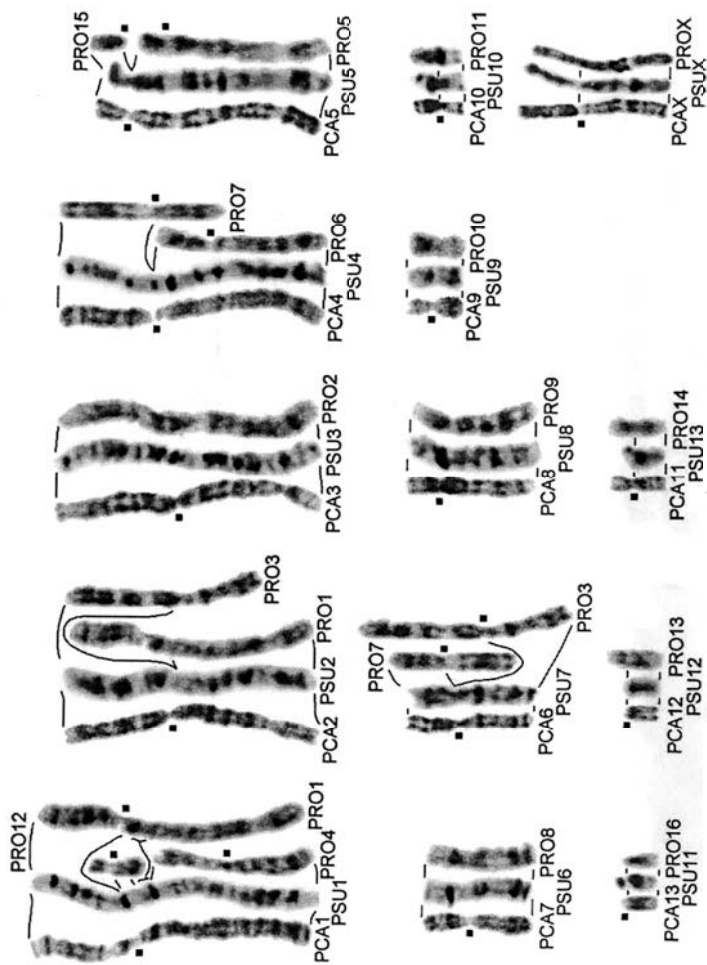


Рис. 4.5. Сравнительная карта хромосом хомячков рода *Phodopus*. Условные обозначения: PCA — *Ph. campbelli*; PSU — *Ph. sungorus*; PRO — *Ph. roborovskii*. Черной линией показаны гомологичные хромосомы. Черные квадратики обозначают центромерные позиции (по: Romanenko et al., 2007).

джунгарского появились гетерохроматиновые плечи 12- и 13-й пар аутосом. Однако, если кариотипы джунгарского и хомячка Кэмпбелла отличаются только по самым мелким аутосомам и половым хромосомам, то кариологические отличия обоих видов от хомячка Роборовского гораздо серьезнее.

У хомячка Роборовского 16 аутосомальных пар и две половые хромосомы (рис. 4.4) (Раджабли, 1975; Spygoroulus et al., 1982). 10 аутосомальных пар — метацентрики; три — субметацентрики; две — акроцентрики и одна — телоцентрик (Spygoroulus et al., 1982). X-хромосома — субметацентрик; Y-хромосома — акроцентрик (Schmid et al., 1986). Кариотип хомячка Роборовского отличается от кариотипа джунгарского и хомячка Кэмпбелла по 7 или 8 независимым центричным слияниям, трем инверсиям, одному возможному телометрическому слиянию. Перестройки, характерные для хромосом всех трех видов хомячков рода *Phodopus*, показаны на рисунке 4.5.

Следует отметить, что размеры X-хромосомы у хомячка Роборовского примерно равны таковой X1 джунгарского хомячка (Раджабли, Крюкова, 1971). ДНК-последовательности, богатые сочетаниями GC, входят в состав гетерохроматина X-хромосомы и 9-, 11-, 13- и 14-й аутосом. Подобные последовательности отсутствуют у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus*. Хомячок Роборовского по своему кариотипу более примитивен, чем два других вида рода.

Глава 5. Происхождение и филогения

Филогенетический анализ подсемейства *Cricetinae*, проведенный К. Нойманном с соавторами (Neumann et al., 2006), показал, что род *Phodopus* является самой древней группой подсемейства (время обособления от основного ствола 8.5–12.2 млн лет). Анализ взаимоотношений между видами внутри рода, выполненный на основании последовательностей гена *cyt b* единичных особей хомячков трех видов из лабораторий Германии и России, показал, что генетическая дистанция между *Ph. roborovskii* и видами *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* составляет по этому участку 18.4% (табл. 5.1). Для мелких млекопитающих столь высокий уровень отличий соответствует межродовому уровню (Bradley, Baker, 2001). На основании этого Нойманн с соавторами предлагают выделить хомячка Роборовского в отдельный род (собственно *Phodopus*, согласно правилу приоритета), а за группой, включающей хомячков Кэмпбелла и джунгарского, оставить родовое название *Cricetiscus*. Время разделения между хомячком Роборовского и двумя другими видами рода составляет, по оценке авторов, около 5 млн лет (средний плиоцен).

Генетическая дистанция между хомячками Кэмпбелла и джунгарским для последовательности гена *cyt b* определена Нойманном с соавторами (Neumann et al., 2006) как 4.5% (табл. 5.1), что соответствует уровню сестринских видов (Bradley, Baker, 2001). Время разделения между предковыми формами *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* они оценивают как 0.8–1 млн лет (ранний плейстоцен).

Результаты нашего анализа филогенетических отношений внутри рода *Phodopus*, базирующегося на составе последовательностей митохондриальной ДНК значительной выборки хомячков, в целом соответствуют результатам, полученным Нойманном с соавторами, но свидетельствуют о несколько меньших различиях как между *Ph. roborovskii* и *Ph. sungorus/Ph. campbelli*, так и между двумя последними видами (табл. 5.2).

Нами исследованы внутривидовые отношения, филогеографическая структура и уровень генетического разнообразия видов рода *Phodopus*. Проанализированы образцы от 67 особей всех трех видов рода, отловленных в природе, а также от ряда особей из лабораторных колоний Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Института зоологии при Университете Мартина Лютера (г. Галле, Германия) (табл. 5.3–5.5).

Таблица 5.1. Генетические дистанции (% , двухпараметрическая модель Кимуры) между видами рода *Phodopus* и между родом в целом и остальными представителями подсемейства Cricetinae (по: Neumann et al., 2006)

Группы сравнения	Участок ДНК		
	ген <i>cyt b</i> / 924 н.п./ (мтДНК)	ген 12S рРНК (мтДНК)	ген VWF (ядерная ДНК)
<i>Phodopus</i> / другие Cricetinae	22.6	8.6	7.6
<i>Ph. roborovskii</i> / (<i>Ph. campbelli</i> + <i>Ph. sungorus</i>)	18.4	5.2	4.6
<i>Ph. campbelli</i> / <i>Ph. sungorus</i>	4.5	1.0	0.5

Таблица 5.2. Генетические дистанции (% , двухпараметрическая модель Кимуры) между видами рода *Phodopus*

Группы сравнения	Участок ДНК		
	ген <i>cyt b</i> / 1143 н.п./ (мтДНК)	контроль- ный регион мтДНК /860-944 н.п./	объединенная последо- вательность гена <i>cyt b</i> гена тРНК треонина и контрольного региона мтДНК /2086-2166 н.п./
<i>Ph. roborovskii</i> / (<i>Ph. campbelli</i> + <i>Ph. sungorus</i>)	17.7	13.7	15.3
<i>P. campbelli</i> / <i>P. sungorus</i>	4.1	3.3	3.6

Базовым методом анализа было проведение полимеразной цепной реакции (ПЦР) и определение первичной нуклеотидной последовательности путем прямого автоматического секвенирования. Анализ выполнен на базе Кабинета методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН.

Выделение ДНК проводили из спиртового материала (мяса, печени) и свежего материала (тканей уха и крови) с использованием набора реагентов Diatomd DNA Prep 200 (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) по инструкции производителя.

Таблица 5.3. Точки сбора образцов хомячка Роборовского

Наименование образца	Место сбора			
	долгота (с.ш)		широта (в.д.)	
	градусы	минуты	градусы	минуты
IDz001_R(*) IDz002_R(*) IDz004_R(*) IDz068_R(*) IDz081_R(*)	44	48	97	19
Zai006_R Zai020_R Zai015_R(*) Zai002_R Zai023_R(*) Zai010_R(*)	47	28	84	53
CHi30l_R	43	57	116	03
Alb156_R(*) Alb006_R(*)	46	05	95	36
OrN056_R(*) OrN055_R(*) OrN021_R(*) OrN022_R(*) OrN023_R ₆ (*) OrN016_R(*) OrN020_R(*) OrN023_R ₄ (*)	44	58	100	38
BoN271_R(*)	45	31	99	10
XaN003_R(*)	48	17	96	05
ChG219_R(*) ChG009_R(*)	47	31	96	33
Hp01R_vi	Виварий ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН			

* — образцы, для которых были получены только последовательности контрольного региона мтДНК.

В качестве основных молекулярных маркеров для изучения генетической изменчивости и филогеографии хомячков мы использовали следующие участки митохондриальной ДНК: ген цитохрома b, ген тРНК треонина и контрольный регион. Для амплификации последовательно-

Таблица 5.4. Точки сбора образцов хомячка Кэмпбелла

Наименование образца	Место сбора			
	долгота (с.ш)		широта (в.д.)	
	градусы	минуты	градусы	минуты
КАg747_C	49	47	88	56
КАg015_C				
КАg030_C				
КАg050_C				
КАg005_C				
КАg073_C				
КАk024_C	50	14	87	51
ShG222_C	47	31	96	36
HoN057_C	49	59	97	09
InU052_C	48	41	98	42
Uli191_C	47	44	96	41
BaU08a_C				
BaU09a_C	47	13	105	39
TuG428_C				
TuG422_C	47	37	105	04
InM142_C	43	57	116	03
Mel416_C	47	24	103	40
UgN008_C	47	47	102	47
UgN009_C				
UgN216_C				
UgN026_C				
UgN217_C				
UgN001_C (*)				
UgN002_C (*)				
UgN006_C (*)				
UgN005_C (*)				
UgN004_C (*)				
UgN007_C (*)				
Bor128_C	50	20	116	30
Bor125_C				
Lab001_C	Виварий ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН			

* — образцы, для которых были получены и/или проанализированы только последовательности контрольного региона мтДНК.

Таблица 5.5. Точки сбора образцов джунгарского хомячка

Наименование образца	Место сбора			
	долгота (с.ш)		широта (в.д.)	
	градусы	минуты	градусы	минуты
Aba003_S Aba002_S Aba011_S Aba019_S Aba052_S Aba063_S Aba092_S Aba093_S Aba094_S	53	11	91	15
Shi034_S Shi040_S Shi047_S Shi050_S Shi051_S	51	38	74	40
Sem082_S Sem056_S Sem085_S	50	04	80	45
Kar134_S	53	43	77	50
Kar100_S	Виварий Ин-та зоологии г. Галле, Германия			
Kar101_S(-)	Виварий Ин-та зоологии г. Галле, Германия			
Lab001_S(-)	Виварий ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН			

Примечание: знаком (-) обозначены образцы, полученные от лабораторных животных, не включенных в анализ, как имеющие гаплотипы, идентичные таковым у зверьков, пойманных в природе.

сти генов *cyt b* и *tRNA-Thr* вместе с разделяющими эти участки нуклеотидами — всего 1212–1213 пар — были использованы пары праймеров:

glu_L14728 (5'→3'): GACATGAAAAATCATCGTTGTTATT (Lebedev et al., 2007) и

H15985 (5'→3'): TAGAATGTCAGCTTTGGGTGCT (Ohdachi et al., 2001 цит. по: Lebedev et al., 2007).

Условия ПЦ-реакции : I — 94° – 3 мин; II — (94° – 1 мин, 54° – 1 мин 20 с, 71° — 1 мин 20 с) × 30 циклов; III — 72° — 3 мин.

Для амплификации контрольного региона были использованы следующие праймеры:

H00651 (5'→3'): TAACTGCAGAAGGCTAGGACCAAACCT (Kocher et al., 1989) и

DL2 (5'→3'): CTCCACCAGCACCCAAAGCTG (Xie, Zhang, 2005).

Условия ПЦР-реакции: I — 94° — 3 мин. II — (94° — 45 с, 58° — 1.5 мин, 72° — 2 мин) × 30 циклов; III — 72° — 3 мин.

ПЦР проводили на автоматических амплификаторах «Терцик» (ЗАО «НПФ ДНК-Технология», Москва, Россия) и TPersonal (Biometra, Германия) с помощью наборов реагентов GenePak™ PCR Core (ООО «Лаборатория Изоген», Москва, Россия) и Master Mix (Dialat Ltd, Москва, Россия). После окончания амплификации все пробирки переносили в комнату для проведения электрофореза ДНК. 2–3 мкл ПЦР-продукта использовали для гель-электрофореза с бромистым этидием и дальнейшей визуализации результатов в УФ-трансиллюминаторе. В случае получения гомогенного ПЦР-продукта, представленного одной полосой без шлейфа, производили его очистку переосаждением этанолацетатным буфером с промывкой 70%-ным этанолом.

Очищенный продукт употребляли для постановки сиквенсовых реакций с теми же праймерами, которые были использованы для амплификации выбранного участка. Определение нуклеотидных последовательностей проводили на автоматическом анализаторе ABI Prism310; набор реагентов и инструкция — BigDye Terminator v.3.1. ABI Prism Ready Reaction Cycle Sequencing kit (Applied Biosystems™). Для каждого образца и участка определение делали дважды — с постановкой реакции с прямым и обратным праймером.

Совмещение полученных индивидуальных последовательностей и их выравнивание проводили с помощью программы BioEdit v.7.0.1 (Hall, 1999) с коррекцией вручную. Границы участков определяли выравниванием с представленными в базе данных GenBank последовательностями полного митохондриального генома ряда видов грызунов (*Cricetulus*, *Mus*, *Rattus*).

Последовательности особей, для которых были получены последовательности обоих указанных участков (гены *cyt b* и *tRNA-Thr* и контрольный регион), объединяли и анализировали как единый локус.

Статистическую обработку результатов, включающую оценку гаплотипического (H) и нуклеотидного (π) разнообразия, межпопуляционные генетические дистанции, построение дендрограмм и сетевых деревьев осуществляли с помощью программ MEGA 3 (Kumar et al., 2004),

Arlequin 2.000 (Schneider et al., 2000), Network 4.211 (Bandelt et al., 1999), PAUP*version 4.ob.10 (Swofford, 1998), MrBayes 3.04 (Huelsenbeck, Robquist, 2001).

В ходе работы нами исследованы **хомячки Роборовского**, пойманные в Зайсанской котловине, Центральной Монголии и Северном Китае (Внутренняя Монголия) (см. табл. 5.3). Таким образом были изучены образцы с территории, охватывающей область примерно в 2100 км с запада на восток (при общей протяженности ареала вида около 2500 км) и около 550 км с севера на юг (при общей протяженности ареала около 1100 км) (южная и юго-восточная часть ареала осталась не исследованной). Всего проанализировано 26 особей из 8 точек ареала, а так же 5 хомячков из лабораторной популяции ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, особи-основатели которой были привезены из Тувы (окрестности оз. Тере-Холь, 50°14'с.ш., 95°09'в.д.). Исследованная последовательность мтДНК у всех этих особей оказалась идентичной. Единственный обнаруженный гаплотип — Hр01R_vi (табл. 5.3) был также включен в анализ как характеризующий хомячков Роборовского, встречающихся в еще одной географической точке — Южной Туве.

Для большинства особей хомячка Роборовского получена последовательность только контрольного региона (начиная с 8–9-го нуклеотида, следующего за 3'-концом гена tRNA-Pro и до 5'-конца гена tRNA-Phe), в связи с чем основной анализ разнообразия и филогеографической структуры вида был проведен на основании именно этого участка. Длина соответствующей последовательности у разных особей варьировала от 860 до 862 н.п. при длине обобщенного выравнивания 863 позиции. В пределах выравнивания отмечено 40 переменных сайтов, 28 из которых содержали транзиции, 9 — трансверсии и 4 — делеции. Усредненный нуклеотидный состав Т — 32.9%; С — 25.1%; А — 29.5%; G — 12.5%, что хорошо согласуется с аналогичными данными по другим мелким млекопитающим.

В общей выборке особей, отловленных в природе, отмечен 21 гаплотип, что соответствует уровню гаплотипического разнообразия $H=0.98$ при величине нуклеотидного разнообразия $\pi=0.94\%$. Нуклеотидное разнообразие выборки из 22 гаплотипов контрольного региона, известных для вида (включая отмеченный у лабораторных животных из вивария ИПЭЭ РАН), составляет 0.95%. Отметим, что для последовательностей контрольного региона хомячка Кэмпбелла величина этого показателя составляет $\pi=1.68\%$ для 26 известных гаплотипов и $\pi=1.66\%$ для 25

гаплотипов, отмеченных у 30 особей хомячка Кэмпбелла, отловленных в природе. Величина гаплотипического разнообразия в последнем случае составляет $H=0.98$. Максимальная дистанция между двумя отдельными гаплотипами у *Ph. roborovskii* равна 1.77%, а у *Ph. campbelli* $\pi=2.94\%$. Таким образом, при сходном уровне гаплотипического разнообразия нуклеотидное разнообразие, известное для хомячка Роборовского на исследованной части ареала, существенно ниже, чем у хомячка Кэмпбелла.

Оценивая максимальную генетическую дистанцию между двумя известными гаплотипами контрольного региона хомячка Роборовского (1.77%, в среднем для выборки гаплотипов $\pi=0.96\%$) и аналогичный параметр для двух основных гаплогрупп хомячка Кэмпбелла (1.62%, в среднем 0.86% для «Западной» и 1.62%, в среднем 0.94% для «Восточной» при анализе последовательности контрольного региона), время независимой эволюции которых может быть оценено как 460–580 тыс. лет (см. ниже), мы можем допустить, что эволюционное расхождение хомячков Роборовского на исследованной части ареала происходило на протяжении 630–500 тыс. лет.

Реконструкция филогенетических отношений между известными гаплотипами контрольного региона хомячка Роборовского методом ближайшего соседа (NJ) на основе двухпараметрической модели Кимуры с использованием в качестве внешней группы последовательности контрольного региона *Cricetulus barabensis* (GenBank DQ359170) и включением аналогичного участка одной из особей хомячка Кэмпбелла приведена на рисунке 5.1. Аналогичная картина видна и на медианной сети гаплотипов (рис. 5.2, вклейка), построенной методом median joining в программе Network 4.211.

Из приведенных диаграмм видно, что обнаруженные нами гаплотипы контрольного региона хомячка Роборовского образуют единую группу без четко выраженной внутривидовой кластеризации. В пределах выборки отмечаются лишь две клады с высокой (70 и выше) поддержкой, объединяющие более двух особей. Одна из этих клад включает три гаплотипа из двух разных географических точек, а другая — три гаплотипа, отмеченные у 7 особей из Зайсанской котловины. Последний регион является крайней северо-западной точкой ареала хомячка Роборовского, и ожидать наличия у обитающих здесь зверьков определенных генетических особенностей, связанных с пространственной удаленностью от основного ядра популяций, было бы естественно. Действительно, генетическая дистанция между группой из Зайсана и хо-

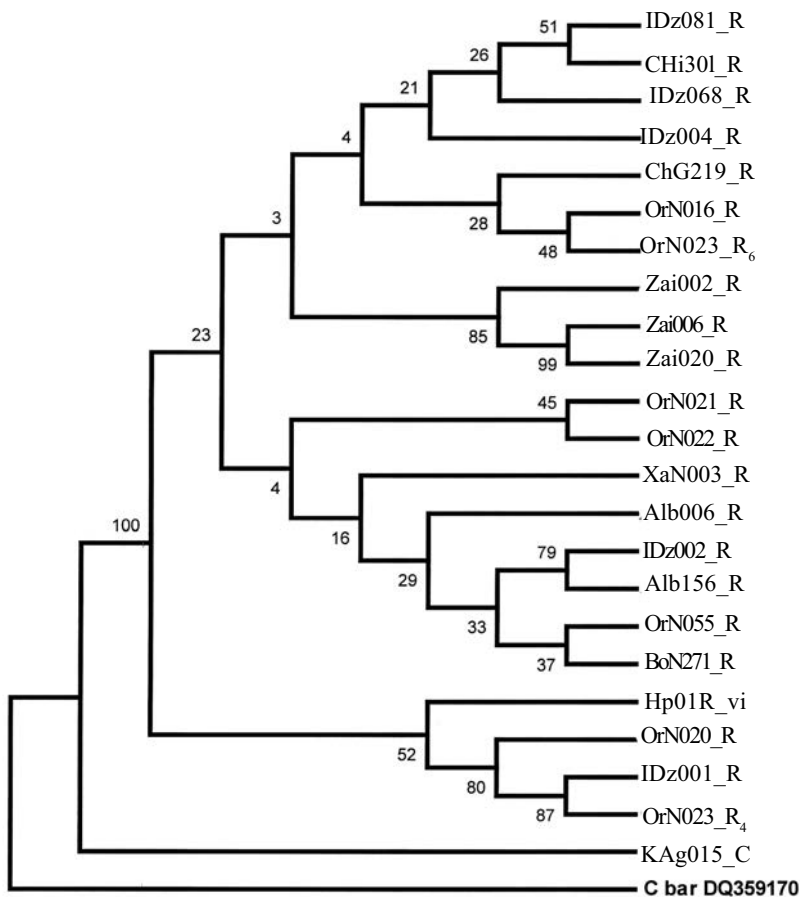


Рис. 5.1. Кладограмма гаплотипов контрольного региона хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*), построенная методом ближайшего соседа (NJ) (K2P). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Хомячок Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) и барабинский (*Cr. barabensis*) использованы в качестве внешней группы.

мячками из остальной части ареала составляет около 1.2%. При этом на долю межгрупповых отличий приходится всего 37.3% общей видовой изменчивости (а на долю внутригрупповой — 62.7%). Положение клады, объединяющей гаплотипы зверьков из Зайсана не является обо-

собленным. Выраженной связи между положением остальных гаплотипов на кладограмме и их географическим происхождением, включая гаплотип особи из Внутренней Монголии, не обнаруживается.

Анализ известных последовательностей гена цитохрома *b* (для особи из Внутренней Монголии — CHi30I_R — получена лишь частичная последовательность, что ограничило внутривидовой анализ участком длиной 411 н.п.) также не выявляет тенденций в какой-либо определенной генетической структуре вида. Хомячки Роборовского из Южной Тувы оказываются базальной группой по отношению и к зверькам из Зайсанской котловины, и к зверькам из Внутренней Монголии, дистанция между которыми (0.49%) оказывается меньше, чем между каждым из них и гаплотипом из Тувы (0.74%).

Таким образом, можно сделать вывод, что на исследованной части ареала хомячка Роборовского в настоящее время нет выраженных преград для расселения зверьков. Видимо, этих преград не существовало и в прошлом или вся данная территория была заселена представителями одной или близких популяций в относительно недавнее время, о чем свидетельствует высокий уровень гаплотипического разнообразия, но низкий — нуклеотидного. Подобное соотношение гаплотипического и нуклеотидного разнообразия доказывает, что популяция в течение относительно короткого времени произошла от предковой с низким значением эффективной численности. За это время популяция успела восстановить через мутации генное разнообразие, но для восстановления высокого значения нуклеотидного разнообразия этого времени оказалось недостаточно (Avice, 2000). Аналогичная картина соотношения уровней гаплотипического и нуклеотидного разнообразия характерна для широко распространенной полуденной песчанки (*Meriones meridianus*) (Zou et al., 2007).

Высокий же уровень гаплотипического разнообразия говорит о благополучном состоянии популяций хомячка Роборовского и их «эволюционном здоровье».

В ходе работы нами исследованы образцы 30 особей **хомячка Кэмпбелла**, добытых в 13 точках ареала (табл. 5.4): от Курайской и Чуйской степей на северо-западе до Внутренней Монголии на юго-востоке и от Читинской области на севере до Центральной Монголии на юге. Таким образом, изучена большая часть ареала вида (2200 км с запада на восток и 700 км с севера на юг). Помимо животных, отловленных в природе, проанализированы последовательности трех особей хомячка Кэмпбелла из лабораторной колонии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, основатели которой были в разное время привезены из Южной Тувы

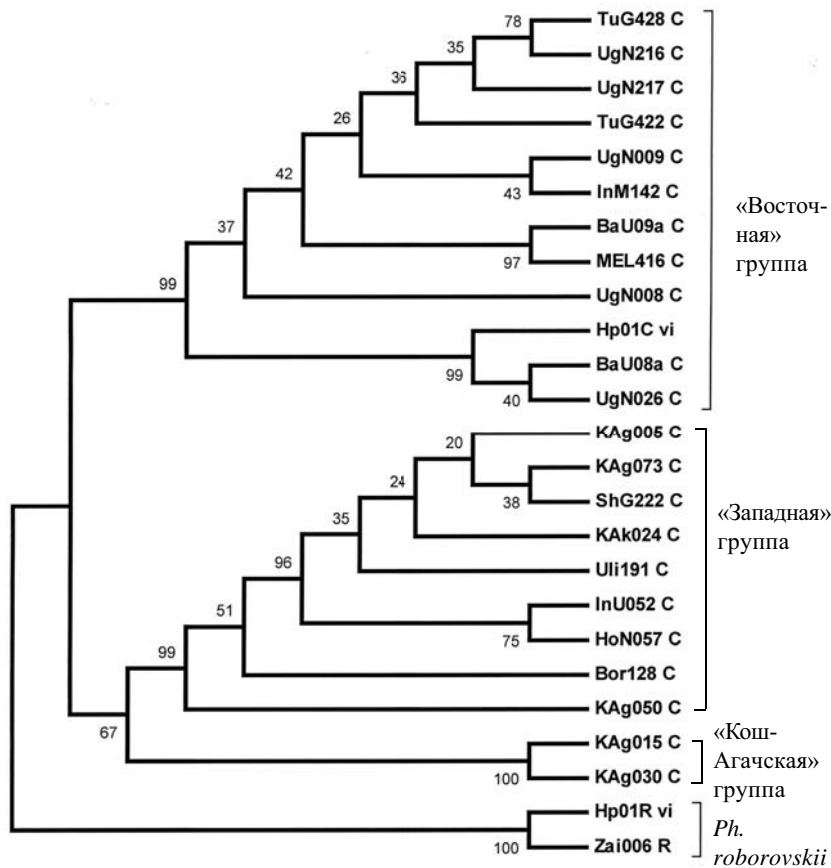


Рис. 5.3. Кладограмма гаплотипов объединенного участка мтДНК хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), построенная методом ближайшего соседа (NJ) (К2Р). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) использованы в качестве внешней группы.

и Восточной Монголии (окрестности Чойбалсана). Все три последовательности оказались идентичными. Полученный гаплотип (Lab001_C=Hp01C_vi в табл. 5.4) был также включен в общий анализ.

Для большинства особей хомячка Кэмпбелла получены данные о составе как полных генов *сytb* + *tRNA-Thr*, так и контрольного региона (за исключением 6–7 начальных позиций), и для внутривидового анализа были использованы объединенные индивидуальные последо-

вательности данных участков. Длина их варьировала от 2161 до 2166 н.п. при длине обобщенного выравнивания 2167 позиций. Усредненный нуклеотидный состав последовательности: Т — 31.7%; С — 24.4%; А — 31.4%; G — 12.5%, что соответствует митохондриальной ДНК мелких млекопитающих.

Всего в выборке животных, для которых получены данные последовательности (25 особей) отмечено 23 гаплотипа. В пределах выравнивания найдено 114 вариабельных сайтов, 97 из которых содержали транзиции, 14 — трансверсии и 6 — делеции. Нуклеотидное разнообразие выборки гаплотипов — 1.47%. У 24 особей, отловленных в природе, определено 22 гаплотипа указанного объединенного участка мтДНК, что соответствует уровню гаплотипического разнообразия $H = 0.99$ при $\pi = 1.43\%$.

Реконструкция филогенетических отношений между гаплотипами хомячков Кэмпбелла методом ближайшего соседа с использованием двухпараметрической модели Кимуры (NJ, K2P) приведена на рисунках 5.3 и 5.12 (вклейка); методом максимальной экономии (maximum parsimony, MP) — на рис. 5.4, на основе Байесова подхода (Bayesian phylogenetic analysis) — на рис. 5.5. На рис. 5.6 представлен характер кладистических отношений (NJ, K2P) между вариантами последовательности только контрольного региона (26 гаплотипов, характеристика выборки приведена выше, при обсуждении данных, полученных для *Ph. roborovskii*), а на рис. 5.7 — полученная тем же методом кладограмма отношений между вариантами известных для *Ph. campbelli* последовательностей гена *cyt b*. В последнем случае уровень генетического разнообразия оказывается несколько ниже — выборка из 25 особей представлена 21 гаплотипом с величиной индекса нуклеотидного разнообразия $\pi = 1.27\%$. В качестве внешней группы во всех случаях использованы две последовательности соответствующих участков *Ph. roborovskii*.

Топология деревьев, полученных разными методами и для разных участков, практически идентична. В первую очередь она показывает существование в пределах вида двух крупных гаплогрупп — клад с высоким уровнем поддержки. В одну из них, названную «Восточной», объединяются гаплотипы, отмеченные у животных, пойманных к югу и востоку от горной системы Хангай (табл. 5.6). В состав этой гаплогруппы вошел, с высокой степенью поддержки и высоким уровнем сходства (величина попарных отличий с другими последовательностями группы — 0.4–1.0, в среднем 0.8%), и гаплотип зверька из лабораторной колонии,

Таблица 5.6. Точки поймок хомячков Кэмпбелла, составивших «Восточную» гаплогруппу

Наименование образца	Место сбора			
	долгота (с.ш)		широта (в.д.)	
	градусы	минуты	градусы	минуты
BaU08a_C	47	13	105	39
BaU09a_C				
TuG428_C	47	37	105	04
TuG422_C				
InM142_C	43	57	116	03
Mel416_C	47	24	103	40
UgN008_C	47	47	102	47
UgN009_C				
UgN216_C				
UgN026_C				
UgN217_C				
UgN001_C (*)				
UgN002_C (*)				
UgN006_C (*)				
UgN005_C (*)				
UgN004_C (*)				
UgN007_C (*)				

* — на основании данных только о последовательности контрольного региона.

что, скорее всего, подтверждает его «восточно-монгольское» происхождение.

Во вторую гаплогруппу, получившую название «Западной», входят животные, пойманные к северу и западу от этой горной системы. Кроме того, к «Западной» гаплогруппе относится и гаплотип, отмеченный у двух хомячков Кэмпбелла, пойманных в Читинской обл. (пос. Борзя) (табл. 5.7).

К «Западной» гаплогруппе примыкают и два гаплотипа, отмеченные у трех из семи особей, пойманных в районе Чуйской степи на Алтае и образующие собственную кладу с очень высокой поддержкой («Кош-Агачскую»). Поддержка объединения этой, «Кош-Агачской», и «Западной» гаплогрупп при анализе объединенного участка мтДНК варьирует, в зависимости от алгоритма расчета, от 43 до 67 (рис. 5.3–5.5),

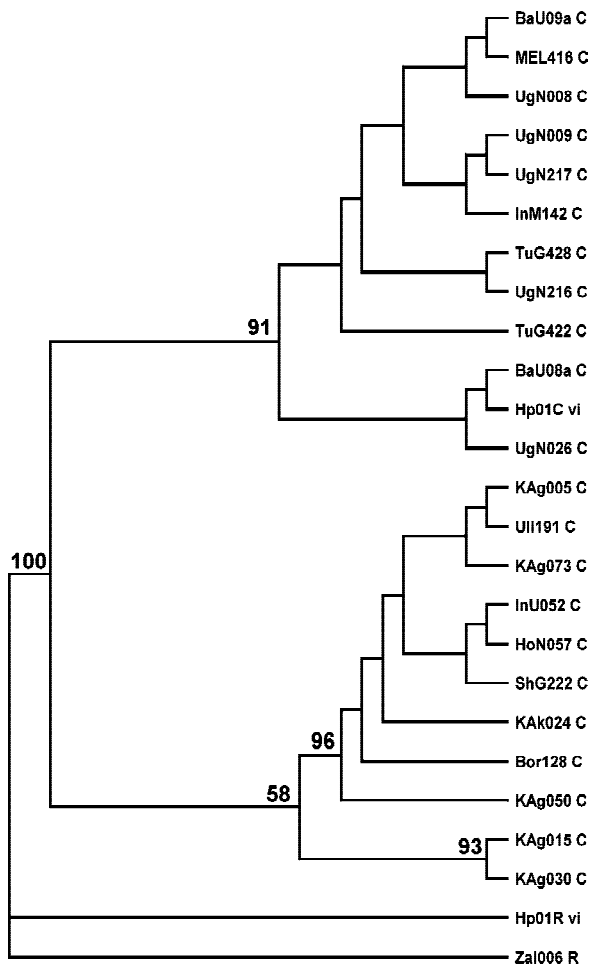


Рис. 5.4. Кладограмма гаплотипов объединенного участка мтДНК хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), построенная методом максимальной экономии (MP). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) использованы в качестве внешней группы.

повышаясь до 86 (фактическое объединение) при ограничении анализа последовательностью контрольного региона (рис. 5.7). Анализ последовательности гена цитохрома b, приводит к обратной картине, «Кош-Агачская» гаплогруппа в этом случае занимает самостоятельное положение,

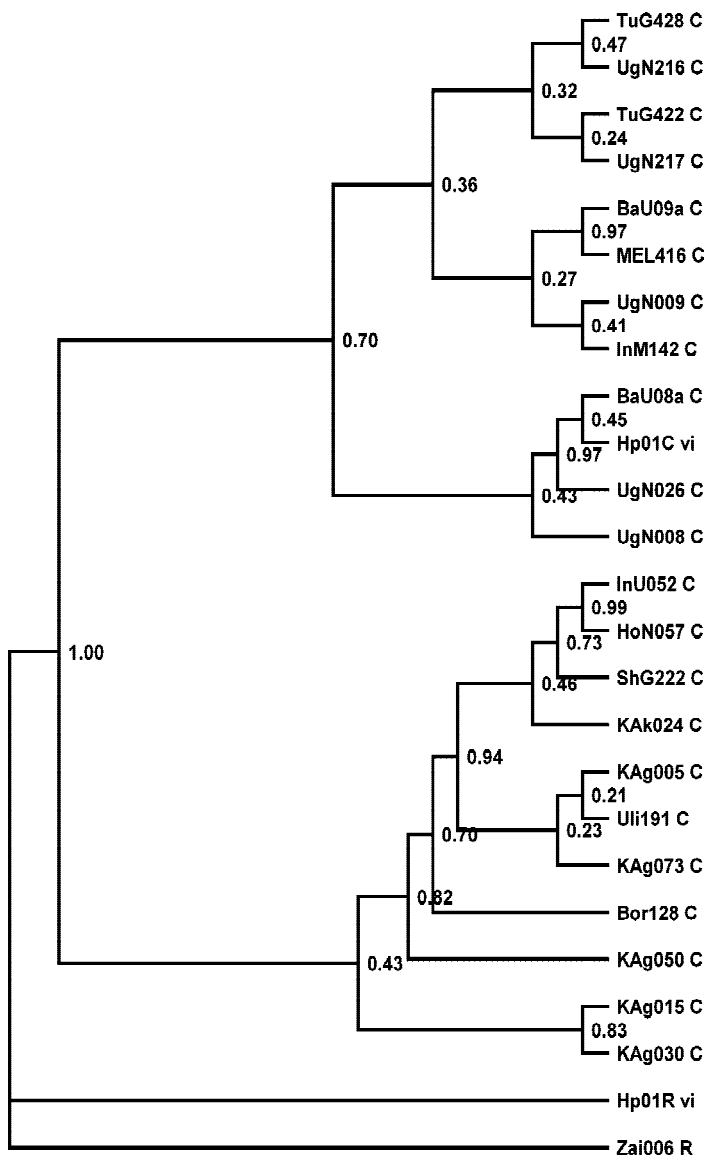


Рис. 5.5. Кладограмма гаплотипов объединенного участка мтДНК хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), построенная на основе Байесова подхода. Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) использованы в качестве внешней группы.

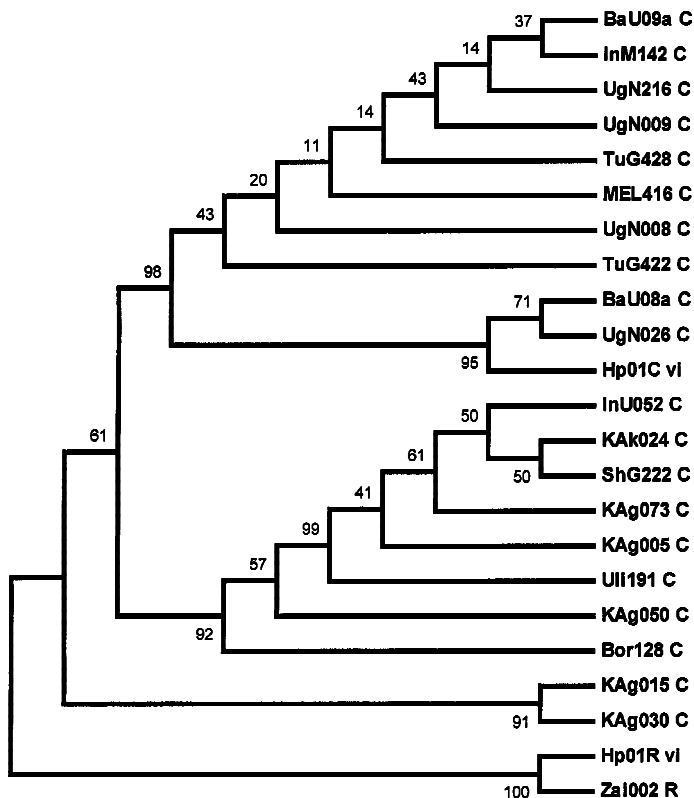


Рис. 5.6. Кладограмма гаплотипов *cyt b* хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), построенная методом ближайшего соседа (NJ) (K2P). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) использованы в качестве внешней группы.

базальное по отношению не только к другим образцам из западной части ареала, но и ко всем остальным гаплотипам, известным для *Ph. campbelli* (рис. 5.6). Обособленное положение двух «Кош-Агачских» гаплотипов видно и на медианной сети гаплотипов всех трех видов рода *Phodopus* (рис. 5.13, вклейка).

Некоторая неопределенность характера отношений «Кош-Агачской» группы с двумя другими гаплогруппами, отмеченными в пределах вида, очевидно, связана с небольшим числом известных на сегодняшний день образцов. Однако сам факт существования этой группы как отдельной

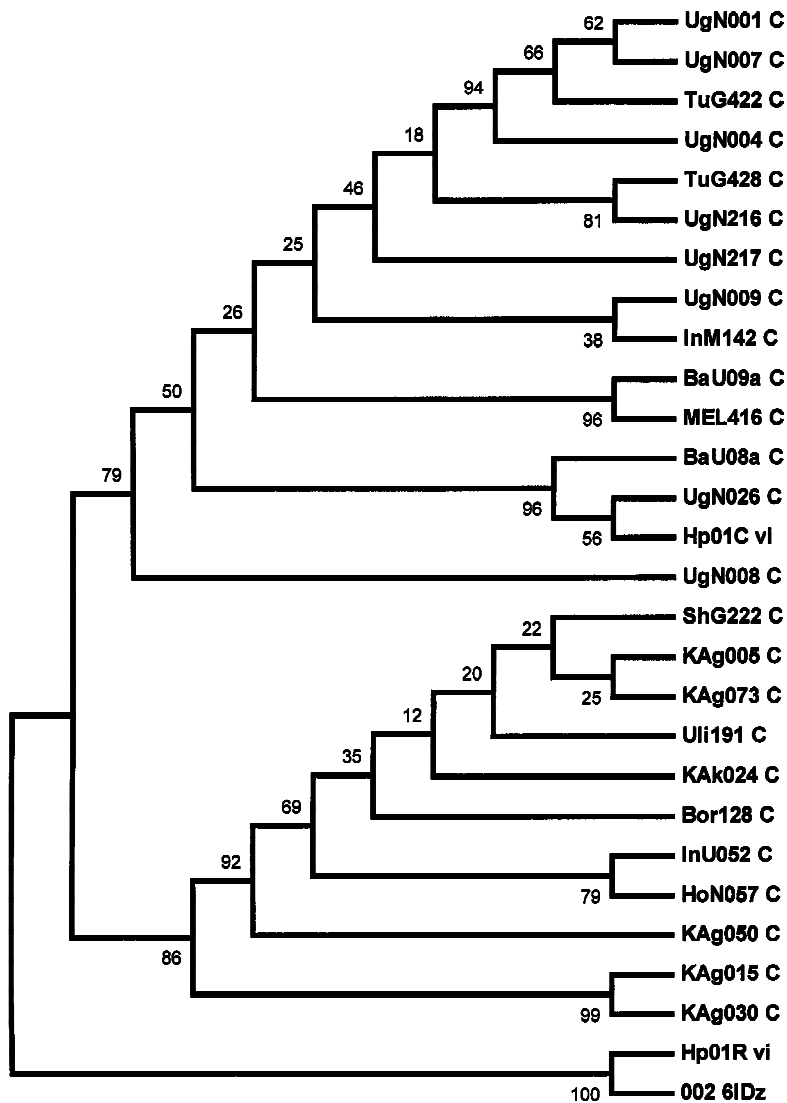


Рис. 5.7. Кладограмма гаплотипов контрольного региона хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*), построенная методом ближайшего соседа (NJ) (K2P). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) использованы в качестве внешней группы.

Таблица 5.7. Точки поимок хомячков Кэмпбелла, составивших «Западную» гаплогруппу

Наименование образца	Место сбора			
	долгота (с.ш)		широта (в.д.)	
	градусы	минуты	градусы	минуты
KAg050_C KAg005_C KAg073_C	49	47	88	56
KAk024_C	50	14	87	51
Bor128_C Bor125_C	50	20	116	30
ShG222_C Hob057_C InU052_C Uli191_C	47 49 48 47	31 59 41 44	96 97 98 96	36 09 42 41

линии, достаточно длительное время эволюционировавшей независимо, на наш взгляд, сомнений не вызывает.

Значения генетических дистанций, разделяющих три гаплогруппы хомячка Кэмпбелла, приведены в таблице 5.8. На долю межгрупповых отличий приходится 69.5% общей изменчивости, отмеченной в пределах вида.

Исходя из величины дистанции между *Ph.sungorus* и *Ph.campbelli* по данному участку (табл. 5.2) и приводимой Нойманном с соавторами (Neumann et al., 2006) оценкой времени разделения их предковых

Таблица 5.8. Средние генетические дистанции (K2P) для объединенного участка мтДНК (2161–2166 н.п.), характеризующие три гаплогруппы хомячка Кэмпбелла: внутригрупповые (диагональ) и межгрупповые (под диагональю)

Название группы	«Восточная» группа	«Западная» группа	«Кош-Агачская» группа
«Восточная группа»	0.64%		
«Западная группа»	2.10%	0.59%	
«Кош-Агачская группа»	1.80%	1.50%	0.23%

форм, время расхождения трех генетических линий хомячка Кэмпбелла можно оценить интервалом от 460–580 («Западная» и «Восточная» гаплогруппы) до 420–340 («Западная» и «Кош-Агачская» группы) тыс. лет. Данный период, приходившийся на ледниковую эпоху, характеризовался целым рядом ландшафтообразующих событий. В частности, разделение «Восточной» и «Западной» групп можно предположительно связать с возникновением лесного пояса Хангая, представляющего собой географический барьер, препятствующий миграции мохноногих хомячков и в настоящее время. Значительное время, прошедшее с момента расхождения предков «Западной» и «Восточной» групп хомячка Кэмпбелла могло привести к накоплению существенных поведенческих и физиологических различий между этими группами, что подробно обсуждается в соответствующих главах монографии.

Разделение «Западной» и «Кош-Агачской» гаплогрупп также, очевидно, связано с одним из событий ледниковой эпохи и возникновением в пределах определенного участка ареала какого-то географического барьера (лесного пояса, ледника, крупного водоема и т.п.). Впоследствии этот барьер исчез, и в настоящее время в Чуйской степи потомки двух ранее изолированных линий образуют единую популяцию. Тем не менее, очевидно, что данный регион заселялся хомячками Кэмпбелла по меньшей мере дважды.

Наличие в составе «Западной» гаплогруппы гаплотипа зверьков, встречающихся в настоящее время в Читинской области, свидетельствует о гораздо более широком распространении этой группы в доисторическое время. Разделение условно названных «Восточными» и «Западными» хомячков Кэмпбелла, возможно, происходило не только или не столько в меридиональном (запад – восток), сколько в широтном (север – юг) направлениях с дальнейшим разделением «оставшейся» в северной части ареала «Западной» группы на «северо-западную» и «северо-восточную» части. Дистанция, отделяющая «читинский» гаплотип от остальных гаплотипов «Западной» группы составляет 0.87%, что соответствует, основываясь на расчетах К. Нойманна с соавторами (Neumann et al., 2006) времени возникновения изоляции 240–190 тыс. лет назад. Дополнительные сборы в Читинской области, а также в южном Забайкалье позволят точнее решить вопрос о времени возникновения изоляции между хомячками, обитающими в трех наиболее северных участках ареала и районах возможного совместного обитания представителей «Западной» и «Восточной» групп в настоящее время.

Интересные результаты дает анализ гаплотипического и нуклеотидного разнообразия популяций хомячков Кэмпбелла. Гаплотипическое (H) разнообразие популяции из Чуйской степи составляет 0.95, а нуклеотидное — $\pi=1.01\%$. Для популяции из окрестностей оз. Угий-нур в Монголии $H=1$, а $\pi=0.62\%$. Следовательно, обе эти популяции характеризуются высокими показателями гаплотипического разнообразия, но нуклеотидное разнообразие у зверьков из Чуйской степи, заселенной потомками двух различных эволюционных групп, существенно выше. Высокий же уровень гаплотипического разнообразия свидетельствует о благополучном состоянии популяций хомячка Кэмпбелла (Awise, 2000).

В ходе работы нами исследованы образцы 18 особей **джунгарского хомячка**, пойманных в 4 точках ареала: 9 зверьков из трех точек основной части ареала и 9 — из Минусинской котловины, участка, отделенного от основного ареала примерно 500 км территории, занятой лесными, лесостепными или луговыми сообществами (см. главу 3) (табл. 5.5). Проанализированы образцы, полученные от джунгарских хомячков, содержащихся в виварии: в колонии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, особи-основатели которой были в разное время привезены из Минусинской котловины и Новосибирской области, и в колонии Института зоологии Университета Мартина Лютера (г. Галле, Германия), основатели которой происходили из Новосибирской области. В первом случае (8 особей), все хомячки имели одинаковую последовательность анализируемых участков, совпадающую с одним из гаплотипов, отмеченных у зверьков из Минусинской котловины. Во втором случае, одна из двух особей имела последовательность, совпадающую с известной для зверьков, отловленных в природе (основная часть ареала), а гаплотип второго зверька — $Kar100_S = K100S_vi$ (табл. 5.5), оказавшийся уникальным, был включен в общий анализ.

Для всех особей джунгарского хомячка получены данные о составе полных генов *cyt b* + *tRNA-Thr* и контрольного региона (за исключением 6–7 начальных позиций) и для внутривидового анализа использованы объединенные индивидуальные последовательности данных участков. Длина их варьировала от 2165 до 2166 н.п. при длине обобщенного выравнивания 2166 позиций. Усредненный нуклеотидный состав: Т — 31.6%; С — 24.5%; А — 31.6%; G — 12.3%, что соответствует митохондриальной ДНК мелких млекопитающих.

В пределах выравнивания отмечено 42 переменных сайта, 37 из которых содержали транзиции, 5 — трансверсии, 1 — делеции. В имевшейся

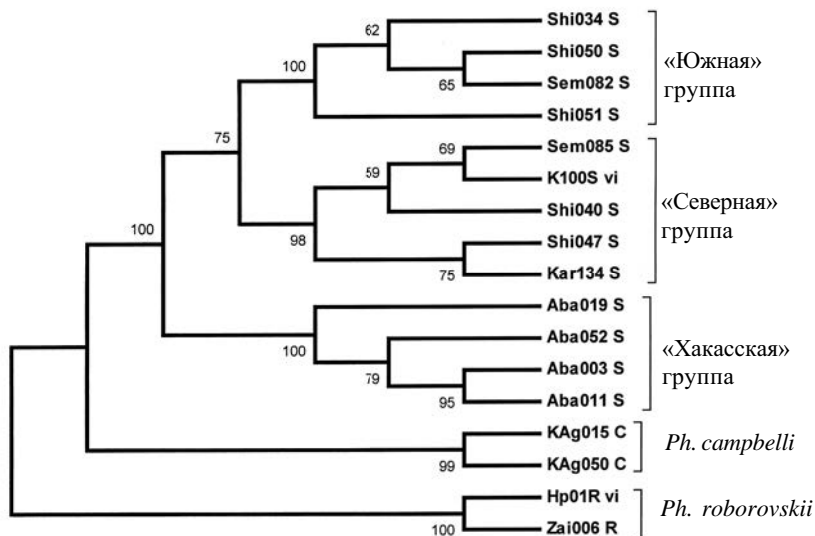


Рис. 5.8. Кладограмма гаплотипов объединенного участка мтДНК джунгарского (*Ph. sungorus*), построенная методом ближайшего соседа (NJ) (K2P). Числа в узлах — индексы бутстрапа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) и Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) использованы в качестве внешней группы.

выборке джунгарских хомячков отмечено 13 гаплотипов, индекс нуклеотидного разнообразия которых составил $\pi=0.73\%$. У 18 особей, отловленных в природе, отмечено 12 гаплотипов, что соответствует уровню гаплотипического разнообразия $H=0.93$ при величине $\pi=0.72\%$.

Реконструкция филогенетических отношений между гаплотипами джунгарских хомячков методом ближайшего соседа с использованием двухпараметрической модели Кимуры (NJ, K2P) приведена на рис. 5.8 и 5.12 (вклейка); методом максимальной экономии (maximum parsimony, MP) — на рис. 5.9 на основе Байесова подхода (Bayesian phylogenetic analysis) — на рис. 5.10. На рис. 5.11 представлен характер клади стических отношений (NJ, K2P) между вариантами последовательности только гена *cyt b*. В этом случае выборка содержит только 7 гаплотипов, однако величина индекса нуклеотидного разнообразия оказывается выше ($\pi=0.92\%$). В качестве внешних групп во всех случаях использованы по две последовательности соответствующих участков *Ph. roborovskii* и *Ph. campbelli*.

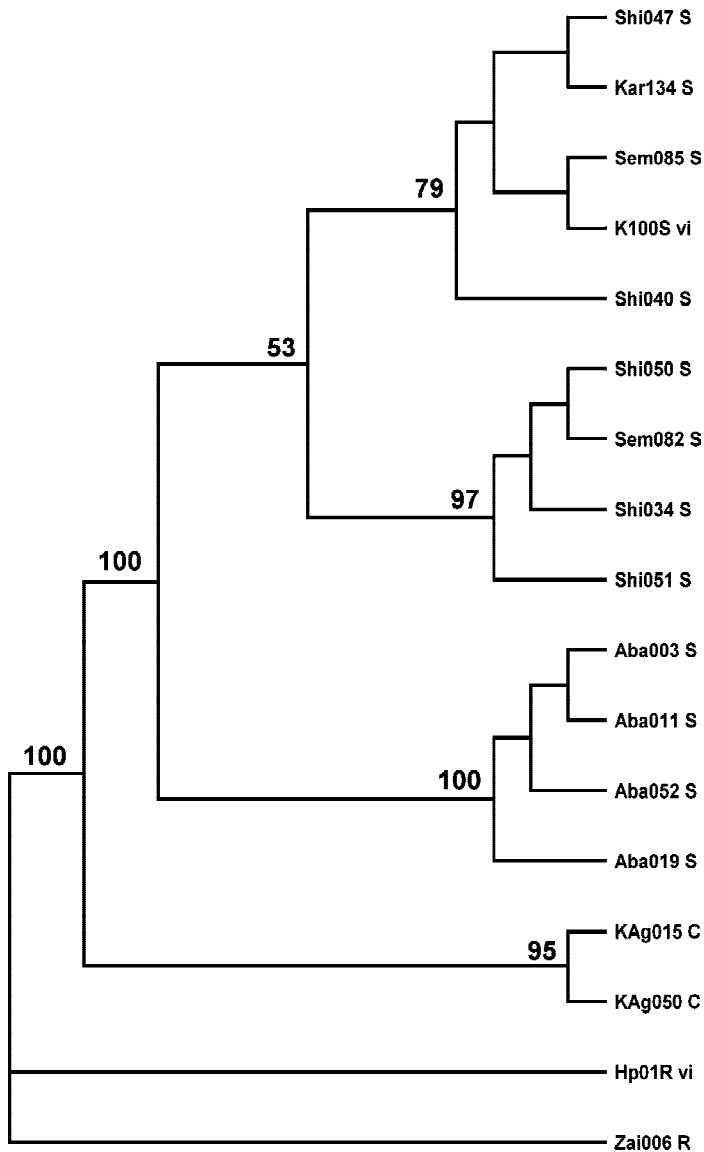


Рис. 5.9. Кладограмма гаплотипов объединенного участка мтДНК джунгарского хомячка (*Ph. sungorus*), построенная методом максимальной экономии (MP). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) и Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) использованы в качестве внешней группы.

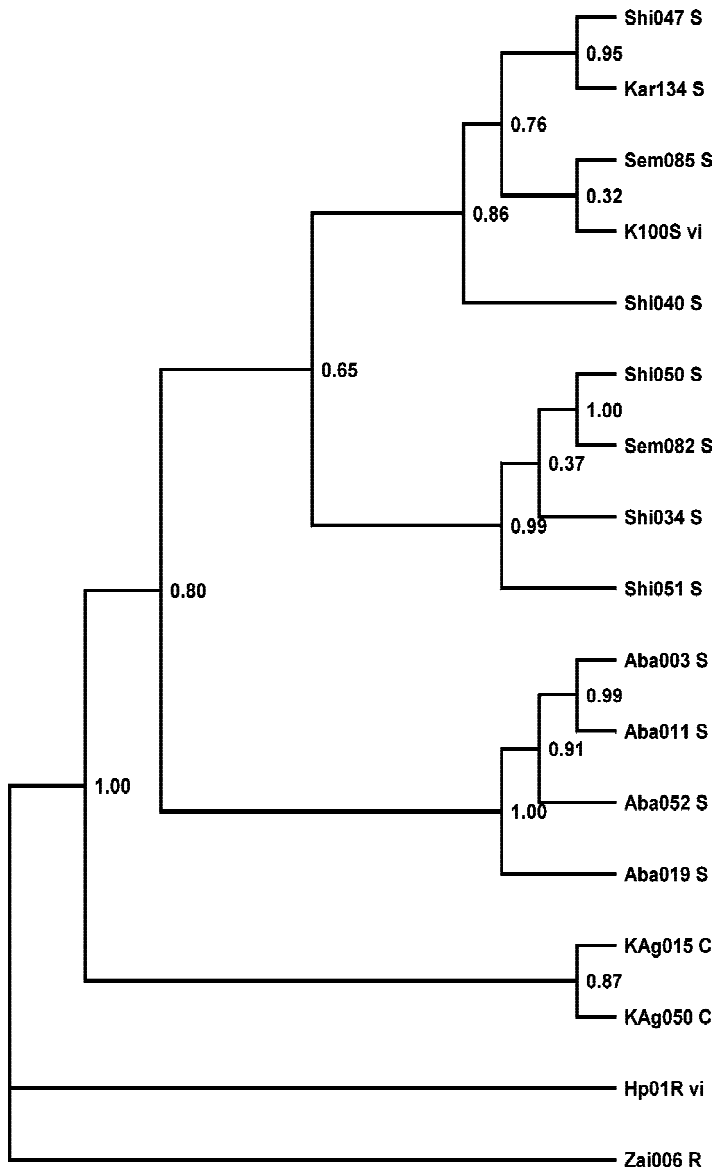


Рис. 5.10. Кладограмма гаплотипов объединенного участка мтДНК джунгарского хомячка (*Ph. sungorus*), построенная на основе Байесова подхода. Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) и Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) использованы в качестве внешней группы.

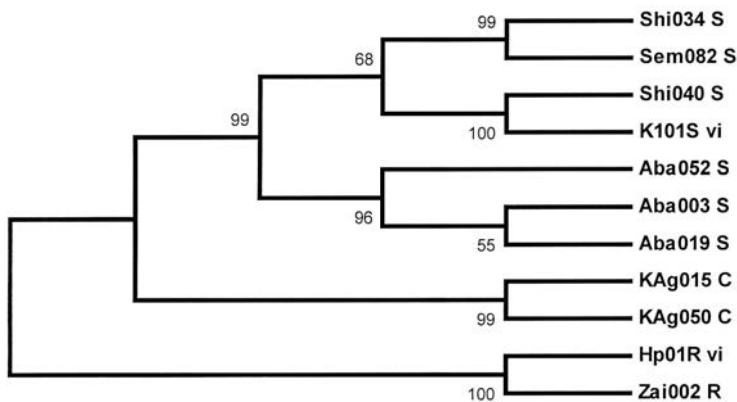


Рис. 5.11. Кладограмма гаплотипов *cytb* джунгарского хомячка (*Ph. sungorus*), построенная методом ближайшего соседа (NJ) (K2P). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций). Гаплотипы хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) и Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) использованы в качестве внешней группы.

Топология деревьев, полученных разными методами, и для обобщенного участка, и для гена *cytb* идентична. Гаплотипы зверьков, обитающих на изолированной части ареала в Минусинской котловине, образуют отдельную кладу с уровнем поддержки 96–100 и занимающую базальное положение по отношению к гаплотипам зверьков, пойманных на основной части ареала. Последние, в свою очередь, разделяются на две клады, в одну из которых, условно названную «Северной» (уровень поддержки 97–100), вошли гаплотипы зверьков, пойманных во всех трех точках сбора, а во вторую, «Южную» (уровень поддержки 79–100) — особей, пойманных на территории Казахстана, но не в Новосибирской области.

Обособленное положение трех гаплогрупп джунгарского хомячка видно и на общей медианной сети гаплотипов всех трех видов рода *Phodopus* (рис. 5.13, вклейка).

Значения генетических дистанций, разделяющих три гаплогруппы джунгарского хомячка, приведены в таблице 5.9. На долю межгрупповых отличий (при принятии существования трех гаплогрупп как отдельных линий) приходится 79.9% общей изменчивости, отмеченной в пределах вида.

Время разделения линий зверьков, заселяющих ныне Минусинскую котловину и основную часть ареала, можно оценить (исходя из величины

Таблица 5.9. Средние генетические дистанции (K2P) для объединенного участка мтДНК (2165–2166 н.п.), характеризующие географические и генетические группы джунгарского хомячка: внутригрупповые (диагональ) и межгрупповые (под диагональю)

Название группы	Хакасская группа	Основная часть в составе в целом	«Южная» гаплогруппа в составе основной части ареала	«Северная» ареала в составе основной части ареала
Хакасская группа	0.19%			
Основная часть ареала в целом	1.04%	0.49%		
«Южная» гаплогруппа в составе основной части ареала	1.13%	–	0.13%	
«Северная» гаплогруппа в составе основной части ареала	0.97%	–	0.75%	0.18%

дистанции между *Ph. sungorus* и *Ph. !! campbelli* по данному участку (табл. 5.2) и приводимой Нойманном с соавторами (Neumann et al., 2006) оценкой времени разделения их предковых форм интервалом от 300–230 (сравнение двух выборок в целом) до 270–215 (отличия между «Хакасской» и «Северной» группами) тыс. лет. Величина гаплотипического разнообразия, характеризующего выборку из 9 джунгарских хомячков из Минусинской котловины составляет $H=0.75$, а уровень нуклеотидного разнообразия в популяции $\pi=0.18\%$. Для всех хомячков, пойманных на основной части ареала, эти показатели равны $H=0.97$ и $\pi=0.48\%$, т.е. существенно выше. Аналогичные значения $H=1.0$ и $\pi=0.48\%$ получены для 5 животных, пойманных в окрестностях с. Шидерты Павлодарской области и, как и в случае с выборкой из Минусинской котловины, несомненно, составлявших одну популяцию. Таким образом, вывод об обедненном генетическом разнообразии джунгарских хомячков Минусинской котловины подтверждается и при сравнении на популяционном уровне.

Время разделения «Южной» и «Северной» гаплогрупп джунгарских хомячков, обитающих на основной части ареала, можно оценить в 200–170 тыс. лет. Величина π , рассчитанная для выборок гаплотипов, составляет 0.19% для «Северной» группы и 0.18% для «Южной». В настоящее время потомки этих разошедшихся в свое время линий образуют единые популяции, а зверьки с уникальными гаплотипами, относящимися к «Северной» группе отмечены только в Новосибирской области (северо-восток основной части ареала). Эту ситуацию можно рассматривать в равной степени как следствие вторичной миграции хомячков из Казахстана на северо-восток после исчезновения разделивший ареал преграды (например, полосы лесов), так и сохранение меньшего генетического разнообразия в Казахстане, если оказавшиеся изолированными там джунгарские хомячки были представлены немногочисленными популяциями или сокращали численность под воздействием неблагоприятных условий. Для границ установления зоны контакта двух этих групп очевидно необходимы сборы из восточных районов основной части ареала — степей равнинного Алтая.

В целом, уровень гаплотипического и нуклеотидного разнообразия максимален у хомячка Кэмпбелла, и минимален у наиболее эволюционно молодого джунгарского хомячка. Однако, даже у джунгарского хомячка уровень гаплотипического и нуклеотидного разнообразия выше такового, обнаруженного для некоторых видов полевок, в частности для рыжей полевки (по сут *b*), что с одной стороны говорит о том, что последние прошли через «бутылочное» горлышко и утратили значительную часть своего генетического разнообразия (Абрамсон, Родченкова, 2007). Чего нельзя сказать о хомячках рода *Phodopus*, которые обладают высоким генетическим разнообразием по селективно нейтральным признакам.

Обобщая эволюционную историю рода в целом, нельзя обойти вниманием значительную генетическую дистанцию, отделяющую хомячка Роборовского от двух других видов. Как уже было отмечено в начале настоящей главы, время разделения предковых форм хомячка Роборовского и двух других видов рода произошло предположительно в среднем плейстоцене. При этом вся проанализированная нами часть современного ареала хомячка Роборовского была заселена, по нашим оценкам, относительно недавно — на протяжении 630–500 тыс. лет представителями одной или нескольких близких популяций. Возможно, южная и юго-восточная части ареала данного вида (расположенная на территории Китая), в пределах которой происходило эволюционное

становление вида, характеризуется существенно большим генетическим разнообразием.

Судя по величине генетических дистанций, последовательность эволюционных событий, приведших к современной структуре хомячка Кэмпбелла и джунгарского, можно представить следующим образом.

Принимая за начальный момент времени расхождение предковых форм двух указанных видов можно отметить, что на протяжении первой половины их эволюционной истории не происходило событий, оставивших след в нынешнем генетическом разнообразии (или же можно предположить, что возникавшие в это время формы впоследствии вымерли). Также можно полагать, что и изначальное разделение видов было связано не с возникновением изоляции между ранее контактировавшими популяциями, а с расхождением популяций на значительной территории, исключавшим прямой контакт, с последующим, возможно гораздо более поздним, вымиранием промежуточных форм.

Начиная со второй половины эволюционной истории рода, происходило достаточно быстрое разделение предковых форм нынешних *Ph. campbelli* на три группы. Примерно 460–580 тыс. лет назад произошло отделение от общего предкового ствола «Восточной» группы, а чуть позже (420–340 тыс. лет назад) разделение «Западной» и «Кош-Агачской» гаплогрупп хомячка Кэмпбелла. Интересно, что время разделения форм хомячков Кэмпбелла совпадает с таковым, рассчитанным для другой группы подсемейства Cricetinae — подвидов комплекса *C. barabensis* (Лебедев и др., 2007).

Начиная с последней четверти эволюционной истории рода, происходит обособление джунгарских хомячков Минусинской котловины (300–230 тыс. лет назад) и несколько позже (200–170 тыс. лет назад) разделение *Ph. sungorus* на территории основной части современного ареала на две клады — «Северную» и «Южную». Чуть раньше (240–190 тыс. лет назад), судя по величине дистанций, началась изоляция от «Западной» группы *Ph. campbelli* зверьков, обитающих ныне в Читинской области.

Близость величин генетических дистанций (и, соответственно, временных интервалов) в трех последних случаях позволяет допустить, что эти события происходили под влиянием единого ландшафтообразующего события — например, облесения горных районов, затронувшего как южные, так и северные склоны массивов, отделяющих Сибирь от равнин Центральной Азии.

Итак, в настоящее время у хомячка Роборовского не наблюдается выраженной генетической гетерогенности на исследованной части аре-

ала. Генетическое разнообразие каждого из двух других видов — хомячков Кэмпбелла и джунгарского — включает по три исторически обособленные линии, две из которых в каждом случае ныне образуют единые популяции, а третья остается относительно изолированной за счет географических барьеров. Однако генетическое разнообразие в каждой группе хомячка Кэмпбелла существенно выше, чем у джунгарского, что связано с более давним началом процесса разделения у первых.

Разделение двух видов, вероятно, происходило в меридиональном направлении, с последующим образованием разрыва на территории современной Джунгарии. Можно предположить миграцию мохноногих хомячков через Алтай в долине рек Чуи и Катунь, тем более, что в настоящее время ареалы двух видов не разделены водоразделом, а высота над уровнем моря мало значит для современных хомячков. В дальнейшем перешедшие Алтай хомячки, ставшие предками *Ph. sungorus*, расселялись к западу.

ЧАСТЬ II

МОРФОЛОГИЯ МОХНОНОГИХ ХОМЯЧКОВ

Глава 6. Фенотипические особенности видов

Все три вида рода *Phodopus* отличаются мелкими размерами (примерно с домовую мышь), короткохвостые, тупомордые, с короткой задней ступней и подошвами лап, покрытыми густыми волосами.

Джунгарский хомячок. Первое описание джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*), данное П.С. Палласом (Pallas, 1773), приведено в главе 1 настоящей монографии.

Внешне джунгарский хомячок выглядит следующим образом: мордочка не заострена, глаза крупные, уши относительно небольшие, округлые, хвост короткий. Масса тела взрослых животных, а также стандартные промеры зверей из разных частей ареала приведены в таблице 6.1. Данные таблицы свидетельствуют о том, что стандартные размеры у взрослых животных из основной части ареала и из обособленного участка в Минусинской котловине достоверно не различаются.

Окраска верха тела буровато-серая или охристо-серая, иногда с заметным потемнением на боках, брюхо белое, граница между окраской спины и брюха выражена отчетливо. По хребту проходит узкая черная полоса (она начинается темным, практически черным пятном-шапочкой над глазами, затем сужается в полосу между ушами, и постепенно

Таблица 6.1. Средняя масса и размеры взрослых особей джунгарского хомячка, добытых в разных частях ареала (по материалам Зоологического музея МГУ и собственным сборам)

Места сбора, количество экземпляров	Масса тела (г)	Длина (мм)			
		тела	ступни	хвоста	уха
Основная часть ареала ($n=46$)	24.8±0.9	88.6±1.2	13.0±0.2	9.1±0.4	12.5±0.3
Минусинская котловина ($n=12$)	22.4±2.3	89.4±3.5	13.5±0.4	9.6±0.6	14.8±0.2

истончаясь, проходит по всей спине, заканчиваясь примерно в 1 см от основания хвоста), лапы белые, уши черноватые, изнутри белые. Для вида характерно полное или частичное побеление волосяного покрова в зимние месяцы (Flint, 1966; Млекопитающие Казахстана, 1977) (рис. 6.1; 6.2, вклейка). Вибриссы хорошо развиты (см. главу 7).

При внешнем осмотре как у самцов, так и у самок можно заметить среднебрюшную железу, которая располагается на осевой линии тела впереди гениталий. Железа вырабатывает густой жироподобный секрет, который участвует в химической коммуникации. У самцов железа выражена гораздо сильнее, чем у самок (Воронцов, Гуртовой, 1959) (см. главу 7).

У джунгарского хомячка имеются также железы в углах рта, представляющие собой полости, заполненные беловатым секретом — «дополнительные мешочки у устья защечного мешка» (Соколов и др., 1991а). Они располагаются в устье защечного мешка, которое окружено сальными железами. Эти структуры одинаково хорошо развиты у обоих полов (подробнее см. главу 7).

Хомячок Кэмпбелла. Первоописание хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) было дано О. Томасом в 1905 г. (Thomas, 1905) (см. главу 1).

Масса тела взрослых животных, а также стандартные промеры зверей из разных частей ареала приведены в таблице 6.2. Данные таблицы свидетельствуют о том, что стандартные размеры у взрослых животных «Западной группы» (к которой относятся особи из Республики Тува, Чуйской и Курайской степей, Западной Монголии (до горной системы Хангая) несколько крупнее особей, относящихся к «Восточной группе» (Центральная, Восточная и Южная Монголия, Китай). У взрослых особей «Восточной группы» достоверно более короткая ступня, хвост и уши по сравнению с особями «Западной группы». Особняком располагается группа хомячков Кэмпбелла из Восточного Забайкалья. Генетически зверьки из этого региона примыкают к «Западной группе». По ряду морфологических параметров они занимают промежуточное положение между зверьками из «Западной» и «Восточной» генетических групп.

Внешний габитус хомячка Кэмпбелла сходен с таковым джунгарского хомячка, но окраска тела иная: сверху общий тон окраски буровато-серый (или буровато-рыжеватый у зверьков из Северо-Восточной Монголии). Полоска на спине начинается практически от глаз, и идет между ушами и немного не доходит до хвоста. На плечах полоска несколько расширяется в размытое черноватое пятно. На темени неясное

Таблица 6.2. Основные размеры взрослых особей хомячка Кэмпбелла, добытых в разных частях ареала (по материалам Зоологического музея МГУ и собственным сборам)

Места сбора, количество экземпляров	Масса тела (г)	Длина (мм)			
		тела	ступни	хвоста	уха
«Восточное Забайкалье» (n=19)	—	81.5±2.7	11.6±0.2	10.0±0.4	12.4±0.3
«Западная группа» (n=63)	27.6±0.8	89.8±1.2	12.7±0.1*	11.1±0.3*	14.9±0.2*
«Восточная группа» (n=77)	23.2±0.9	86.2±1.1	10.6±0.2	7.5±0.4	11.7±0.3

* — достоверность отличий «Западной группы» от «Восточной» и особей из Восточного Забайкалья ($P < 0.05$).

темное пятно, затемненные области имеются также позади и ниже уха (против окончания защечных мешков), на боку за плечами (несколько ниже их) и на боку чуть впереди задних конечностей или по задним конечностям. В этих же местах темная окраска верха спускается языками на светлую область брюшка. По границе между верхней темной и нижней светлой областями идет желтоватая полоска. Голова светлее туловища; уши черные с белой оторочкой по краю. Хвост, лапы, нижняя часть щек, окружность рта — чисто белые. Низ тела — грязно белый из-за просвечивающих свинцово-серых оснований волос.

Зимой у представителей некоторых популяций хомячка Кэмпбелла наблюдается посветление окраски (Формозов, 1929; Банников, 1950). По нашим данным, сильное посветление бывает у хомячков из популяций, обитающих в Монголии около оз. Угий-Нур (рис. 6.3; 6.4, вклейка) (зверьки принадлежат к «Восточной группе» (см. главу 5). Спинка у зверей становится светло-бежевой, а брюшко — белым. Темная полоска, идущая по спине, сильно истончается. Подобное посветление окраски наблюдается и у животных второго поколения при содержании в условиях естественного температурного и светового режима.

Вибриссы у хомячка Кэмпбелла сходны по строению, расположению и развитию с таковыми джунгарского хомячка, т.е. присутствуют те же группы, что и у джунгарского хомячка.

У самцов и самок хомячка Кэмпбелла, как и у джунгарских хомячков, имеется среднебрюшная железа, которая располагается на осевой линии тела впереди гениталий, и специфические железистые комплексы в углах рта (подробнее см. главу 7).

Хомячок Роборовского. В 1903 г. К.А Сатуниным было дано первоописание хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*) (см. главу 1).

Хомячок Роборовского отличается более мелкими размерами тела, чем два других вида рода. Масса тела взрослых животных, а также стандартные промеры зверей, приведенные в таблице 6.3, свидетельствуют о том, что стандартные размеры у взрослых животных из разных частей ареала достоверно не различаются.

Мордочка у этого вида еще больше притуплена. На ней ярко выделяются темные крупные глаза. Подошвы лап густо опушены (сильнее, чем у двух других видов рода). Шерсть очень густая и мягкая, длина волос на боках может достигать 9 мм (рис. 6.5, вклейка).

Уши довольно большие, округлые, черноватые, с беловатой оторочкой. В окраске спины преобладают светлые, желтоватые и розовато-охристые тона, брюшко — белое. Черной полоски вдоль хребта нет. Особенно хорошо развиты мустациальные вибриссы. Вообще же у этого

Таблица 6.3. Средняя масса и размеры взрослых особей хомячка Роборовского, добытых в разных частях ареала (по материалам Зоологического музея МГУ и собственным сборам)

Места сбора, количество экземпляров	Масса тела (г)	Длина (мм)			
		тела	ступни	хвоста	уха
Зайсанская котловина ($n=24$)	19.1 ± 0.4	77.3 ± 1.5	12.1 ± 0.2	10.6 ± 0.6	13.9 ± 0.2
Монголия, Республика Тува ($n=104$)	20.3 ± 0.4	79.2 ± 0.6	11.3 ± 0.1	8.7 ± 0.2	13.5 ± 0.2

вида обнаружены те же группы вибрисс, что и у джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла, но по строению мустациальных вибрисс (*vibrissae mystaciales*) хомячок Роборовского сильно отличается от двух других видов рода (см. главу 7).

У зверьков при внешнем осмотре заметна среднебрюшная железа (особенно у самцов). Специфические дополнительные мешочки с секретом, расположенные в углах рта и имеющиеся у джунгарских и хомячков Кэмпбелла, у этого вида отсутствуют. Однако на внутренней поверхности щеки расположено крупное железистое поле, образованное сальными железами, тянущееся от углов рта по латеральной стенке защечного мешка (см. главу 7).

Глава 7. Кожно-волосая покров

Отличительной чертой волоса покров холки хомячков рода *Phodopus* является слабая дифференциация и яркость, а также отсутствие ворса. Волосы средней длины (8–10 мм), мягкие, прямые, пигментированные или бесцветные, иногда двухцветные, выглядят как пуховые. На холке направляющие и пуховые волосы не обнаружены. А остевые волосы можно разделить на три размерных порядка, отличающиеся толщиной, формой стержня и степенью развития сердцевин. Орнамент кутикулы в целом сходен у всех трех изученных видов: прилегающая, низкая, кольцевидного (чешуйка полностью охватывает стержень) или полукольцевидного типа. Сердцевина изменяется в зависимости от толщины стержня от однорядной лестничной до двурядной лестничной. Имеются топологические особенности строения волос, которые отличаются на подошвах лап и среднебрюшной железе, что демонстрирует черты специализации для выполнения определенных функций (см. ниже). Особенностью волоса покров мохноногих хомячков служит строение вибрисс, которые содержат хорошо развитую сердцевину, такую же, как в волосах.

У хомячка **Роборовского** (*Ph. roborovskii*) на холке волосы первой категории составляют основную массу волоса покров. Они имеют среднюю длину (табл. 7.1), двухцветную окраску: желтоватая верхняя треть волоса и темно-серая нижнюю часть. Стержень прямой с длинной непигментированной, лишенной сердцевин ножкой и заостренной ланцетовидной вершиной, также не содержащей сердцевин. Стержень волоса цилиндрический, уплощенный в наиболее расширенной части — гранне (рис. 7.1, А), которая выражена довольно слабо (диаметром 20–23 мкм), но, в отличие от вершины волоса и его основания, содержит не однорядную лестничную сердцевину (рис. 7.1, Б–Г), а двурядную лестничную с перемежающимися «дисками» (ороговевшими остатками клеток сердцевин волоса) (рис. 7.1, Д, Е). Толщина дисков изменяется от 2 до 6 мкм в основании волоса с однорядной сердцевинной до 3–8 мкм в гранне с двурядной сердцевинной. Сердцевина занимает примерно 70–80% стержня в области гранны, но не более 60% в основании стержня (сравните рис. 7.1, Е и 7.1, Г). Пигментные гранулы хорошо различимы как в основании, так и в гранне ости первого порядка. Они овальные или округлые, диаметром до 1 мкм.

Таблица 7.1. Морфометрия остевых волос холки взрослых самцов мохноногих хомячков *Phodopus* в разные сезоны года

Вид	Сезон	Категория волос	Промеры волос, max		
			длина, мм	диаметр, мкм	сердцевина, % от толщины грани стержня
<i>Phodopus roborovskii</i>	Зима	Остевые I	12	29.0	70–90
		Остевые II	11	11.3	80–90
		Остевые III	9	16.8	80–90
	Весна	Остевые I	10	23.0	70–80
		Остевые II	10	11.3	80–90
		Остевые III	7	5.6	70–80
	Лето	Остевые I	10	23.0	70–80
		Остевые II	10	11.3	80–90
		Остевые III	8	11.3	70–80
	Осень	Остевые I	9	23.0	70–90
		Остевые II	10	11.3	80–90
		Остевые III	7	11.3	80–90
<i>Phodopus campbelli</i>	Зима	Остевые I	11	34.0	80–90
		Остевые II	11	11.3	80–90
		Остевые III	10	11.3	80–90
	Весна	Остевые I	11	23.0	60–80
		Остевые II	11	11.3	60–80
		Остевые III	9	17.0	60–80
	Лето	Остевые I	10	23.0	70–80
		Остевые II	11	11.3	60–80
		Остевые III	9	11.3	60–80
	Осень	Остевые I	10	23.0	80–90
		Остевые II	10	11.3	70–80
		Остевые III	7	11.3	80–90
<i>Phodopus sungorus</i>	Зима	Остевые I	10	34.0	80–90
		Остевые II	10	11.3	60–70
		Остевые III	9	8.6	70–80
	Лето	Остевые I	9	28.0	40–60
		Остевые II	10	11.3	30–50
		Остевые III	8	11.3	50–60

У ости второго порядка стержень однотонно-серый, ножка и вершина волоса хорошо выражены и не содержат сердцевин, или она фрагментарная. Длина этих волос примерно такая же, как и у ости пер-

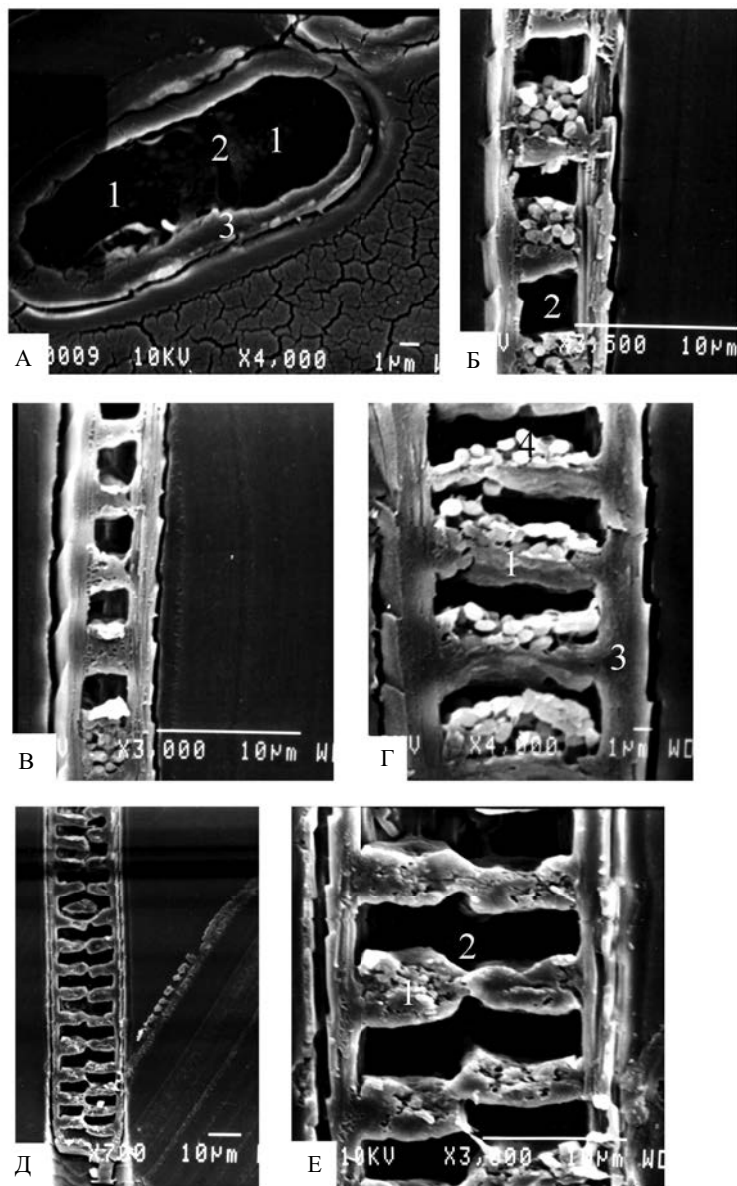


Рис. 7.1. Строение остевого волоса первого порядка взрослого самца *Phodopus roborovskii* в зимнее время. А — поперечный срез; Б–Г — продольные срезы основания волоса; Д–Е — то же гранны; 1 — диск; 2 — воздушная полость; 3 — кора; 4 — пигментная гранула.

вого порядка (табл. 7.1), но толщина волос равномерная вдоль стержня (примерно 11 мкм), что вдвое меньше, чем в гранне ости первого порядка. Как правило, в этих волосах имеется лишь однорядная лестничная сердцевина.

У ости третьего порядка стержень волнообразно изогнут, имеется три или четыре изгиба. Длина волоса немного меньше (табл. 7.1), чем у остей других категорий (вероятно, за счет того, что он волнистый и при промерах не растягивается). В областях перетяжек стержень немного тоньше. Ножка и вершина не выражены. Стержень содержит однорядную лестничную сердцевину.

У остевых волос всех трех категорий орнамент кутикулы изменяется вдоль стержня. В основании волоса (толщина стержня не более 10 мкм)

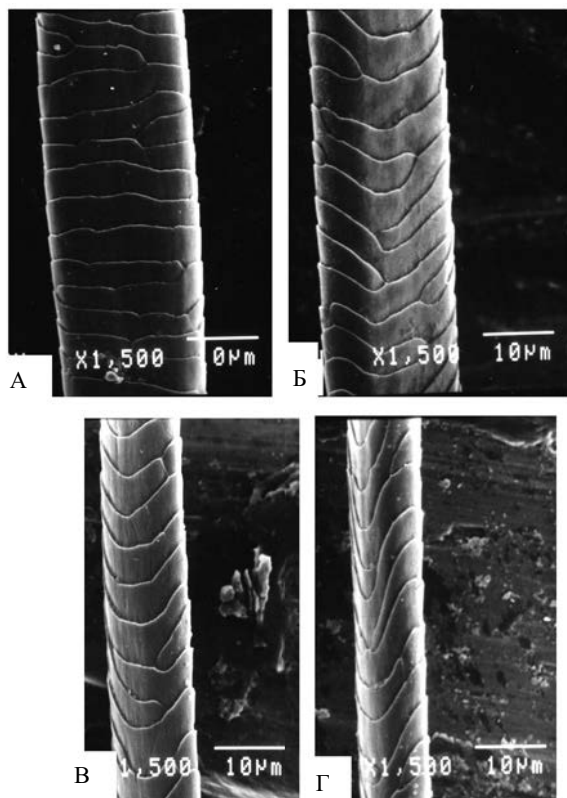


Рис. 7.2. Строение кутикулы остевого волоса взрослого самца *Phodopus roborovskii*: А, Б — кутикула гранны; В, Г — кутикула основания.

она прилегающая, черепицевидная, полукольцевидного типа — одна чешуйка охватывает до половины окружности стержня (рис. 7.2, В), иногда заметен шевронный рисунок (рис. 7.2, Г). Свободные края чешуек гладкие, волнообразно изогнутые. Поверхность кутикулярных чешуек гладкая, без ребристости. Высота чешуек составляет 5–6 мкм, но в области шевронного рисунка колеблется значительно — 4–8 мкм.

В расширенной части стержня (толщиной 20–23 мкм) кутикулярные чешуйки уплощенные, высотой до 4–7 мкм, полукольцевидного или кольцевидного типа, с гладкой поверхностью и гладким слабоволнистым свободным краем. Чешуйки плотно прилегают к стержню, и пазухи между стержнем и чешуйкой отсутствуют (рис. 7.2, А, Б).

Сезонные различия в строении и размерах волос выражены слабо (табл. 7.1). В зимнее время утолщаются и удлиняются остевые первого порядка, увеличивается число волос, содержащих двурядную сердцевину, удлиняются и утолщаются волнообразные остевые третьего порядка. Весной и летом количество этих крупных волос с двурядной сердцевиной заметно сокращается.

У **хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*)** волосяной покров холки сходен с таковым у хомячка Роборовского. Можно выделить три размерных порядка остевых волос (табл. 7.3).

Наиболее многочисленны остевые волосы первого порядка. Они имеют прямой, слегка уплощенный (рис. 7.3) стержень с относительно длинной заостренной вершиной и узким основанием, которые не содержат сердцевину, или сердцевина в этих отделах фрагментарна. Гранна выражена отчетливее, чем у хомячка Роборовского, так как она в два раза толще других участков стержня. У одних волос она сильно пигментирована, у других — непигментированная гранна с двурядной лестничной сердцевиной (рис. 7.3, А–В, Е). В основании волоса сердцевина однорядная (рис. 7.3, Г, Д). Орнамент кутикулы изменяется незначительно вдоль стержня — он полукольцевидного или кольцевидного типа, образован высокими чешуйками (от 4–6 мкм в основании волоса толщиной 8 мкм до 5–9 мкм в гранне толщиной 10–12 мкм) с относительно гладким наружным краем (рис. 7.4). Слабо выраженный шевронный рисунок характерен для гранны.

Остевые волосы второго порядка имеют равномерно тонкий стержень (табл. 7.1) с однорядной лестничной сердцевиной и удлиненные тонкие вершину и основание. Последние не содержат сердцевины.

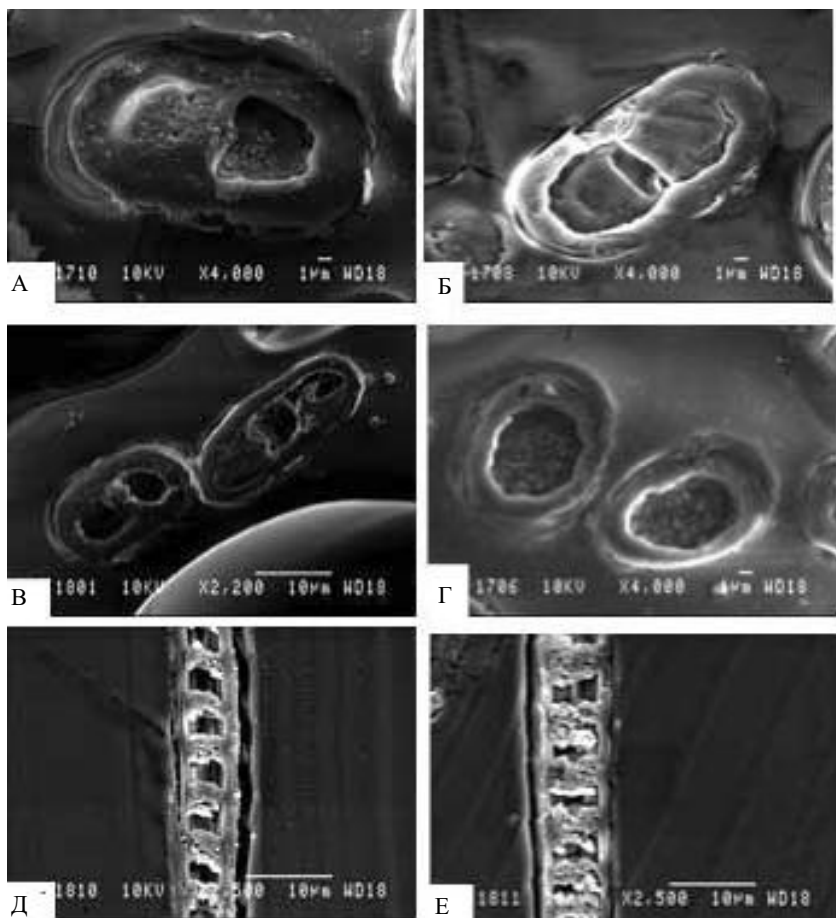


Рис. 7.3. Строение остевых волос взрослого самца *Phodopus campbelli*:

А, Б — поперечные срезы гранны летнего волоса; В — то же зимнего волоса; Г — то же основания летнего волоса; Д — продольный срез основания летнего волоса; Е — то же гранны.

Остевые волосы третьего порядка особенно многочисленны в зимнем волосином покрове. Они извитые, тонкие, равномерной толщины вдоль стержня (табл. 7.1). Вершина и основание не выражены. Сердцевина всегда однорядная лестничная. Области перетяжек между волнами не сужаются.

Сезонные различия выражены слабо: в зимней шерсти длина волос незначительно увеличивается, как и количество остей третьего поряд-

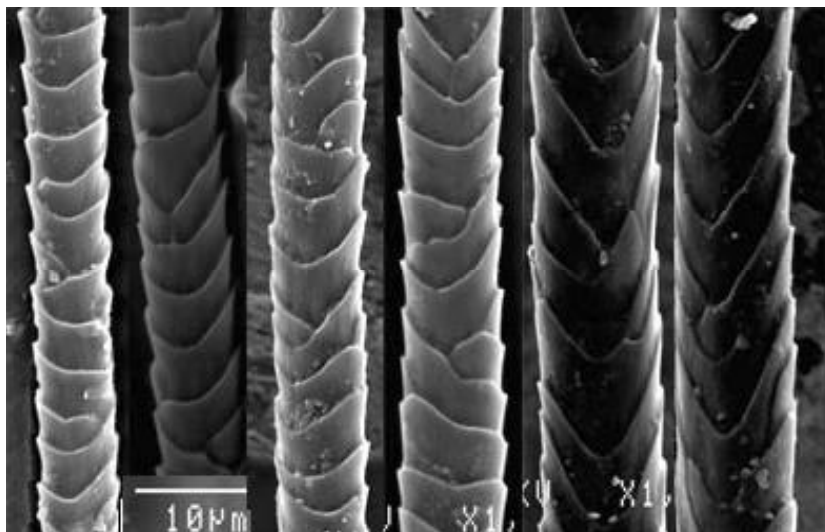


Рис. 7.4. Строение кутикулы остевого волоса холки взрослого самца *Phodopus campbelli*. (Слева направо — от основания волоса к его гранне.)

ка, а ости первого порядка становятся толще с более толстой двурядной сердцевинной (табл. 7.1).

У **джунгарского хомячка** (*Ph. sungorus*) на холке стержень остевого волоса первого порядка сильно уплощен, и вдоль стержня от основания до гранны проходит неглубокая бороздка (рис. 7.5). Стержень имеет длинную тонкую ножку и короткую верхушку, которые лишены сердцевины. Волосы могут быть сильно пигментированными или бесцветными. Орнамент кутикулы сходен с таковым у хомячка Роборовского, с выраженной шевронной зоной, расположенной немного выше основания волоса, но отличается от кутикулы волос хомячка Кэмпбелла, у которых шевронная зона характерна для гранны волос. Высота кутикулярных чешуек в области гранны составляет 2–8 мкм. Сердцевина — типичная одно- или двурядная лестничная, но отличается от вышеописанной более слабым развитием, вне зависимости от сезона (рис. 7.6; 7.7; табл. 7.1). Толщина дисков изменяется от 3 до 6 мкм. Пигментные гранулы хорошо различимы, диаметром до 1 мкм (рис. 7.6, Ж; 7.7). Коровый слой утолщенный, что улучшает механические защитные свойства волоса.

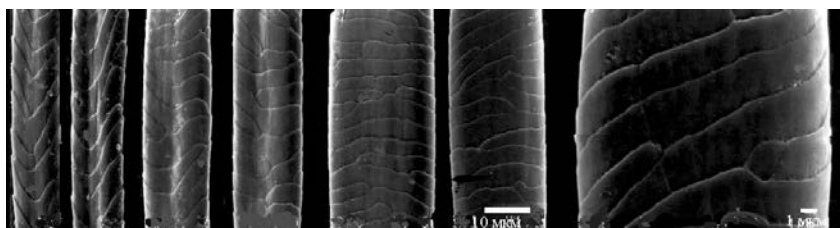


Рис. 7.5. Строение кутикулы острого волоса первого порядка холки взрослого самца *Phodopus sungorus* в ноябре. (Слева направо — от основания волоса к его гранне.)

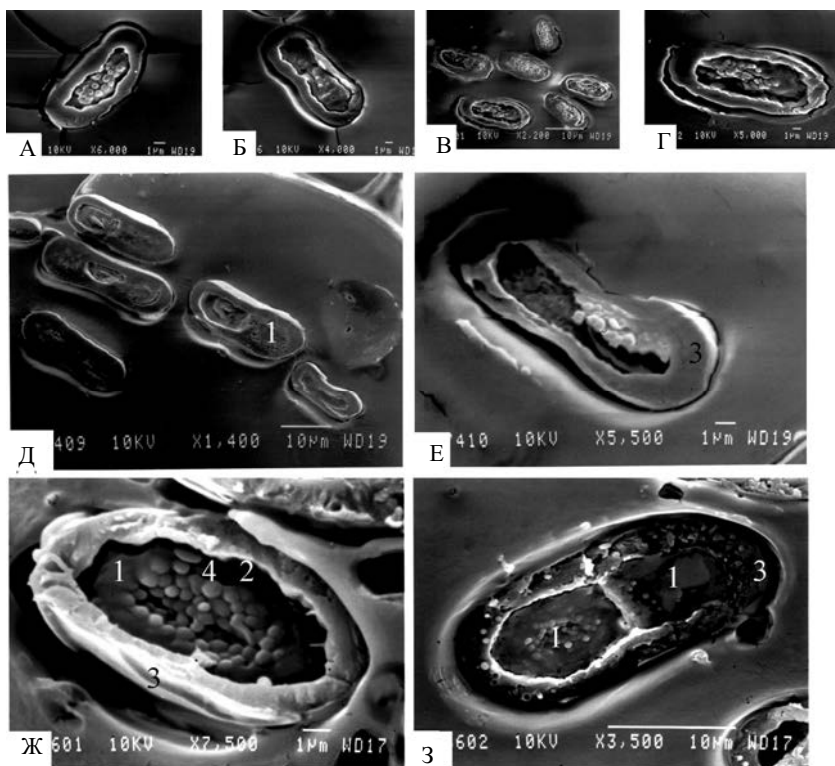


Рис. 7.6. Поперечные срезы острых волос первого порядка взрослых самцов *Phodopus sungorus* в разные сезоны: А, Б — ноябрь; В, Г — июнь; Д, Е — январь; Ж, З — апрель; Ж — основание волоса; З — гранна. (Обозначения, как на рис. 7.1)

Остевые волосы второго порядка равномерной длины, в два раза тоньше остей первого порядка (табл. 7.1). Степень пигментации стержня сильно варьирует. Кутикула обычная, прилегающая. Сердцевина развита слабее, чем в ости первого порядка (табл. 7.1). Остевые волосы третьего порядка тонкие, с однорядной пигментированной или не пигментированной сердцевинкой (табл. 7.1), иногда волнообразно изогнуты в нижней части стержня.

Имеются сезонные различия: в зимнее время ости первого порядка утолщаются, а сердцевина становится более развитой в остевых волосах всех порядков (рис. 7.6, 7.7; табл. 7.1). Кроме того, среди остевых волос первого порядка можно выделить немногочисленные волосы, форма стержня которых напоминает кроющие волосы: утолщенная верхняя четверть волоса согнута перпендикулярно длинной оси волоса.

У всех трех видов хомячков имеются специализированные волосы, сопутствующие железистым структурам кожи (см. ниже).

Вибриссы². У хомячков рода *Phodopus* имеются хорошо выраженные вибриссы (Куликов, Феоктистова, 2007). Известно, что вибриссы играют важную роль в ориентации животных в пространстве, и возможно, помогают при обнаружении объектов питания.

У всех трех видов рода обнаружены следующие группы вибрисс.

Вибриссы брови (*vibrissae superciliares*) расположены над передним краем глаза одна выше и позади другой. Длина верхней вибриссы достигает 18–20 мм, нижней — 10 мм. В сумке верхней вибриссы иногда обнаруживается тонкая более короткая вибрисса, которая по мере истирания старой вибриссы сменяет ее.

Носовые вибриссы (*v. nasales*). Три-четыре вибриссы расположены над ноздрями практически на кончике носа и образуют ряд, первая вибрисса которого находится выше первого ряда группы вибрисс усов и ближе к кончику носа на 1.5 мм. Длина этих вибрисс не превышает 3 мм.

Усы (*v. mystaciales*). Эта группа состоит из семи рядов, тянущихся вдоль боковой поверхности морды. Основания этих вибрисс образуют четко очерченную подушку, которая занимает переднюю половину расстояния от кончика носа до глаза. Самые длинные вибриссы этой группы достигают 32 мм. Обычно это вибриссы *3a–4a*. Остальные вибриссы, расположенные ближе к носу, постепенно укорачиваются, так что каждая последующая короче предыдущей, и длина самых передних в третьем и шестом рядах не превышает 2 мм. В первом и втором рядах длина вибрисс *1e*

² Раздел «вибриссы» написан совместно с к.б.н. В.Ф. Куликовым.

Таблица 7.2. Морфометрическая характеристика вибрисс хомячков рода *Phodopus*

Группа вибрисс	Номер ряда	<i>Phodopus campbelli</i>		<i>Phodopus sungorus</i>		<i>Phodopus roborovskii</i>	
		ЧВ, шт.	ДВ _{max} , мм	ЧВ, шт.	ДВ _{max} , мм	ЧВ, шт.	ДВ _{max} , мм
<i>Vibrissae superciliares</i>	-	2	18	2	20	2	20
<i>V. nasales</i>	-	3	3	4	3	2	3
<i>V. mystaciales</i>	1	5		5		6	
	2	6		6		6	
	3	10	32	7	32	8	35
	4	14	32	11	32	18	35
	5	14		11		20	
	6	6		6		20	
	7	10		8		20	
	8					18	
	9					17	
	10					15	
	11					14	
	12					9	
<i>V. labiales superior</i>	-	6	1	6	1	6	
<i>V. labiales inferior</i>	-	6	1	6	1	6	
<i>V. submentales</i>	-	12	7	12	6	10	5
<i>V. interramales</i>	-	2	7	2	7	-	
<i>V. carpales</i>	-	3	5	2	5	4	6

Примечание: ЧВ — число вибрисс, ДВ_{max} — максимальная длина вибрисс.

и *2f* составляет 3–4 мм. Первые пять рядов тянутся параллельно один другому. Вибрисса *a* ниже вибриссы *b* настолько, что их можно было бы соединить дугой, вершина которой направлена вверх. Передние вибриссы ряда расположены на фронтальной поверхности морды под носовым зеркалом. Количество вибрисс в рядах варьирует (табл. 7.2). На уровне вибриссы *7e* между пятым и седьмым рядами начинается дополнительный ряд из шести вибрисс. Он идет вперед параллельно седьмому ряду и кончается на краю губы. У *Ph. sungorus* на уровне *5h* этот ряд разветвляется на два ряда, нижний из которых продолжается до края губы, а верхний (из трех вибрисс) примыкает к пятому ряду.

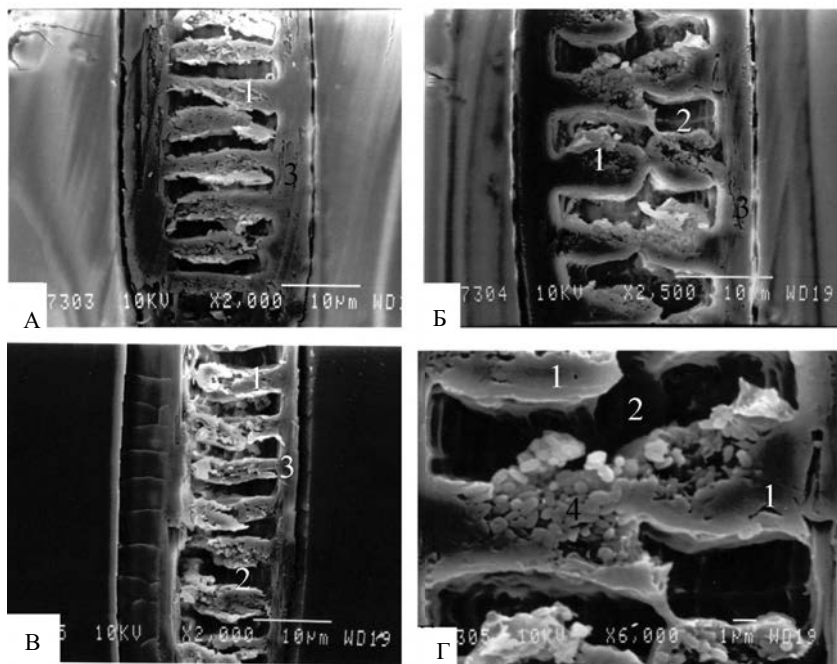


Рис. 7.7. Строение сердцевины остевых волос первого порядка взрослых самцов *Phodopus sungorus* в разные сезоны: А, Б, Г — июнь; В — ноябрь; А — основание волоса; Б–Г — гранна. (Обозначения как на рис. 7.1.)

Пять вибрисс вертикального ряда *a* расположены между горизонтальными рядами. Основание вибриссы *1a* лежат назальнее вибриссы *2a* на расстоянии, равном половине расстояния между вибриссами (0.2–0.3 мм). Вибриссы *2a*, *3a* и *4a* расположены по вертикали на одном уровне. Расстояние между рядами составляет 0.9 мм. Основания вибриссы *5a* и *7a* находятся назальнее вибриссы *a* предыдущего ряда на расстоянии, равном половине расстояния между вибриссами. Вибрисса *a* в каждом ряду самая длинная, остальные становятся короче по мере продвижения кпереди. Самые передние роstralные вибриссы на поверхности губы практически смыкаются с верхнегубными вибриссами.

Верхне- и нижнегубные вибриссы (*v. labiales superior* и *v. l. inferior*) длиной 1 мм в шесть рядов опоясывают ротовое отверстие и заходят внутрь на поверхность защечных мешков, которые, в свою очередь, снабжены упругими щетинками, возможно, выполняющими тактильную функцию. Длина этих вибрисс достигает 1 мм.

Подбородочные вибриссы (*v. submentales*) растут на подбородке каудальнее нижнегубных вибрисс в виде двух поперечных рядов, каждый из которых состоит из шести вибрисс. Ближе к губе ряды этих вибрисс сливаются с рядами нижнегубных вибрисс. Самые крайние вибриссы — наиболее длинные (до 7 мм).

Шейные вибриссы (*v. interramales*) несимметрично расположены на шее на уровне углов рта, образуя поперечный ряд из двух-трех вибрисс (длиной до 7 мм), выступающих из кожных бугорков. Иногда имеется только одна шейная вибрисса.

Запястные вибриссы (*v. carpales*) в числе двух-трех (длиной до 5 мм) обнаруживаются на вентро-латеральной стороне предплечья сразу за запястьем.

Топография и размеры вибрисс брови (*v. superciliares*) и носовых вибрисс (*v. nasales*) практически не различаются у всех трех видов мохноногих хомячков. Однако вибриссы усов (*v. mystaciales*) хомячка Роборовского достаточно необычны. У него усы располагаются в двенадцать рядов, а максимальная длина вибрисс достигает 35 мм. Число вибрисс в нижних рядах также значительно больше. Так в пятом-седьмом рядах насчитывается 20 вибрисс, хотя у двух других видов количество вибрисс в аналогичных рядах не превышает 14. Таким образом, общее количество вибрисс усов у хомячка Роборовского значительно больше в нижней части группы и растут они гуще, окружая ротовое отверстие плотным тактильным полем (табл. 7.2).

У хомячков рода *Phodopus* вибриссы отличаются наличием сердцевинного слоя, степень развития которого варьирует у всех трех видов, но максимальна у *Ph. roborovskii*.

Наиболее длинные (до 35 мм) и толстые (до 68 мкм) вибриссы хомячка Роборовского могут быть или сильно пигментированными, или бесцветными. Гранна, как правило, располагается в нижней половине стержня. Сердцевина в разной степени развита по всему стержню и занимает до 50–80% его толщины (рис. 7.8). Расположение клеток сердцевинины изменяется от однорядного лестничного в тонких участках стержня до двурядного и даже сетчатого в утолщенных участках.

Наиболее толстые вибриссы самцов хомячка Кэмпбелла имеют диаметр около 56 мкм и содержат сердцевинный слой, толщина которого составляет 40–60% толщины стержня. Сердцевина одно-, двурядная лестничная, иногда сетчатая.

У шестидневного детеныша вибрисса предплечья полностью сформирована, хотя волосы здесь еще только интенсивно растут. Ее строение

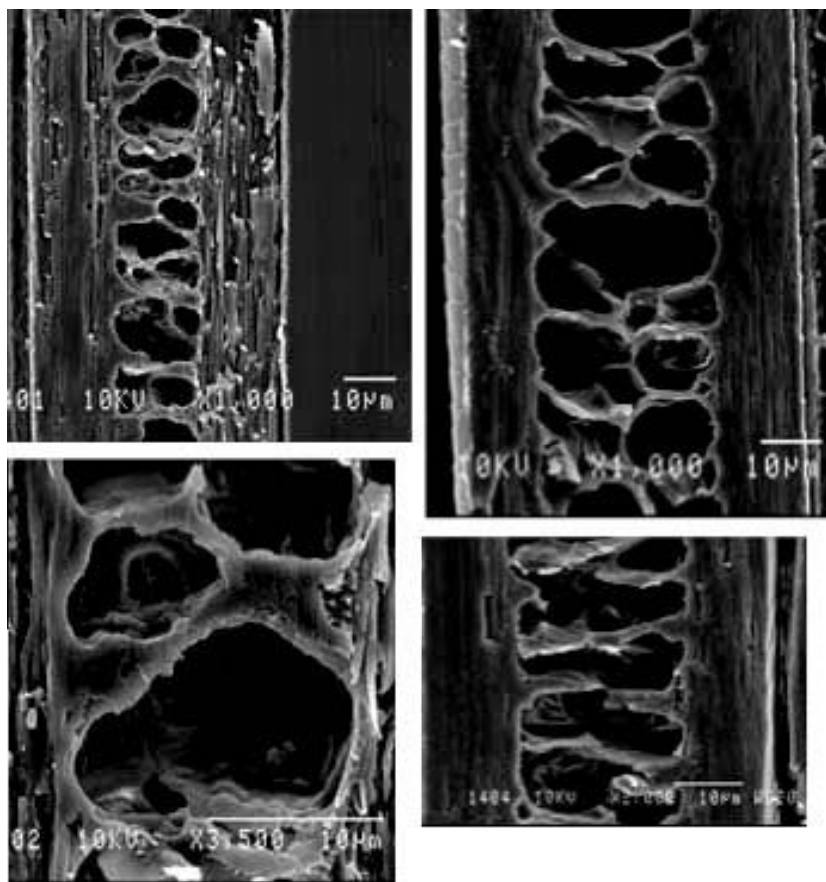


Рис. 7.8. Продольные срезы вибриссы морды взрослого самца *Phodopus roborovskii* (необычно сильно развита сердцевина).

типично для вибрисс наземных млекопитающих. Вибрисса залегает глубоко (до 452 мкм) в подкожной жировой клетчатке. Толщина вибриссной сумки достигает 169 мкм. Кольцевидный кровеносный синус хорошо развит и заполнен кровью. Его толщина составляет по 45 мкм с обеих сторон на продольном срезе вибриссной сумки. Толщина кавернозных синусов немного меньше — 34 мкм.

У самцов джунгарского хомячка максимальная длина вибрисс может составлять до 24 мм, а толщина — от 56 до 100 мкм. Сердцевина занимает до 30% толщины волоса и одно-, двурядная. Корковый слой и сердцевина

сильно пигментированы. Кутикула обычного строения. Однако у некоторых самцов сердцевина развита слабо, заметна в виде пигментированных штрихов. Она может быть однорядной лестничной в нижней части стержня и занимать не более 10–16% толщины вибриссы.

Специфика организации вибриссного аппарата хомячка Роборовского, отличающая его от двух других видов рода, вероятно, свидетельствует об особенностях питания этого вида, значительную долю в котором составляют корма животного происхождения (насекомые), в обнаружении которых вибриссы играют важную роль. Джунгарский и хомячок Кэмпбелла — в основном семеноядные виды.

Особенности строения вибриссного аппарата хомячка Роборовского, служат подтверждением его более древнего происхождения и общности от двух других видов рода (Neumann et al., 2006).

Кожа. Кожа холки мохноногих хомячков складчатая, тонкая, а если утолщена, то за счет подкожной жировой клетчатки. Она не пигментирована. Роговой слой не толстый, слоистый, составляет примерно половину толщины тонкого эпидермиса. Слои эпидермиса не выражены. Ростковый слой состоит из крупных клеток со светлым крупным ядром. Шиповатый слой — одно-двухрядный. Зернистый, прерывистый слой — в виде отдельных уплощенных клеток. Луковицы волос могут залегать в жировой клетчатке. Граница между сосочковым слоем и подкожной жировой клетчаткой нечеткая (рис. 7.9; 7.10). Там, где клетчатка отсутствует, сосочковый слой занимает почти всю толщину дермального слоя. Волосы растут поодиночке или пучками — по три-четыре из одной сумки. Подкожная жировая клетчатка по-разному развита у разных особей. Тонкие волосы растут поодиночке или пучками по три-четыре в каждой фолликуле (рис. 7.9). Сальные железы развиты умеренно, окружают волосяной фолликул.

Гистологическое строение сальных желез волосяных фолликулов кожи за гривка изучено у хомячка Кэмпбелла (Соколов и др., 1990). Показано, что сальная железа за гривка — это образование овальной формы диаметром 12–14 мкм. Клетки железы, как правило, удлинены и содержат одно ядро с резко базофильной кариоплазмой, диаметром 1.6–3.5 мкм. Каждая сальная железа состоит из 4–5 секреторных клеток. Проток железы открывается в волосяной канал чуть выше луковицы волосяного фолликула.

Извитые пучки коллагеновых волокон идут вдоль поверхности кожи и волосяных фолликулов. Кожа подстилается слоем мышечных волокон.

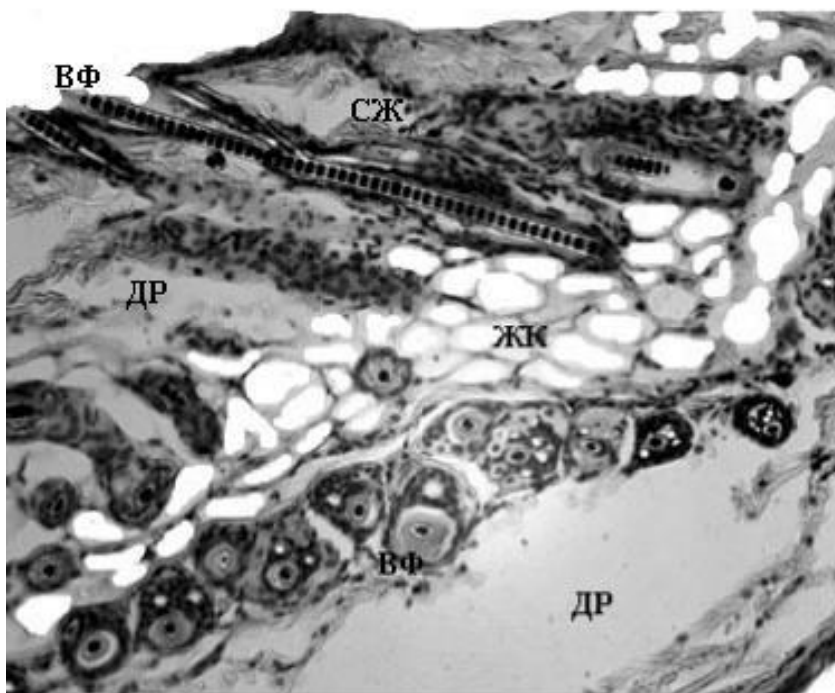


Рис. 7.9. Строение кожи холки взрослого самца *Phodopus campbelli*. Хорошо видно, что в волосяном фолликуле растет несколько волос. ВФ — волосяной фолликул; ДР — дерма; ЖК — жировые клетки; СЖ — сальная железа.

Phodopus roborovskii. У двух взрослых самцов, содержащихся в виварии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН при естественном световом режиме и температуре 20 ± 2 °С, в марте месяце кожа имела толщину 226–265 мкм. Эпидермис тонкий, непигментированный. Сосочковый слой занимает 60–70% толщины кожи. Подкожная жировая клетчатка развита лишь в отдельных местах, толщиной до 113 мкм. Размеры жировых клеток — 34×45 ; 56×56 мкм. В этих местах волосяные фолликулы врастают в жировую ткань. Волосы растут поодиночке или по два-три из одного фолликула. Диаметр волосяных фолликулов 23–56 мкм. Сальные железы, окружающие фолликул хорошо развиты, размерами 70×56 , 56×56 мкм на продольном срезе. Пигментация отсутствует. Дерма плотная. Пучки коллагеновых волокон проходят параллельно поверхности кожи или вытянуты вдоль волосяных луковиц.

Phodopus campbelli. У самца № 1 и самки № 1, содержащихся в условиях естественного светового и температурного режимов, в марте кожа сильно утолщена (соответственно 672 и 734 мкм) в основном за счет сильного развития подкожной жировой клетчатки, которая занимает до 2/3 толщины кожи. Сосочковый слой тонкий (169–226 мкм), волосы тонкие, редкие, снабжены небольшими (923×45; 45×45 мкм) мешотчатými сальными железами. У самца № 1 на загривке начинается линька. Крупные (диаметром до 45 мкм против 23 мкм у обычных волос) луковицы волос залегают на глубине до 565 мкм в жировой клетчатке. У самца № 2 из вивария, полученного в это же время (но содержавшегося при 20±2 °С), жировая клетчатка развита слабее, а процесс линьки проходит интенсивнее. У самки № 2 из вивария, жировая клетчатка довольно толстая (456 мкм), но тоньше, чем у самки № 1, процесс линьки не отмечен.

У молодого самца № 3, содержавшегося в условиях естественного светового и температурного режимов, толщина кожи достигает 904 мкм, и только 226 мкм приходится на сосочковый слой, а остальная часть — сильно развитая подкожная клетчатка. Жировые клетки достигают крупных размеров — 79×56 мкм. Волосы редкие и мелкие с небольшими (34×23 мкм) сальными железами. У молодой самки № 3 кожа тоньше (565 мкм) и жировая клетчатка развита слабее, но размеры жировых клеток достигают 113×79 мкм.

Phodopus sungorus. У взрослого самца, содержавшегося в условиях естественного светового и температурного режимов, в марте месяце кожа холки толстая (до 226 мкм) в основном за счет подкожной жировой клетчатки (50% толщины кожи). Жировые клетки крупные (79×68; 68×68 мкм). Сосочковый слой также занимает половину толщины кожи (рис. 7.10). Сальные железы (79×34; 68×56 мкм на продольном срезе) окружают фолликул.

У молодого самца (в марте месяце) кожа отличается полным отсутствием жировой подкожной клетчаткой. Толщина кожи достигает 180 мкм. Эпидермис (23 мкм) и роговой слой (6 мкм) тонкие. Сосочковый слой занимает всю толщину дермы. Сальные железы лежат по две или окружают фолликул. Их размеры составляют 56×56; 45×56 мкм.

Специфические кожные железы. У представителей рода *Phodopus* имеется целый ряд специфических кожных желез: Гардеровы, Мейбомиевы, железы наружного слухового прохода, железистое поле защечного мешка (у хомячка Роборовского) и железистые комплексы в углах

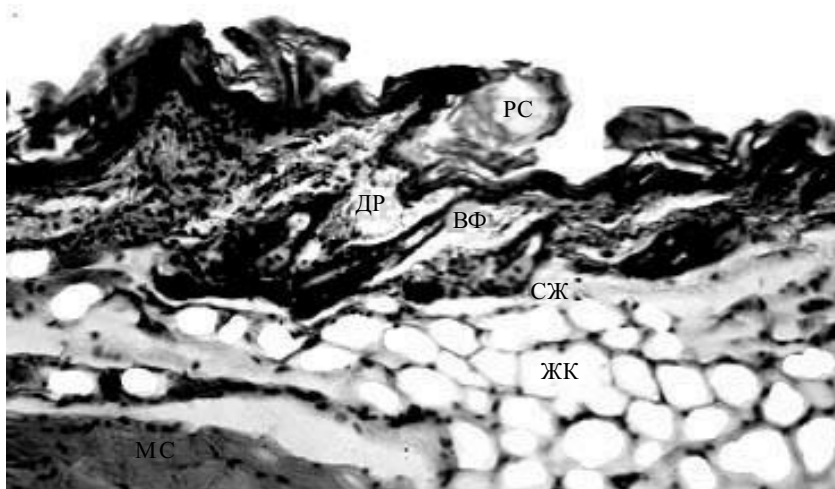


Рис. 7.10. Строение кожи холки взрослого самца *Phodopus sungorus*. (Обозначения, как на рис. 7.9; РС — роговой слой.)

рта (у хомячка Кэмпбелла и джунгарского), среднебрюшная железа, препуциальные, циркуманальные железы.

Строение *Гардеровой железы* изучено у всех представителей рода (взрослые самец и самка каждого из видов) (Бодяк, 1994). Железа располагается в верхней заглазничной области орбитальной полости.

У хомячка Роборовского секреторные клетки железы сходные и однотипные. Они синтезируют и выделяют липиды в форме гранул. Агранулярный эндоплазматический ретикулум развит хорошо. Секреторные гранулы по форме и толщине электронного ободка двух видов: 1) округлые или овальные, окруженные мембраной; 2) полигональные с широким ободком из электронно-плотного материала. Гранулы обоих видов встречаются в клетках одновременно, но, как правило, в клетке преобладают гранулы одного вида. Базальная плазмалемма гладкая, но в некоторых местах образуются довольно тонкие выросты, напоминающие микроворсинки. Выделение секрета осуществляется путем апокриновой, микроапокриновой секреции и экзоцитозом.

У хомячка Кэмпбелла секреторные клетки Гардеровой железы содержат гранулы полигональной формы, в которых мембранный материал занимает значительный объем и располагается по периферии гранулы. Найдены внутриклеточные каналы, что необычно для секреторных клеток Гардеровой железы.

У джунгарского хомячка, в отличие от хомячков Кэмпбелла и Роборовского, агранулярный эндоплазматический ретикулум отличается правильным сетчатым расположением чередующихся узких ламелл и везикул среднего размера, а базо-латеральная плазмалемма секреторной клетки образует складки, в то время как у двух других видов — тонкие и длинные микроворсинки (Бодяк, 1994). Остается неясным, носят ли эти признаки видоспецифический характер или являются следствием функциональных различий.

По нашим данным, *Мейбомиевы железы* хорошо развиты у всех трех видов и сходны у обоих полов. Они располагаются на верхнем и нижнем веках, где образуют довольно плотные железистые поля. Имеются видовые отличия топографии желез. У джунгарского хомячка и хомячка Кэмпбелла самая крупная железа лежит на внешнем крае верхнего века, а другие железы, гроздевидные и сходных размеров, лежат вплотную одна к другой. У джунгарского хомячка на верхнем веке можно различать 12–17, а на нижнем — 13–17 желез. У хомячка Кэмпбелла, соответственно, — 14–16 и 12–16 желез. У хомячка Роборовского железы располагаются настолько плотно, что отдельные железки практически не видны; а крупная железа на внешнем крае верхнего века отсутствует. У всех трех видов железы на верхнем веке вдвое крупнее, чем на нижнем (табл. 7.3). Строение железок обычное — сложное альвеолярное с системой разветвленных протоков.

Железы наружного слухового прохода присутствуют у всех трех видов как неплотное железистое поле с разрозненными крупными сальными железами (диаметром примерно 2 мм). Здесь тонкая пигментированная кожа, и желтоватые железы хорошо заметны.

У хомячка Роборовского *специфическое железистое поле углов рта* лежит на стенке защечного мешка. Оно имеет неправильную форму

Таблица 7.3. Толщина (перпендикулярно длинной оси глазной щели) железистого поля Мейбомиевых желез у мохноногих хомячков *Phodopus*

Место расположения	Вид, n=10		
	<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. campbelli</i>	<i>Ph. sungorus</i>
Толщина железистого слоя, мм			
Верхнее веко	1.63±0.03	1.72±0.08	1.96±0.02
Нижнее веко	0.80±0.05	0.90±0.04	0.92±0.03

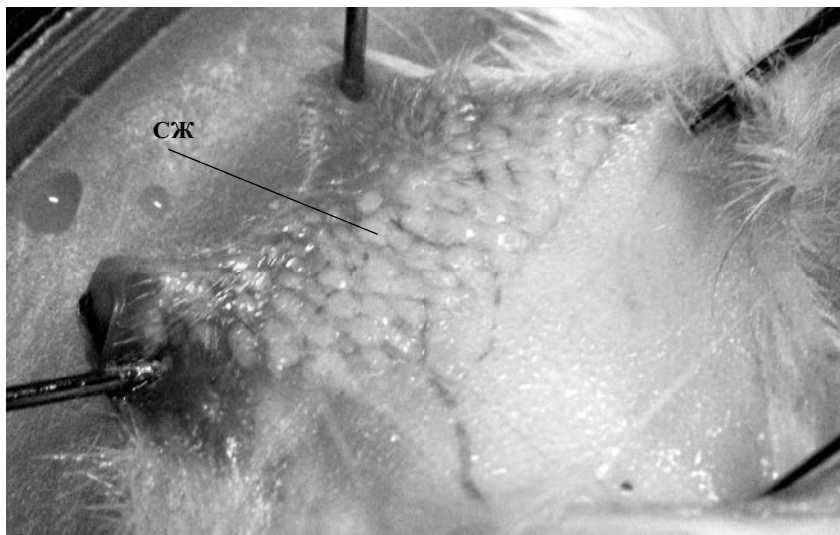


Рис. 7.11. Внешний вид железистого поля углов рта у *Phodopus roborovskii*. Видны отдельные сальные железы (СЖ).

(рис. 7.11). Железистое поле состоит из сильно увеличенных сальных желез. На поле растут мелкие волоски, направленные в сторону защечного мешка. Половой диморфизм размеров и массы поля отсутствует (табл. 7.4). Железистое поле различимо уже у двухдневных детенышей. С возрастом оно постепенно увеличивается (табл. 7.4).

У хомячка Кэмпбелла и джунгарского, в отличие от хомячка Роборовского, в углах рта присутствуют *специфические железистые комплексы* (СЖК), представляющие собой секреторное поле защечного мешка, окружающее особую структуру, названную дополнительным мешочком (ДМ) в устье защечного мешка (Соколов и др., 1991а).

Впервые эти необычные структуры были обнаружены у джунгарских хомячков (Krischke, 1986), так как их оборонительное поведение сопровождается характерной вокализацией, при которой в углах открытого рта становятся хорошо заметными довольно крупные мешотчатые образования, заполненные желтовато-белым содержимым с резким характерным запахом. Сканирующая электронная микроскопия позволила предположить, что они относятся к кожным структурам, секреторирующим по голокриновому типу (Krischke, 1986). Отмечено участие секрета СЖК в регуляции социальных взаимоотношений у джунгарского хомячка.

Таблица 7.4. Общая и относительная масса секреторного поля угла рта у разновозрастных самцов и самок *Phodopus roborovskii* ($n=10$, для каждой категории особей, $X \pm S_x$)

Возраст	Масса, мг		Относительная масса, % от массы тела	
	самцы	самки	самцы	самки
<i>Juv.</i> , 10 дн.	5.0±0.06	5.0±0.06	1.3±0.1	1.3±0.1
<i>Juv.</i> , 20 дн.	14.0±0.1	14.0±0.1	1.6±0.2	1.5±0.2
<i>Adult.</i> , 5-6 мес.	29.0±3.0	29.0±4.0	1.6±0.2	1.9±0.3

По нашим данным, аналогичные структуры есть и у хомячка Кэмпбелла, но отсутствуют у хомячка Роборовского, хотя у последнего имеется крупное железистое поле в углах рта (Соколов и др., 1991а). Они не найдены нами и у других представителей семейства *Cricetidae*: половозрелых особей подсемейства *Cricetinae* Старого Света: *Cricetulus barabensis*, *C. pseudogriseus*, *C. migratorius* (просмотрено по 28 самцов и самок каждого вида), *C. longicaudatus* (8 самцов, 9 самок); *Allocricetulus curtatus* (20 самцов, 28 самок), *A. evermanni* (самец и самка); *Mesocricetus brandti* (28 самцов, 20 самок), *M. auratus*, *M. raddai* (по 20 самцов и самок каждого вида); *Cricetus cricetus* (2 самца, 2 самки). Данные литературы (Quay, 1962, 1963, 1965, 1968, 1972; Скурат, 1972; Соколов, 1973; Walro et al., 1983; Руководство по изучению..., 1988; Rausch, Bridgens, 1989; Соколов и др., 1991а; Соколов, Чернова, 2001) подтверждают отсутствие ДМ и у других исследованных представителей отряда грызунов. Таким образом, можно утверждать, что среди грызунов лишь два вида из рода *Phodopus* (*Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*) обладают СЖК.

По нашим данным, у этих видов дополнительные мешочки (ДМ) (часть СЖК) представляют собой карманы, расположенные в углах рта между кожей щеки и латеральной стенкой защечного мешка, и открываются в ротовую полость у устья защечного мешка (рис. 7.12). Полость мешочков заполнена желтовато-белым содержимым с характерным резким запахом. В непосредственной близости от устья ДМ на латеральной стенке защечного мешка расположено крупное секреторное поле (рис. 7.13, 7.14), образованное гипертрофированными сальными железами неправильной формы. Секреторное поле имеет короткие светлые волоски, как правило, расположенные поодиночке, но иногда и попарно. Волоски направлены в противоположном от устья



Рис. 7.12. Расположение дополнительного мешочка (А) и среднебрюшной железы на теле самца хомячка Кэмпбелла.

ДМ направлении (рис. 7.17, А) и покрыты обильным секретом (рис. 7.15, 7.17, Б). Волоски обладают обычной кольцевидной кутикулой (рис. 7.16). Выделяющиеся капли секрета хорошо различимы на железистом поле (рис. 7.17, Г). На секреторном поле можно заметить много-

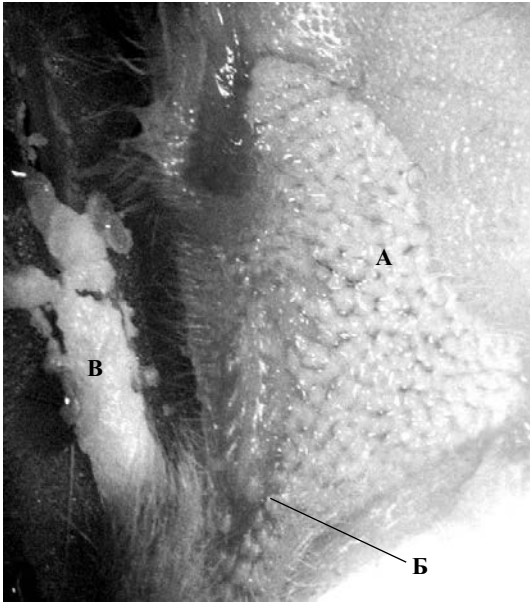


Рис. 7.13. Специфические железистые комплексы в углах рта у *Phodopus campbelli*. А — железистое поле, видны отдельные слюнные железы; Б — дополнительный мешочек; В — секрет.

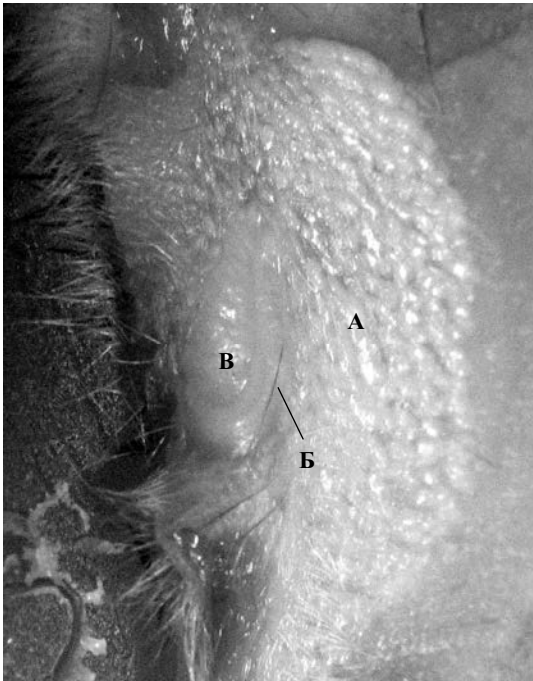


Рис. 7.14. Специфические железистые комплексы в углах рта у *Phodopus sungorus*. А — железистое поле; Б — дополнительный мешочек; В — секрет.

Рис. 7.15. Хлопья секрета (А) на волосках секреторного поля специфические комплексы в углах рта у *Phodopus campbelli*.

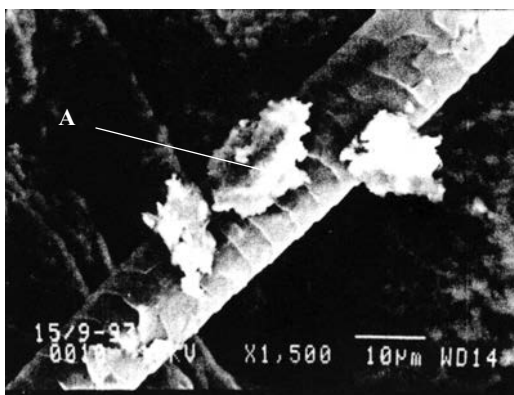
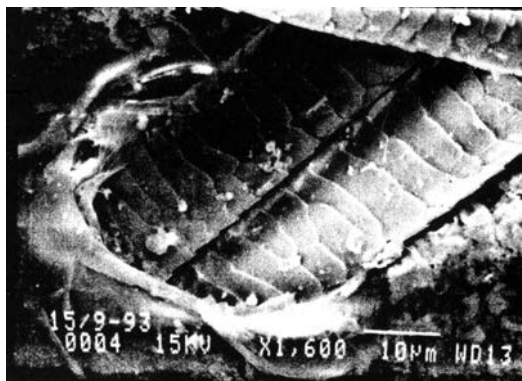


Рис. 7.16. Кольцевидная кутикула волосков секреторного поля специфического железистого комплекса в углах рта у *Phodopus campbelli*.



численные бактерии (рис. 7.17, Д, Е). Взаимное расположение ДМ и секреторного поля наиболее хорошо различимо со стороны мездры: секреторное поле смыкается с ДМ только у устья защечного мешка; само поле лежит на латеральной стенке защечного мешка, а ДМ расположен между этой стенкой и тканями щеки, т.е. накрыт секреторным полем. Пространственная близость крупного секреторного поля защечного мешка из гипертрофированных голокриновых желез и ДМ предполагает, что обе структуры объединены в единый комплекс. Железистое поле и ДМ хорошо васкуляризованы, к ним подходят крупные сосуды, оплетающие их.

По гистологической структуре ДМ является специфической эпидермальной структурой, а не обычной сальной железой. У взрослых не размножающихся самцов и самок хомячка Кэмпбелла в коже стенки ДМ выражены внешний и внутренний слои. Первый, в свою очередь,



Рис. 7.17. Наружная поверхность секреторного поля СЖК самца *Phodopus campbelli*. А — общий вид железистого поля с растущими на нем волосками; Б — волос, покрытый секретом; В — отверстие выводного протока сальной железы поля; Г — капли секрета на железистом поле; Д, Е — бактерии на поверхности железистого поля.

также двухслойный. Он отделен соединительной тканью, между тяжами которой располагается тонкий слой поперечнополосатых мышечных волокон. Толстое кольцо поперечнополосатой мышечной ткани ох-

ватывает устье мешочка, образуя сфинктер. Слой соединительной ткани, прилегающий к базальной мембране, является границей между внешним и внутренним слоями и пронизан большим количеством кровеносных сосудов. Второй внутренний слой состоит из многослойного эпителия, имеющего ряд особенностей, отличающих его от эпидермиса обычной кожи. Толщина эпителиального слоя здесь более чем в два раза превышает таковую в коже. Базальный (герминативный) слой состоит из цилиндрических клеток. В цитоплазме этих клеток отмечается интенсивная диффузная базофилия. Шиповатый слой выражен плохо: клетки и ядра клеток крупнее, и их полигональность не столь отчетлива, как в шиповатом слое эпидермиса кожи. Диффузная базофилия здесь такой же интенсивности, как и в клетках базального слоя. По мере продвижения клеток из шиповатого в зернистый слой их форма изменяется. На поперечных срезах клетки уплощаются и тесно смыкаются. Еще выше располагаются плотные пласты ороговевших клеток, которые интенсивно отслаиваются в полость ДМ, и в центральной его полости видны разрушенные клеточные остатки (рис. 7.18). В сканирующем электронном микроскопе в секрете ДМ различимы многочисленные микроорганизмы. Схематическое изображение строения ДМ дает возможность представить его как комплексный орган (рис. 7.19).

По гистологическому строению ДМ у взрослых (4–6-мес.) самцов и самок джунгарских хомячков принципиально не отличаются от ДМ хомячка Кэмпбелла (Хрушова, 2007). Особенностью ДМ джунгарских хомячков является значительная складчатость стенок мешочка, что, по-видимому, служит для увеличения поверхности. Анализ данных по абсолютной и относительной массе ДМ, содержимому ДМ и примыкающего к нему секреторному полю у неразмножающихся взрослых самцов и самок хомячков Кэмпбелла и джунгарского (табл. 7.5–7.10) свидетельствует об отсутствии половых и межвидовых различий по первым двум показателям. У обоих исследуемых видов хомячков отсутствуют различия в размерах ДМ и его функциональной активности у кастрированных и контрольных животных, что свидетельствует о независимости этих параметров от уровня половых стероидов.

Однако имеются достоверные межвидовые различия в количестве находящегося в ДМ секрета (табл. 7.6; 7.8). Половые различия относительной массы содержимого ДМ отсутствуют (табл. 7.8), хотя абсолютная масса содержимого ДМ достоверно отличается у взрослых, неразмножающихся самцов и самок джунгарского хомячка (табл. 7.6).

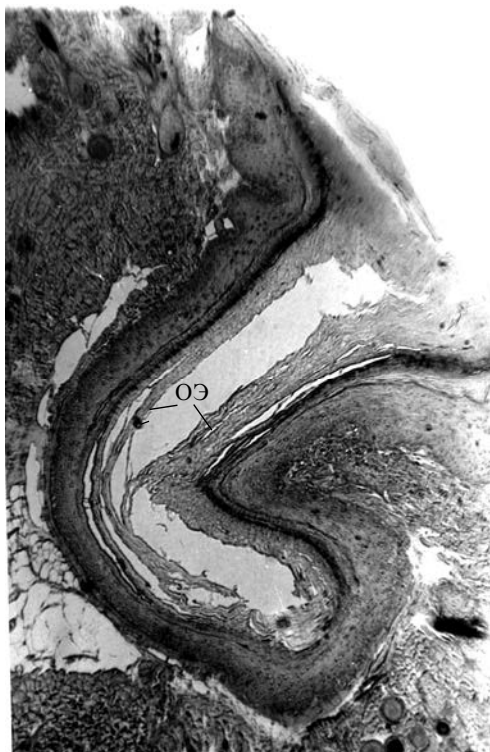


Рис. 7.18. Продольный срез через стенку дополнительного мешочка (стрелкой указано устье) ОЭ — отслаивающийся эпителий.

хомячка Кэмпбелла ($P < 0.05$). Возможно, это связано с особенностями поведения хомячков: джунгарские хомячки склонны к частому проявлению оборонительного поведения, сопровождающегося вокализацией, выпячиванием ДМ и высвобождением их содержимого (Krischke, 1986). По нашим данным, такая форма поведения не свойственна хомячкам Кэмпбелла.

В стенках ДМ присутствуют многочисленные эластические и мышечные волокна, которые, очевидно, позволяют менять объем ДМ в широких пределах, в зависимости от количества депонированного содержимого. Отделение содержимого ДМ может происходить как пассивно, например, при опорожнении защечных мешков в процессе питания, так и активно, при оборонительном поведении у джунгарского

По нашим данным, судя по абсолютной и относительной массе ДМ и секреторного поля, эти структуры сходно развиты у взрослых, неразмножающихся самцов и самок обоих видов. Половые различия отсутствуют как в гистоструктуре ДМ хомячков Кэмпбелла, так и по относительной массе накапливающегося в ДМ содержимого. Тем не менее, отмечаются достоверные межвидовые различия абсолютной и относительной массы содержимого ДМ, т.е. в показателях функциональной активности СЖК. У самцов и самок джунгарского хомячка абсолютные и относительные значения массы содержимого ДМ достоверно ниже, чем у

хомячка. Выделению содержимого способствует сокращение мышечной прослойки стенок ДМ. Мышечное кольцо-сфинктер, напротив, может предотвращать истечение содержимого. Возможна нервная и/или гормональная регуляция этих процессов.

Предполагается, что основу депонированного в ДМ секрета составляют ороговевшие эпителиальные клетки стенки мешочка, десквамирующие в центральную полость. Однако близость крупного секреторного поля защечного мешка предполагает участие и секрета его желёз в образовании содержимого ДМ. Наличие в составе секрета большого количества бактерий позволяет обсуждать важную роль бактериальной флоры в преобразовании содержимого ДМ (см. главу 10).

Среднебрюшная железа (СБЖ) хорошо развита у мохноногих хомячков (Воронцов, Гуртовой, 1959; Соколов, Чернова, 2001) (рис. 7.12). Она располагается на средней линии брюшка впереди гениталий (рис. 7.20, А–Е). Эта железа гораздо лучше развита у самцов (рис. 7.20, А, В, Д), нежели у самок (рис. 7.20, Б, Г, Е). Снаружи железа имеет вид небольшого щелевидного углубления, окаймленного подковообразным валиком, причем открытая часть «подковы» направлена вперед. Густой жирный секрет со специфическим запахом может полностью заполнять щель. Боковые стороны железистого поля покрыты обычными волосами, но срединная часть и дно центральной полости имеют особые короткие, белые, ланцетовидные волоски, обильно покрытые желтоватым секретом. Наиболее плотно волосы растут на дне щели. Воло-

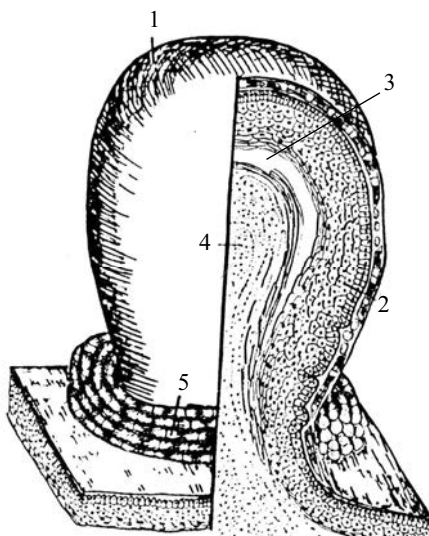


Рис. 7. 19. Схема строения дополнительного мешочка. 1 — поверхностная капсула, состоящая из двух слоев фиброзно-эластической соединительной ткани с мышечной прослойкой из поперечнополосатых волокон; 2 — функциональный слой эпителия стенки; 3 — отслаивающиеся клеточные пласти; 4 — бесструктурное содержимое полости; 5 — мышечный сфинктер вокруг выводящего отверстия.

сы, окружающие железистое поле, снабжены бороздкой, тянущейся по всему стержню, за исключением самой верхушки, что является приспособлением для нанесения секрета железы на землю или предметы во время специфического маркировочного поведения, носящего название — мечение среднебрюшной железой (Heisler, 1984).

По нашим данным, волосы, покрывающее железистое поле СБЖ взрослых самцов хомячка Роборовского бесцветные, короткие (2–5 мм), относятся к категории остевых волос. Они имеют копьевидную форму: короткая тонкая ножка переходит в значительно утолщенный

Таблица 7.5. Абсолютная масса (в мг) опорожненных дополнительных мешочков в устье защечных мешков разновозрастных самцов и самок в разном репродуктивном состоянии у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* ($X \pm S_x$)

Возраст, репродуктивное состояние	<i>Ph. campbelli</i>		<i>Ph. sungorus</i>	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
<i>Juv.</i> , 10 дн.	2.3±0.1 xxx (n=15)	2.1±0.1 xxx (n=16)	1.6±0.2 xx (n=10)	1.2±0.2 xxx (n=10)
<i>Juv.</i> , 20 дн.	xxx 3.9±0.2 (n=12)	xxx 3.6±0.1 (n=16)	xxx 4.3±0.3 (n=10)	xxx 3.7±0.3 (n=10)
<i>Subad.</i> , 30 дн.	xx 4.9±0.3 (n=14)	xx 5.0±0.5 (n=12)	4.8±0.2 (n=10)	4.5±0.4 (n=10)
<i>Adultus</i> , не имевшие выводков	xx 7.4±0.7 (n=14)	xx 7.1±0.3 (n=25)	6.1±0.6 (n=10)	xxx 7.0±0.3 (n=24)
<i>Adultus</i> , имевшие выводки	7.8±0.5 (n=13)	xxx; ** 11.8±0.8 (n=13)	7.7±0.3 (n=13)	xxx, ** 10.3±0.7 (n=13)

Обозначения: x; xx; xxx (снизу) — достоверность отличий между видами ($P < 0.05$; 0.01; 0.001, соответственно), x; xx; xxx (сверху) — достоверность отличий от непосредственно выше приведенного значения ($P < 0.05$; 0.01; 0.001, соответственно), *, **, *** — достоверность отличий между полами ($P < 0.05$; 0.01; 0.001, соответственно).

Таблица 7.6. Абсолютная масса (в мг) содержимого дополнительных мешочков в устье защечных мешков разновозрастных самцов и самок в различном репродуктивном состоянии у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* ($\bar{X} \pm S_x$)

Возраст, репродуктивное состояние	<i>Ph. campbelli</i>		<i>Ph. sungorus</i>	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Juv., 10 дн.	0.4±0.05 (n=15)	0.3±0.04 (n=16)	0.3±0.05 (n=10)	0.2±0.04 (n=10)
Juv., 20 дн.	2.8±0.3 (n=12)	xxx 2.6±0.2 (n=16)	xxx 0.9±0.1 xxx (n=10)	xxx 0.9±0.1 xxx (n=10)
Subad., 30 дн.	x 4.0±0.4 (n=14)	xx 4.5±0.5 (n=12)	xx 1.8±0.3 xxx (n=10)	xxx 1.8±0.3 xxx (n=10)
Adultus, не имевшие выводков	xx 6.8±0.7 (n=10)	5.8±0.8 (n=25)	x 3.9±0.8 xx (n=10)	2.0±0.3 xxx (n=24)
Adultus, имевшие выводки	8.1±0.9 (n=13)	xx 12.6±1.6 (n=13)	4.6±0.5 (n=10)	xxx 5.0±0.4 xxx (n=10)

Обозначения как в табл. 7.5.

(45–68 мкм) ланцетовидный стержень (условно гранна), заканчивающийся довольно длинной, узкой, шиловидно заостренной вершиной. Сердцевина хорошо развита в гранне, где занимает до 80–90% толщины стержня. В этом месте стержня она двурядная и даже ячеистая. Кутикула кольцевидная, высокая, черепицевидная, прилегающая, в области гранны стержень имеет неглубокую бороздку (рис. 7.21).

Волосы СБЖ взрослых самцов хомячка Кэмпбелла также специализированы. Они светлые, короткие (не более 2 мм), очень толстые (обычно 45–80 мкм, иногда до 170 мкм), имеют веретеновидную или шиловидную форму: узкое короткое основание, сильно расширенная центральная часть (гранна) и короткая остроконечная вершина. Вдоль гранны тянется неглубокий желобок. Все волосы покрыты обильным

Таблица 7.7 Относительная масса (к массе тела, мг/г) опорожненных дополнительных мешочков в устье защечных мешков разновозрастных самцов и самок в различном репродуктивном состоянии у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* ($\bar{X} \pm S_x$)

Возраст, репродуктивное состояние	<i>Ph. campbelli</i>		<i>Ph. sungorus</i>	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
<i>Juv.</i> , 10 дн.	0.38±0.01 (n=15)	0.32±0.04 (n=16)	0.31±0.04 (n=10)	0.17±0.01 xxx (n=10)
<i>Juv.</i> , 20 дн.	xx 0.30±0.01 (n=12)	x 0.22±0.01 (n=16)	0.30±0.02 (n=10)	xxx 0.27±0.01 (n=10)
<i>Subad.</i> , 30 дн.	xxx 0.21±0.01 (n=14)	0.22±0.02 (n=12)	0.28±0.01 xx (n=10)	0.25±0.02 (n=10)
<i>Adultus</i> , не имевшие выводков	0.20±0.02 (n=14)	x 0.23±0.02 (n=25)	xx 0.19±0.02 (n=10)	0.24±0.02 (n=24)
<i>Adultus</i> , имевшие выводки	0.20±0.02 (n=13)	xx, *** 0.40±0.03 (n=13)	0.23±0.02 (n=10)	x, * 0.30±0.02 x (n=10)

Обозначения как в табл. 7.5.

секретом, выходящим из относительно широких выводных протоков желез. Кутикула обычного типа, черепицевидная, правильно ориентированная. Она высокая кольцевидная в основании и вершине стержня, но уплощенная полукольцевидная в гранне (рис. 7.22). В гранне пигментные гранулы собраны в редкие некрупные кластеры, расположенные мозаично. Сердцевина однорядная лестничная в основании и вершине стержня и ячеистая в гранне.

Волосы СБЖ взрослых самцов джунгарского хомячка сходны с таковыми у вышеописанных видов. Их длина достигает 2 мм, толщина большинства этих шиловидных волос равна 34–45 мкм, но изредка встречаются более толстые волосы — 79 мкм. Кутикула этих волос

Таблица 7.8. Относительная масса (к массе тела, мг/г) содержимого дополнительных мешочков в устье защечных мешочков разновозрастных самцов и самок в различном репродуктивном состоянии у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* ($X \pm S_x$)

Возраст, репродуктивное состояние	<i>Ph. campbelli</i>		<i>Ph. sungorus</i>	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
<i>Juv.</i> , 10 дн.	0.06±0.004 (n=15)	0.05±0.008 (n=16)	0.05±0.009 (n=10)	0.03±0.01 (n=10)
<i>Juv.</i> , 20 дн.	xxx 0.2±0.01 (n=12)	xxx 0.2±0.01 (n=16)	0.06±0.01 xxx (n=10)	x 0.06±0.01 xxx (n=10)
<i>Subad.</i> , 30 дн.	0.2±0.01 (n=14)	0.2±0.03 (n=12)	xx 0.1±0.01 xxx (n=10)	0.09±0.02 xxx (n=10)
<i>Adultus.</i> , не имевшие выводков	0.2±0.03 (n=14)	0.2±0.02 (n=25)	0.1±0.02 x (n=10)	0.07±0.01 xxx (n=24)
<i>Adultus.</i> , имевшие выводки	0.2±0.06 (n=13)	xxx, * 0.5±0.06 (n=13)	0.1±0.01 (n=10)	xxx 0.2±0.01 xxx (n=10)

Обозначения как в табл. 7.5.

довольно обычная, сходная с таковой у вышеописанных видов. Сердцевина изменяется в зависимости от толщины участка стержня от однорядной лестничной в тонких отделах стержня до двурядной лестничной, сетчатой, а в грани самых толстых волосах — ячеистой. Пигментация волос умеренная, диффузная.

По нашим данным, развитие железы в постнатальном онтогенезе незначительно различается у всех трех видов хомячков. У джунгарских хомячков в возрасте 10–14 дн. железа заметна слабо. Позднее, к 30-дн. возрасту, у самок железа остается еще очень маленькой (около 1.5–2 мм) и весит менее 1 мг, но у самцов ее длина (вдоль тела) достигают 4–5 мм, а масса — около 12 мг (табл. 7.11). Затем железа посте-

Таблица 7.9. Абсолютная масса (мг) секреторного поля разновозрастных самцов и самок в различном репродуктивном состоянии у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* ($X \pm S_x$)

Возраст, репродуктивное состояние	<i>Ph. campbelli</i>		<i>Ph. sungorus</i>	
	Самцы (n=10)	Самки (n=10)	Самцы (n=10)	Самки (n=10)
<i>Juv.</i> , 10 дн.	6.0±0.4	7.4±0.7	5.0±0.02	5.2±0.3
<i>Juv.</i> , 20 дн.	xxx 13.6±0.6	xxx 14.8±0.7	xxx 15.3±0.9	xxx 13.8±0.5 xxx
<i>Subad.</i> , 30 дн.	xxx 20.9±0.7	xxx 21.2±0.7	xxx 20.9±0.7	xxx 20.9±0.7
<i>Adultus</i> , не имевшие выводков	xx 29.7±2.1	xxx 29.4±1.7	xxx 38.6±2.1 x	xxx 32.1±0.9
<i>Adultus</i> , имевшие выводки	30.4±3.7	32.4±1.9	35.2±5.0	39.6±1.9

Обозначения как в табл. 7.5.

пенно увеличивается, что особенно заметно у самцов (табл. 7.11). Максимального же размера СБЖ достигает у взрослых особей (4–5 мес.), участвующих в размножении. К годовалому возрасту размеры железы сокращаются, и у старых животных (особенно у старых самок) железа практически исчезает. Масса СБЖ зависит от сезона года и уменьшается в осенне-зимний период (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). У самцов хомячка Кэмпбелла в возрасте 10 и 14 дн. СБЖ развита слабо, состоит из увеличенных сальных желез волос (Соколов и др., 1987). К 30–40 дн. уже выражен половой диморфизм в размерах СБЖ (табл. 7.11).

Рис. 7.20. Внешний вид среднебрюшной железы у взрослых особей:

А — самец *Ph. campbelli*; Б — самка *Ph. campbelli*; В — самец *Ph. sungorus*; Г — самка *Ph. sungorus*; Д — самец *Ph. roborovskii*; Е — самка *Ph. roborovskii*.



Таблица 7.10. Относительная масса (мг/г массы тела) секреторного поля у разновозрастных самцов и самок в различном репродуктивном состоянии *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* ($X \pm S_x$)

Возраст, репродуктивное состояние	<i>Ph. campbelli</i>		<i>Ph. sungorus</i>	
	Самцы (n=10)	Самки (n=10)	Самцы (n=10)	Самки (n=10)
<i>Juv.</i> , 10 дн.	1.1±0.06	1.1±0.04	1.1±0.03	1.1±0.03
<i>Juv.</i> , 20 дн.	x 1.3±0.06	xx 1.3±0.05	xx 1.3±0.05	x, * 1.1±0.05 x
<i>Subad.</i> , 30 дн.	xx 1.0±0.05	1.1±0.08	1.4±0.05 xxx	1.2±0.08
<i>Adultus</i> , не имевшие выводков	0.9±0.04	1.1±0.04	x 1.1±0.1	xxx 1.2±0.05
<i>Adultus</i> , имевшие выводки	0.9±0.07	1.3±0.03*	0.9±0.06	1.2±0.01

Обозначения как в табл. 7.5.

У взрослых самцов СБЖ хорошо различима и представляет собой мешотчатый (или подковообразный) валик, центральная полость которого заполнена секретом. У самок она развита слабее. Длина железы у самцов возрастает почти вдвое с 30-дн. возраста к полугодовалому, а масса железы возрастает почти в 8–9 раз у полугодовалых самцов по сравнению с 30-дневными. У самок длина железы с месячного возраста к полугодовалому увеличивается почти вдвое, а масса — в три раза.

По нашим данным, у обоих полов хомячка Роборовского среднебрюшная железа становится заметной в возрасте 14–15 дн. Максимального развития железа достигает у взрослых зверей в период размножения (с конца февраля до августа), хотя продолжает активно функционировать и в осенние месяцы и зимой, когда уровень половых гормонов у зверьков достоверно снижен (Feoktistova et al., 2004; Feo-

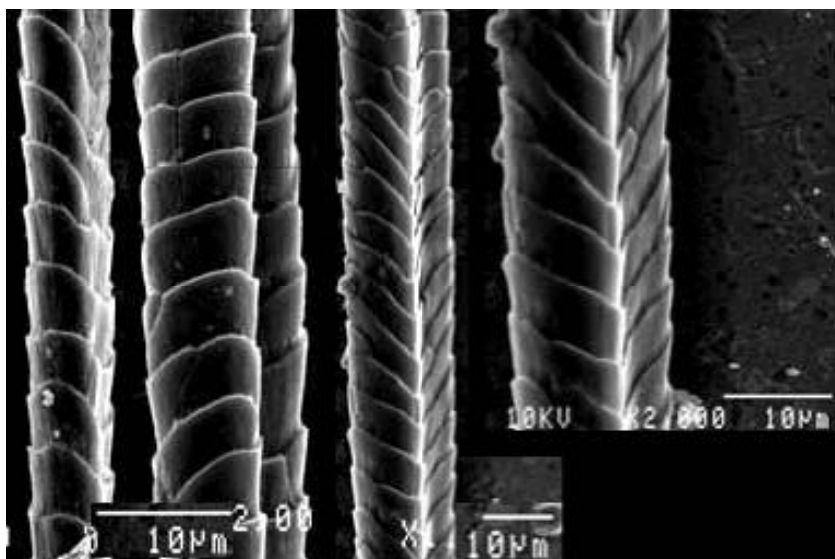


Рис. 7.21. Строение кутикулы волоса среднебрюшной железы взрослого самца *Phodopus roborovskii* (слева направо — от основания волоса к его гранне). Хорошо различима продольная бороздка.

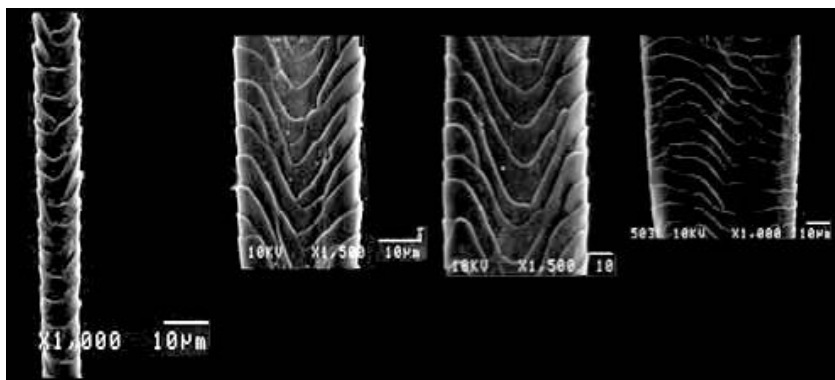


Рис. 7.22. Строение кутикулы волоса среднебрюшной железы взрослого самца *Phodopus campbelli* (слева направо — от основания волоса к его гранне).

ktistova, Meschersky, 2005; Феоктистова, Найдено, 2006). У самцов железа развита лучше, чем у самок.

Гистологически СБЖ представляет собой железистое поле сильно увеличенных типичных сальных желез. Железа имеет дольчатое строение,

залегает глубоко в дермальном слое, состоит из салльных желез, связанных протоками с волосяными сумками. Протоки сильно расширены и могут служить резервуаром секрета.

Phodopus campbelli. У самцов в возрасте 10 и 14 дн. СБЖ состоит из увеличенных салльных желез волос, а у 30–40-дн. особей она образована крупными долями, разделенными соединительнотканными прослойками; доли состоят из многочисленных ацинусов. Секреторные клетки напоминают салльные и имеют голокриновый тип секреции (Соколов и др., 1987).

Анализируя формирование СБЖ у самцов и самок хомячка Кэмпбелла, В.Е. Соколов и соавт. (1990) показали, что у 8-дн. детенышей обоего пола эта железа как морфологическое образование снаружи не выражена, однако ее положение можно определить по следу пуповины. Гистологический анализ показал, что в этом возрасте среди обычных волосяных фолликулов выделяется группа, в которой салльные железы вдвое крупнее контрольных. Их максимальный диаметр составляет 25 мкм, а минимальный — 14 мкм. Отчетливо выделяется тенденция к разрастанию салльной железы в дистальном и циркулярном направлениях. К 10–11-дн. возрасту положение СБЖ у самцов и самок снаружи определяется по разреженному волосяному покрову в зоне железы, а со стороны мездры железа видна как бело-розовое уплотнение диаметром около 1 мм. Гистологический анализ демонстрирует наличие центральной и периферической зоны СБЖ. Салльные железы периферической зоны имеют такое же строение, как и железы 8-дн. детенышей, а в центральной зоне салльные железы сильно увеличены. Их наибольший диаметр составляет 63 мкм, а наименьший — 28 мкм. По сравнению с салльными железами кожи загривка в железах центральной зоны СБЖ у 10–11-дн. детенышей более чем в два раза увеличиваются секреторные клетки, происходят изменения в структуре ядра этих клеток (Соколов и др., 1990). Во многих салльных железах центральной части СБЖ наблюдается отделение волоса от основания луковицы. Опустевший волосяной канал превращается в проток сформированного ацинуса СБЖ. К 14-дн. возрасту диаметр СБЖ у самцов составляет 1.7 ± 0.1 мм, у самок — около 1 мм. В этом возрасте центральная часть железы уже представлена не волосяными фолликулами, а сильно увеличенными (по сравнению с предыдущим возрастом) ацинусами СБЖ. В некоторых ацинусах происходит частичная инвагинация наружной оболочки, характерная для этих образований взрослых животных. Внутри ацинусов появляется обширная светлая зона, как в зрелых ацинусах

Таблица 7.11. Длина (вдоль тела) и масса среднебрюшной железы разновозрастных особей хомячков рода *Phodopus* ($X \pm Sx$)

Вид	Пол	Возраст	Число особей	Длина железы, мм	Масса железы, мг
<i>Phodopus sungorus</i>	Самцы	<i>Subad.</i> , 30 дн.	10	$5.0 \pm 0,4$	$12.0 \pm 2,1$
		<i>Adultus</i> , 5–6 мес.	10	9.0 ± 0.3	$82.3 \pm 10,4$
	Самки	<i>Subad.</i> , 30 дн.	10	$1.5 \pm 0,1$	$<1,0$
		<i>Adultus</i> , 5–6 мес.	10	3.8 ± 0.2	$10.6 \pm 0,6$
<i>Phodopus campbelli</i>	Самцы	<i>Subad.</i> , 30 дн.	60	$4.0 \pm 0,1$	8.3 ± 0.6
		<i>Adultus</i> , 60 дн.	25	5.4 ± 0.8	$16.1 \pm 1,7$
		<i>Adultus</i> , 180 дн.	20	5.6 ± 0.3	68.8 ± 7.3
	Самки	<i>Subad.</i> , 30 дн.	50	$1.5 \pm 0,1$	<1.0
		<i>Adultus</i> , 60 дн.	25	$1.9 \pm 0,2$	<1.0
<i>Phodopus roborovskii</i>	Самцы	<i>Adultus</i> , 5–6 мес., имевшие выводки)	10	8.2 ± 0.4	28.2 ± 4.3
	Самки	<i>Adultus</i> , 5–6 мес., имевшие выводки)	10	3.5 ± 0.3	4.0 ± 1.0

взрослых животных, что свидетельствует о высоком уровне голокриновой секреции. Становится заметным развитие соединительнотканых септ между ацинусами. Окончательное формирование СБЖ железы у самцов и самок заканчивается к моменту полового созревания.

По нашим данным, хорошо развитая СБЖ у взрослого половозрелого самца хомячка Кэмпбелла (март месяц, содержание в виварии) имеет толщину железистого слоя почти 3 мм. Железистая паренхима состоит

из многочисленных округлых мелких (113×56 ; 56×56 мкм) ацинусов (рис. 7.23). Строение ацинусов типичное для сальных желез, тип секреции — голокриновый. Поскольку ацинусы довольно мелкие, то число дифференцирующихся клеток невелико — 5–10. Железистая паренхима сильно васкуляризована: имеются многочисленные широкие капилляры. В ней залегают волосяные фолликулы крупных волос, которые связаны с выводными протоками СБЖ. Хорошо развита система ветвящихся протоков. Глубокие протоки очень сильно расширены (диаметром до 395 мкм) и заполнены слоистым эозинофильным секретом. Стенки этих протоков тонкие (до 17 мкм), не содержат зернистых клеток. Глубокие протоки переходят в систему более узких (до 113 мкм) выводных протоков, которые отличаются утолщенным эпидермисом (до 23 мкм) с хорошо развитым роговым слоем и непрерывным слоем зернистых клеток.

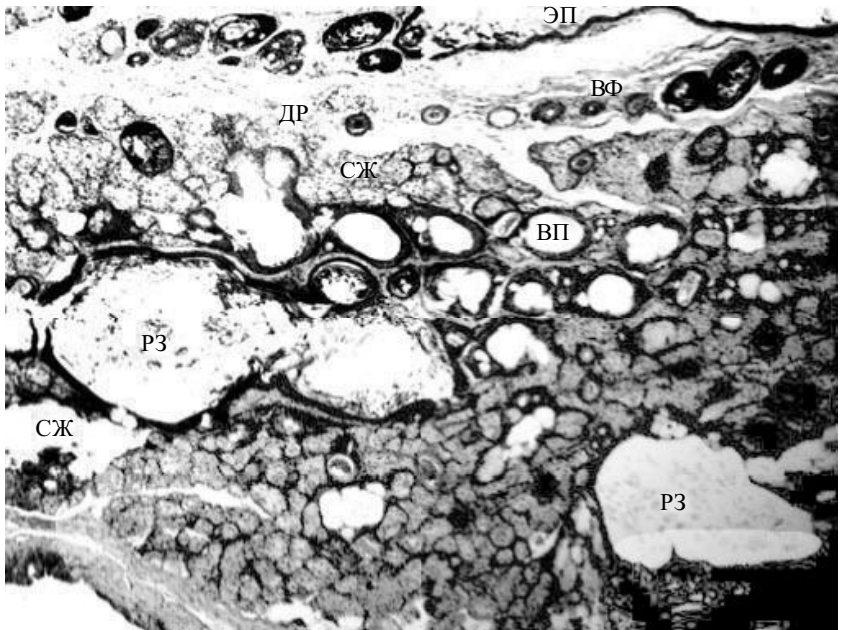


Рис. 7.23. Строение среднебрюшной железы взрослого самца *Phodopus campbelli* (из вивария). ЭП — эпидермис; ДР — дерма; ВФ — волосяной фолликул; СЖ — сальная железа; РЗ — резервуар секрета; ВП — выводной проток.

Кожа, в которой располагается СБЖ, сильно складчатая, имеет незначительно утолщенный (23 мкм) эпидермис с тонким (5.6 мкм) роговым слоем. Базальные клетки большие с крупными темными ядрами. Шиповатый слой состоит из одного-двух рядов более светлых полигональных клеток со светлыми ядрами и хорошо различимым ядрышком. Сильно уплощенные зернистые клетки образуют прерывистый слой. Дерма отличается слабым развитием жировых отложений; отдельные группы жировых клеток (60×80, 56×56 мкм) находятся лишь вблизи кровеносных сосудов. Тонкие пучки коллагеновых волокон слабо извиты и проходят параллельно поверхности кожи, окружая железу. Железистая масса подстилается снизу толстыми пучками поперечнополосатой подкожной мускулатуры. Волосы растут на железе поодиночке или пучками (в одном фолликуле до 4–5 штук). Они имеют уплощенный стержень (поперечные срезы овальные, размером 11–23×28–30 мкм). Сердцевина волос одно-двурядная лестничная, занимает до 60% толщины стержня.

У взрослого самца № 2, полученного в марте из группы, содержащейся в условиях, приближенных к природным, железа развита слабее. Толщина железистого слоя не превышает 1 мм. Ее доли разобщены, хотя и содержат резервуары (диаметром до 525 мкм) слоистого эозинофильного секрета (рис. 7.24). В отличие от самца № 1, стенки полостей сильно утолщены (до 34 мкм), с различимым зернистым слоем. Секреторные альвеолы многочисленные, но мелкие (34×34, 68×68 мкм). Выводные протоки не крупные (диаметром 68–79 мкм), в них различимы, помимо сального эозинофильного секрета, базофильные слоистые структуры — вероятно, продукт отслаивания рогового слоя эпидермиса. Они связаны с крупными волосяными фолликулами. СБЖ самца № 2 не столь активна, как у самца № 1, но все же в ней имеется запас секрета. Складчатая кожа, в которой располагается СБЖ довольно тонкая (1.7 мм), содержит группы жировых клеток (68×68, 68×79 мкм), одиночные волосяные фолликулы. В сосочковом слое пучки коллагеновых волокон очень тонкие, извитые, ориентированы перпендикулярно поверхности кожи. В сетчатом слое более толстые пучки коллагеновых волокон оплетают железистую паренхиму.

У взрослой самки, полученной в марте из группы, содержащейся в условиях естественного светового и температурного режимов, СБЖ развита слабо (рис. 7.25). Ее толщина не превышает 0.3 мм. Она состоит из разрозненных не крупных желез, снабженных несколькими очень широкими (до 1 мм) выводными протоками, открывающимися в глубоких

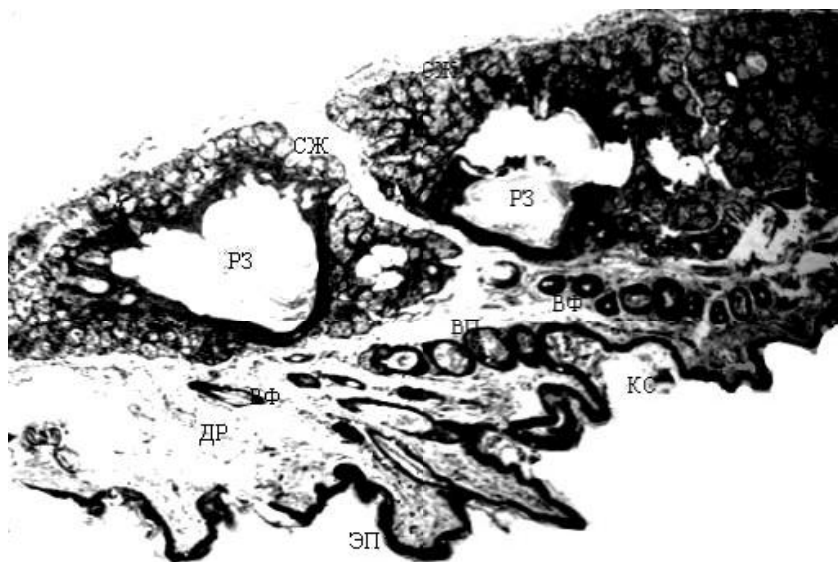


Рис. 7.24. Строение среднебрюшной железы взрослого самца *Phodopus campbelli*. (Обозначения, как на рис. 7.23.) КС — кожная складка.

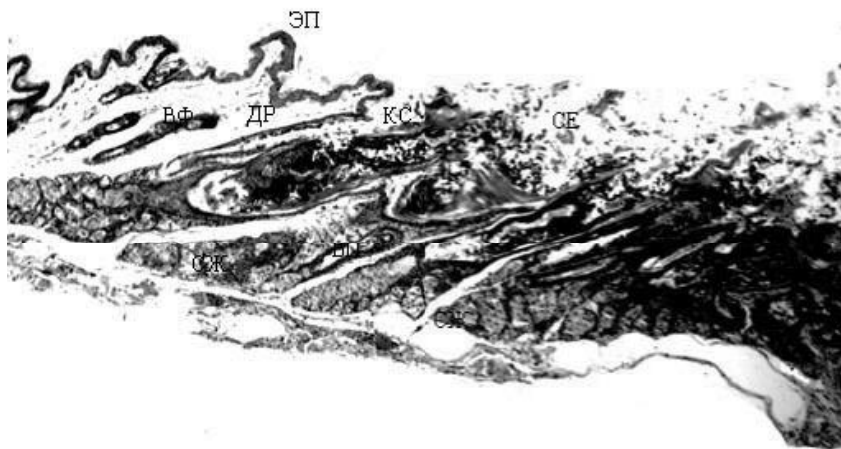


Рис. 7.25. Строение среднебрюшной железы взрослой самки *Phodopus campbelli*. (Обозначения, как на рис. 7.23.) СФ — секрет.

складках кожи. Железистые альвеолы мелкие, без полостей, слабо активные. Однако складки кожи заполнены обильным содержимым, комплексный характер которого хорошо различим: железистая паренхима дает слабо эозинофильный слоистый секрет, который выходит в полость кожных складок, практически не смешиваясь с другим сильно базофильным слоистым веществом, представляющим собой продукт слущивания рогового слоя протоков и кожи. Таким образом, СБЖ самки слабо активна, но все же функционирует. Кожа железы тонкая, с отдельно растущими волосками, снабженными двумя небольшими (113×56, 79×56 мкм) сальными железками. Жировые клетки (68×68, 56×68 мкм) редки. Толщина эпидермиса и рогового слоя небольшая (до 17 мкм).

Изменение ферментативной активности СБЖ у хомячков Кэмпбелла зависит от пола и возраста (Соколов и др., 1987). В первые 30 дней у самцов активность кислой фосфатазы, которая связана со скоростью перестройки метаболических процессов имеет низкий уровень. В процессе полового созревания, происходит увеличение активности этого фермента и к 180 дн. у самцов наблюдается очень высокая активность этого фермента в дифференцированных клетках ацинусов СБЖ. У самок на всех этапах онтогенеза (кроме небольшого всплеска в 20 дней) активность кислой фосфатазы низкая. Щелочная фосфатаза, которая связана с количеством вырабатываемого секрета, обнаружена у этого вида в малодифференцированных клетках, а в зрелых — около протоков, ее практически не было. До 3-мес. возраста, как у самцов, так и у самок, активность этого фермента умеренная, а далее — у самцов она сильно возрастает, а у самок — снижается. Половых различий в активности АТФазы, фермента, который связан со скоростью прохождения секрета через мембраны клеток, у молодых хомячков Кэмпбелла обнаружено не были. Активность этого фермента у животных обоих полов остается умеренной до 6-мес. возраста, а затем возрастает.

По мнению авторов, увеличение активности фосфатаз в секреторных клетках СБЖ у самцов хомячка Кэмпбелла коррелирует с ростом железы и увеличением ее функциональной активности. Для желез самок, в целом, характерен более низкий уровень фосфатазной активности.

Phodopus roborovskii. У взрослого самца хомячка Роборовского, полученного в марте из вивария, толщина железы небольшая (до 1.4 мм). Степень ее развития небольшая. Железистая паренхима состоит из мелких альвеол, собранных в крупные доли, вытянутые перпендикулярно

поверхности кожи. Крупные полости и протоки отсутствуют. Некрупные выводные протоки (диаметром до 200 мкм) связаны с волосными фолликулами. Васкуляризация железистой паренхимы незначительная. Кожа, покрывающая железу, сильно складчатая, заполнена слоистым эозинофильным секретом. Базофильный секрет очень редок. Жировые клетки (59×70 мкм) единичны.

У взрослой самки, полученной из вивария (март месяц), СБЖ практически отсутствует, хотя кожа на брюшке утолщена до 339 мкм, сильно складчатая, покрыта отслаивающимся слоистым эозинофильным роговым слоем. Одиночные некрупные волосы имеют очень мелкие сальные железы (23–23 мкм), но единичные волосы снабжены более крупными (68×68, 56×68 мкм) сальными железами. Толщина сосочкового слоя составляет не более 60% толщины кожи.

Phodopus sungorus. У взрослой кормящей самки, полученной в марте из вивария (март месяц), СБЖ сходна с таковой у самки хомячка Кэмбелла.

Препуциальные железы имеются у всех изученных видов, но наиболее хорошо выражены у взрослых самцов хомячка Роборовского. Железы лежат по одной по бокам мочеполового канала у основания препуция, каждая имеет вид желтоватой лопасти, суженной к мочеполовому отверстию и расширенной в краниальном направлении. У хомячка Роборовского размеры лопастей сходны и составляют в длину (вдоль мочеполового канала) — 3 мм, при максимальной ширине краниального отдела 1.7 мм.

Циркуманальная железа обнаружена у обоих полов всех трех видов. Она кольцевидно окружает дистальный отдел анального отверстия, лежит поверх анального сфинктера и имеет дольчатое строение: представляет собой комплекс отдельных полиальвеолярных сальных желез. Высота железистого кольца (вдоль кишки) сходна у всех изученных особей и составляет примерно 2 мм.

Подошвенные железы типичные эккриновые, располагаются в подошвенных мозолях.

Phodopus roborovskii. Подошвы лап сильно оволошены. Они покрыты густыми, короткими, бесцветными волосками длиной до 3 мм, своеобразной ланцетовидной формы, и напоминают щетинки: узкое (23 мкм) основание занимает до половины длины волоса и не содержит сердцевины. Расширенная удлинённая ланцетовидная часть образует верхнюю утолщённую (до 45 мкм) часть волоса и содержит однорядную лестничную, не пигментированную сердцевину. Сердцевина раз-

вита слабо — она составляет не более 35–50% толщины стержня. Верхушка стержня плотная, копьевидная, без сердцевины. Кутикула обычного типа, прилегающая, черепицевидная, правильно ориентированная (свободные края чешуек направлены вверх).

Phodopus campbelli. У 6-дн. детеныша подошвенные мозоли сформированы. Они имеют утолщенный сосочковидный эпидермис (34–68 мкм), покрытый относительно толстым (8–15% от толщины эпидермиса) слоистым роговым слоем. Сосочки короткие и широкие, располагаются редко. Шиповатый слой состоит из 4–5 рядов клеток. Имеется двух-трехрядный слой зернистых клеток. Дерма плотная, не содержит жировых клеток. Эккриновые железы только формируются, хотя некоторые из них уже имеют центральный просвет, в котором различимо каплевидное эозинофильное содержимое (рис. 7.26). Диаметр секреторной трубки составляет 11–17 мкм, иногда до 34 мкм. Трубки еще не свернуты в клубки и редко разбросаны в дермальном слое. Их выводные протоки без просветов, подходят к нижним отделам эпидермальных сосочков, то есть у 6-дн. детеныша эккриновые железы еще не функционируют.

Сильно складчатая кожа подошв лап, окружающая мозоли сильно орошена, и волосы здесь интенсивно растут, располагаясь поодиночке. Диаметр волосных фолликулов — 34–45 мкм. Роговой слой эпидермиса (толщиной до 56 мкм) сильно отслаивается. В дермальном слое имеются жировые клетки размером 23×23 мкм. Сальные железы присутствуют у некоторых волос, размером 56×56, 34×56 мкм.

Подошвы лап взрослых особей орошены не столь сильно, как у хомячка Роборовского. Здесь растут более редкие, мелкие (длиной 2–3 мм), прямые, белые или желтоватые щетинистые волосы, но форма стержня напоминающие таковую у хо-

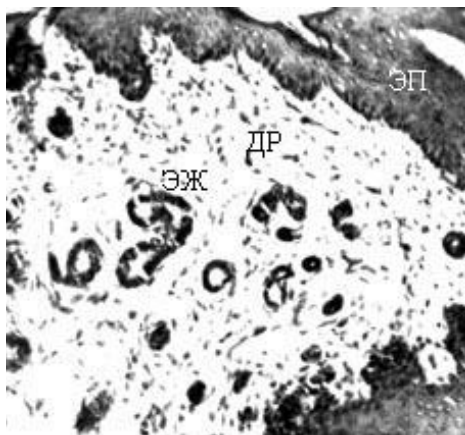


Рис. 7.26. Эккриновые железы в подошвенной мозоли 6-дн. детеныша *Phodopus campbelli*. ЭП — эпидермис; ЭЖ — эккриновая железа; ДР — дерма.

мячка Роборовского. Стержень ланцетовидной формы с длинным тонким (11.2 мкм) основанием, расширенной (34 мкм) верхней частью и короткой игловидной закругленной вершиной. Кутикула обычная, прилегающая, черепицевидная. Эти волосы относятся к категории остевых, хотя сердцевина присутствует фрагментарно лишь в отдельных участках стержня некоторых волос занимает не более 15% толщины стержня. Иногда сердцевина слабо пигментирована.

Phodopus sungorus. У взрослого самца эпидермис мозолей сильно утолщен (до 226 мкм), и половину его толщины составляет слоистый роговой слой. Зернистый и шиповатый слой хорошо развиты (рис. 7.27). Зернистый слой состоит из 5–6 рядов. Дерма плотная, без жировых клеток. Утолщенные пучки коллагеновых волокон идут перпендику-

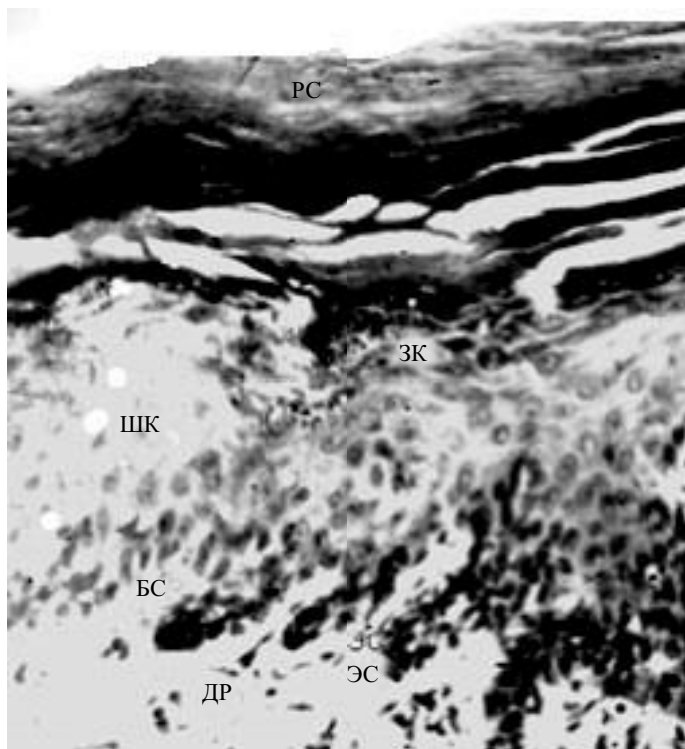


Рис. 7.27. Строение эпидермиса подошвенной мозоли взрослой самки *Phodopus sungorus*. РС — роговой слой; ШК — шиповатые клетки; ЗК — зернистые клетки; БС — базальный слой; ЭС — эпидермальный сосочек; ДР — дерма.

лярно поверхности кожи. Клубки эккриновых желез немногочисленные, размером 125×45 , 113×79 мкм (рис. 7.28). Диаметр секреторной трубки — 34–45 мкм.

Наиболее крупные и активно секретирующие у хомячков рода *Phodopus* — среднебрюшная железа (особенно у самцов) и специфические железистые комплексы в углах рта (наиболее полно развитые у хомячков Кэмпбелла и джунгарского). Функциях экскретов (зачастую весьма своеобразные) этих двух крупных образований см. главы 10–13.



Рис. 7.28. Клубки эккриновых желез в подошвенной мозоли взрослой самки *Phodopus sungorus*.

Глава 8. Строение черепа

Описание строения черепа хомячков рода *Phodopus* — хомячка Роборовского и хомячка Кэмпбелла, впервые были даны в первоописаниях этих видов (Satunin, 1903; Thomas, 1905) (см. главу 1).

Описание строения и морфологической дифференциации черепа всех трех видов рода под разными углами зрения представлено в целом ряде работ (Miller, 1910; Hollister, 1912; Формозов, 1929; Аргиропуло, 1932; Argypulo, 1933; Allen, 1940; Банников, 1954; Юдин и др., 1979; Воронцов, 1982; Громов, Ербаева, 1995). Оригинальные данные, полученные при изучении качественных и количественных характеристик более 200 черепов представителей рода *Phodopus* из коллекций Зоологического музея МГУ позволили дать более детальное описание особенностей строения черепов всех трех видов хомячков рода *Phodopus* (Потапова, 2005; Potapova, Lebedev, 2007).

Череп у хомячков рода *Phodopus* имеет типичный для мелких Cricetinae облик: с пропорционально развитыми отделами и без значительных перегибов дна черепа (рис. 8.1, А–Д; 8.2, А–Д и 8.3, А–Г, вклейка). Его основные отличия от черепов других Cricetinae наиболее ярко проявляются в строении зиго-массетерной области, слуховой капсулы и жевательной поверхности коренных зубов, а также в своеобразных пропорциях, придающих черепу «инфантильный» вид.

У представителей рода *Phodopus* лицевой отдел несколько укорочен, мозговая коробка округлая, выпуклая, со слабо скульптурированной поверхностью, скуловые дуги широко расставлены, не только сзади, но и спереди. Слуховые барабаны маленькие, с выростом на переднем конце, расположены высоко, за исключением хомячка Роборовского, у которого, как и у большинства других Cricetinae, они опущены ниже жевательной поверхности коренных зубов.

Внутри рода разнообразие в строении черепа весьма значительное. Специфические для рода черты в строении черепа наиболее ярко выражены у самого мелкого представителя рода — хомячка Роборовского. Возможно, именно из-за малых размеров череп у этого вида отличается от черепа двух других видов наиболее выраженными пedomорфными чертами, а именно, наиболее укороченным лицевым отделом и крупной округлой мозговой капсулой со сглаженной поверхностью практически без выраженных гребней и выростов. Свод черепа выпуклый, с точкой наибольшего подъема в области теменных костей. Продольная ось дна черепа изогнута, в

результате чего мозговая коробка выглядит «отклоненной» вниз, а слуховые барабаны оказываются опущены так, что продолжение линии жевательной поверхности коренных зубов пересекает их на уровне середины отверстия наружного слухового прохода (рис. 8.4, 1). У *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* свод черепа в области глазниц и мозговой капсулы более спрямлен. Мозговая коробка отклонена вниз в меньшей степени, слуховые барабаны располагаются, как правило, выше уровня жевательной поверхности коренных зубов, так что ее продольная ось пересекает барабаны ниже уровня слухового прохода (рис. 8.4, 2, 3). Этот признак варьирует индивидуально, так как и у видов *Ph. sungorus*, и у *Ph. campbelli* встречаются экземпляры с относительно низко опущенными барабанами. Возможно, этот признак связан с общими размерами черепа. У молодых (и, соответственно, более мелких) экземпляров барабаны опущены сильнее, у взрослых занимают более высокое положение. У хомячка Роборовского, как у наиболее мелкого вида, барабаны всегда опущены.

Ростральный отдел черепа широкий, особенно у основания. Он короткий у *Ph. roborovskii* и более длинный у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*. Кривизна верхних резцов варьирует, но в целом у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* резцы более ортодонтные, тогда как у *Ph. roborovskii* они более загнутые, слабо опистодонтные. У *Ph. roborovskii*, по сравнению с двумя другими видами, резцы более узкие. Суммарная ширина обоих резцов в их свободной части у этого вида достоверно меньше, чем таковая у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*.

Надрезцовый гребень предчелюстной кости (*praemaxillare*) высокий. Носовые кости длинные и широкие, слегка суживающиеся кзади. Они заходят назад за верхний корень скуловой дуги.

Скуловые дуги широко расставлены как сзади, так и спереди, причем, зачастую, спереди разведены сильнее, чем сзади, что особенно характерно для хомячка Роборовского (рис. 8.1, А–Д, вклейка). Передний корень скуловой дуги, образованный скуловым отростком челюстной кости (*maxillare*), высоко поднят и расположен выше заднего корня, образованного скуловым отростком чешуйчатой кости. Свободная часть скуловой дуги довольно узкая, проходит наклонно, кзади плавно опускаясь вниз, но всегда остается выше уровня коренных. Скуловая кость (*jugale*) узкая и, как и у всех *Muroidea*, короткая, участвует в образовании лишь центральной части горизонтальной ветви скуловой дуги, до слезной кости не доходит.

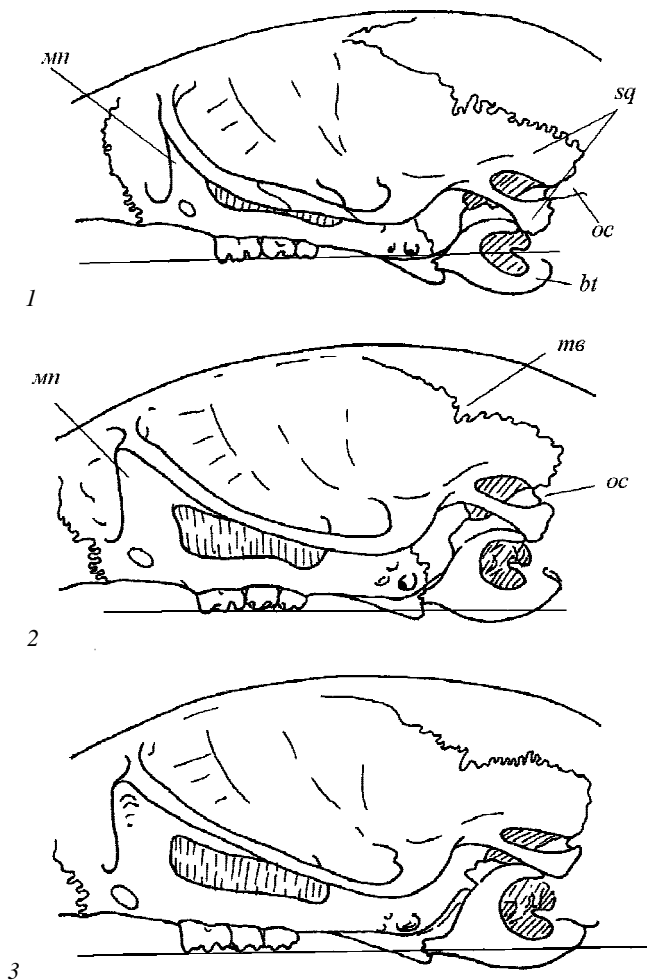


Рис. 8.4. Детали строения и взаиморасположение частей черепа у разных видов *Phodopus* (вид сбоку). 1 — *Ph. roborovskii* по экз. № S-109225 из колл. ЗММУ, 2 — *Ph. sungorus* по экз. № S-136323 из колл. ЗММУ, 3 — *Ph. campbelli* по экз. № S-122115 из колл. ЗММУ. Обозначения: *mn* — массетерная площадка, *mv* — теменная вырезка, *bt* — *bulla tympani*, *oc* — *occipitale*, *sq* — затылочное крыло *squamosum*. У *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* слуховые барабаны относительно линии жевательной поверхности коренных приподняты, у *Ph. roborovskii* — опущены.

Строение **зиго-массетерной структуры** у *Phodopus* весьма специфично, особенно у *Ph. roborovskii*, и заметно отличается от других палеарктических хомяковых.

У миоморфных грызунов передний корень скуловой дуги состоит из двух ветвей: верхней (*ramus superior*), проходящей (лежащей) над подглазничным отверстием (*for. infraorbitalis*) и нижней (*ramus inferior*), расположенной ниже и снаружи этого отверстия (рис. 8.5). На нижней ветви крепится боковая порция жевательного мускула, в результате чего ее поверхность уплощается и приобретает вид пластинки, которую называют массетерной площадкой. Форма и размеры этой площадки могут быть разными, она может быть плоской или вогнутой, высокой или низкой, узкой или широкой. У большинства *Muroidea* передний край уплощенной нижней ветви образует направленный вперед выступ, так называемый киль, который разделяет внутреннюю и наружную порции массетера и препятствует выходу наружной порции на рострум (рис. 8.5, *кмп*). Этот киль хорошо виден при рассмотрении черепа сверху. Он может иметь вид небольшого выступа или довольно крупной пластинки, образующей латеральную стенку подглазничного канала. В пределах группы палеарктических *Cricetinae* отмечено две тенденции развития зиго-массетерной конструкции — миоморфная и псевдосциуроморфная (Воронцов, 1982). Первая связана с развитием кия, вторая с его редукцией, в результате которой массетерная площадка плавно переходит на переднюю стенку верхней ветви корня скуловой дуги (рис. 8.5). Первая характерна для родов *Cricetus*, *Tscherskia* и большинства видов *Cricetulus*, вторая — для *Allocricetulus* и *Mesocricetus*. У представителей рода *Phodopus* реализованы обе тенденции. У *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* массетерная площадка довольно широкая и высокая, ее поверхность слегка вогнутая, киль практически всегда выражен, хотя в гораздо меньшей степени, чем например, у *Cricetulus*. Его размеры варьируют индивидуально от небольшого выступа до хорошо выраженной пластинки, образующей наружную стенку подглазничного канала. Важно отметить, что размеры кия коррелируют с общими размерами особей (возрастная изменчивость связана с усилением кия). Однако и у этих видов встречаются крупные экземпляры с крайне слабо развитым килем, массетерная площадка которых по терминологии, предложенной для серого хомяка, относится к промежуточному типу. Вторая тенденция реализована у *Ph. roborovskii*, у которого массетерная площадка узкая, не имеет кия и сверху плавно переходит на переднюю поверхность верхней ветви скулового корня (рис. 8.5, 7, 11).

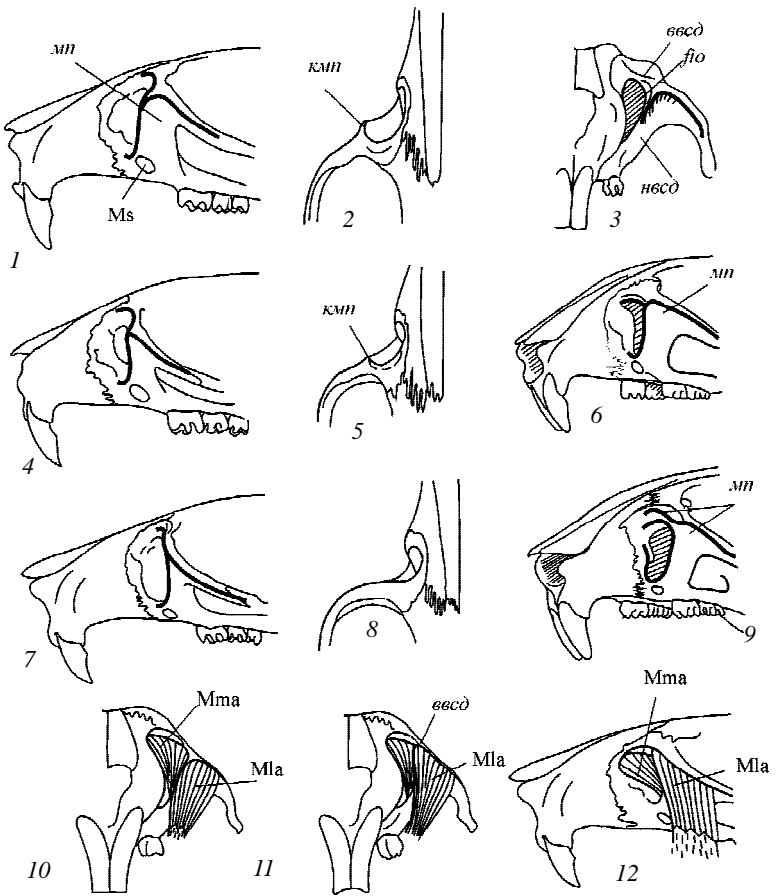


Рис. 8.5. Зигмо-массетерная конструкция у *Phodopus*. Из: Лебедев, Потапова, 2007, с изменениями. 1, 4, 7, 12 — вид сбоку, 2, 5, 8 — вид сверху, 3, 10, 11 — вид спереди, 6, 9 — вид вполоборота сбоку и спереди. 1–3 — *Ph. campbelli* по экз. б.н (1) и № S-159016 (2, 3) из колл. ЗММУ, 4–6, 10 — *Ph. sungorus* по экз. № S-136324 (4, 5) и по экз. № S-136317 (6) из колл. ЗММУ, 7–9, 11, 12 — *Ph. roborovskii* по экз. № S-135982 (7, 8) и по экз. № S-134244 (9) из колл. ЗММУ. Обозначения: *fio* — *foramen infraorbitalis*, подглазничное отверстие; *ввсд* — верхняя ветвь переднего корня скуловой дуги; *нвсд* — его нижняя ветвь; *мп* — массетерная площадка и ее киль (*кмп*); *Mla* — *m. masseter lateralis anterior*, передняя часть боковой порции массетера; *Mma* — *m. masseter medialis anterior*, передняя часть медиальной порции массетера (инфраорбитальный пучок), *Ms* — место крепления поверхностной порции массетера *m. masseter superficialis*.

Однако у *Ph. roborovskii* преобразования зиго-массетерной конструкции по псевдосциуроморфному пути не достигают той стадии, которая характерна для *Allocricetulus* и *Mesocricetus*. Массетерная площадка у этого вида сохраняет «миоморфные» черты. Зона перехода массетерной площадки в верхнюю ветвь остается выпуклой. Это хорошо видно, если смотреть на череп сверху (рис. 8.5). Более того, примерно у 25% рассмотренных экземпляров передний край массетерной площадки сверху выглядит, как едва заметный выступ, который, впрочем, потенциально не препятствует экспансии боковой порции на верхнюю ветвь. Несмотря на отсутствие существенных механических препятствий, боковая порция массетера у *Phodopus* (как и у *Allocricetulus*) на роstrum не выходит, а крепится в верхней части массетерной площадки, в отличие от *Mesocricetus*, у которого эта порция накрывает снаружи инфраорбитальный пучок внутренней порции и оканчивается на роstrуме. Лишь небольшой пучок боковой порции у *Ph. roborovskii* продвигается по краю верхней ветви и частично налегает снаружи на внутреннюю порцию (рис. 8.5, 9, 12). Подглазничное отверстие (если смотреть спереди) у всех трех видов рода узкое, в верхней части немного расширено и пропускает узкий инфраорбитальный пучок медиальной порции массетера.

Разнообразие в строении зиго-массетерной конструкции у разных видов рода *Phodopus* можно трактовать по-разному: как отражение двух разнонаправленных тенденций развития — одна у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus*, вторая — у *Ph. roborovskii*, или как проявление разных стадий однонаправленного процесса перехода от миоморфного варианта к псевдосциуроморфному в ряду *Ph. campbelli*, *Ph. sungorus*, *Ph. roborovskii* или наоборот.

Глазница довольно крупная. Поскольку лицевой отдел черепа у *Phodopus* укорочен, задний край глазницы, который определяет соотношение лицевого и мозгового отделов, располагается практически посередине осевого черепа. Верхний край глазницы у наиболее крупных экземпляров, как правило, очерчен очень низким надглазничным гребнем или гребневидным выступом (более характерен для *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus*). У более мелких экземпляров (чаще у *Ph. roborovskii*) он сглажен и плавно переходит в крышу черепа. По сравнению с другими *Cricetinae* этот гребень у *Phodopus* выражен слабо. Начинается гребень от заднего края небольшой слезной кости либо от заднего края лобного отростка предчелюстной кости. Гребни левой и правой сторон тянутся почти параллельно друг другу на протяжении

почти всей глазницы, что определяет практически прямоугольную форму крыши черепа в этой области (она довольно широкая), межглазничное сужение выражено слабо.

Крылонебная ямка (*fossa sphenopalatina*), желобок на дне глазницы, в котором проходят сосуды и нервы к ростральной части черепа, — хорошо выражена и умеренно глубокая. Ее дно прободено рядом отверстий, количество которых варьирует. Постоянное и наиболее крупное из них — клинонебное (*for. sphenopalatinum*). Зрительное отверстие (*for. opticum*) — крупное и сдвинуто к заднему краю глазницы. Клинонебная вырезка (*incisura sphenopalatina*) длинная и частично заходит в глазницу.

Ален (Allen, 1940) указывает, что у представителей рода *Phodopus*, в отличие от других палеарктических хомяков, клинолобное отверстие (*for. sphenofrontalis*) и чешуйчато-крылоклиновидная ямка (*fossa squamoso-alisphenoidale*) не отмечены, но при этом есть чешуйчато-сосцевидное отверстие (*for. squamoso-mastoidalis*), которое у других *Cricetinae* (кроме *Cricetulus*) отсутствует.

Твердое небо (рис. 8.6) широкое, в области зубных рядов слабо перфорированное. Его задний край может быть прямым или образует выступ направленный назад, который заходит назад дальше уровня зубного ряда.

Передняя пара расположенных на небе отверстий — резцовые (переднебные) (*for. incisiva = for. palatinum anterior*). Они крупные, по длине сопоставимые с длиной зубного ряда. Заднебные отверстия (*for. palatinum posterior*) небольшого размера и могут быть представлены одной или двумя парами отверстий. Размеры резцовых отверстий рассматриваются как диагностические при разграничении двух групп видов.

У *Ph. roborovskii* резцовые отверстия более короткие и широкие, нежели у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*, и, как и у большинства палеарктических *Cricetinae*, довольно далеко отодвинуты от уровня переднего края коренных (рис. 8.6, 1). Расстояние между этими отверстиями и передними коренными всегда больше половины длины второго коренного (Громов, Ербаева, 1995). По длине резцовые отверстия короче зубных рядов, редко равны им. Отношение суммарной ширины обоих отверстий к их длине составляет более 40% длины зубного ряда, тогда как у двух других видов этот показатель — менее 38%, при том, что относительная ширина отверстий у всех трех видов одинаковая.

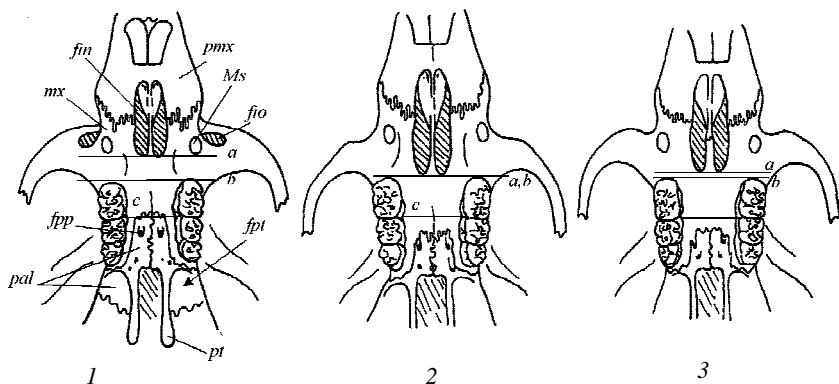


Рис. 8.6. Костное небо *Phodopus*. 1 — *Ph. roborovskii* по экз. № S-137342 из колл. ЗММУ, 2 — *Ph. sungorus* по экз. № S-643311 из колл. ЗММУ, 3 — *Ph. campbelli* по экз. № S-159016 из колл. ЗММУ. Обозначения: *pal* — небная кость *palatinum*, *mx* — верхнечелюстная кость *maxillare*, *pmx* — педчелюстная кость *praemaxillare*, *fin* — *for. incisiva* (*vum*), *fpp* — *for. palatinum posterior*, *fio* — *for. infraorbitalis*, *Ms* — *m. masseter superficialis*, *pt* — *pterygoideum*, *fpt* — *fossa pterygoidea*, линия *a* — задний край резцовых отверстий, линия *b* — передний край зубного ряда, линия *c* — передний край второго коренного.

У *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* резцовые отверстия самые длинные по сравнению с таковыми всех других палеарктических *Cricetinae* и почти доходят до альвеолярного края первых коренных (рис. 8.6, 2, 3). Расстояние от их заднего края до M^1 не превышает половины длины M^2 , хотя, чаще всего, они располагаются гораздо ближе. Этот показатель заметно варьирует, но в среднем промежуток между отверстием и зубным рядом составляет около 6% длины отверстия, тогда как у хомячка Роборовского оно равно около 20%.

Названные группы видов различаются и длиной небной кости. У *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* эта кость, как и у большинства палеарктических хомяковых, довольно короткая. Небно-верхнечелюстной шов проходит заметно позади линии контакта первого и второго коренного (на уровне середины M^2 и каудальнее) (рис. 8.6, 2, 3). Задненебные отверстия (или их передняя пара, если отверстий несколько) также смещены назад на уровень переднего края M^3 или на уровень его середины (рис. 8.6). У хомячка Роборовского небная кость длинная и заходит вперед до уровня контакта первого и второго коренных. Небно-верхнечелюстной шов проходит на этом уровне, иногда каудальнее, иногда

ростральнее. Задненебные отверстия чаще всего открываются на уровне середины второго коренного, что намного ростральнее их положения у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*.

Таким образом, в роде *Phodopus* реализовано два пути развития костного неба: у *Ph. roborovskii* — за счет преобразования задней части, у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* — передней.

Мозговая коробка, как было сказано выше, по сравнению с другими родами Cricetinae, более выпуклая со слабо выраженным рельефом. Теменные кости (*parietale*) крупные, межтеменная кость (*interparietale*) среднего размера, вытянута поперечно, в продольном направлении довольно узкая. Затылочный отдел длинный. Основание мозговой капсулы широкое.

Наиболее рельефна поверхность капсулы у более крупных видов *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*, а в пределах вида — у наиболее крупных особей. Сглаженный рельеф характерен для хомячка Роборовского. Описанные выше надглазничные гребни, оконтуривающие крышу черепа в области глазницы, сзади переходят в височную линию, которая у наиболее крупных экземпляров может выглядеть как невысокий выступ, очерчивающий сверху и сзади небольшую височную ямку. Задняя, вертикальная часть этого гребня соответствует передней ножке лямбдоидного гребня. Затылочный гребень, который образует горизонтальную часть и заднюю ножку вышеназванного гребня, практически не выражен. У более крупных экземпляров этот гребень может быть представлен в виде небольшого выступа, который сверху идет по шву между межтеменной и затылочной костями и сбоку переходит на передний край яремного отростка (*pr. paraoccipitalis* = *pr. jugularis*).

Височная ямка (*fossa temporalis*) — небольшая по площади, что свидетельствует о слабом или умеренном развитии височного мускула (рис. 8.4). Ее верхняя граница проходит, как правило, по линии чешуйчатотеменного шва. У хомячка Роборовского ее абсолютные и даже относительные размеры самые маленькие. Чешуйчатая кость (*squamosum*) крупная. Теменная вырезка, разделяющая сверху ее орбитальное и затылочное крылья, практически не выражена или представлена в виде небольшого углубления квадратной или треугольной формы, расположенного приблизительно посередине верхнего края кости (рис. 8.4). Наличие и размеры вырезки варьируют индивидуально.

Затылочное крыло (*os squamosum*) разделено глубокой вырезкой, соответствующей засочленовному отверстию (*fenestra postglenoidea*),

на две части — более широкую собственно затылочную часть, каудальный край которой на всем протяжении контактирует с затылочной костью, и засочленовный отросток. Сзади между ними вклинивается небольшой вырост затылочной кости (*occipitale*), который «запирает» засочленовное отверстие. Алисфеноидный отросток чешуйчатой кости крупный.

Крыло-клиновидный (алисфеноидный) отдел (рис. 8.7) широкий, имеет очень сложную пространственную структуру из-за образования большого количества дополнительных мостиков (перегородок),

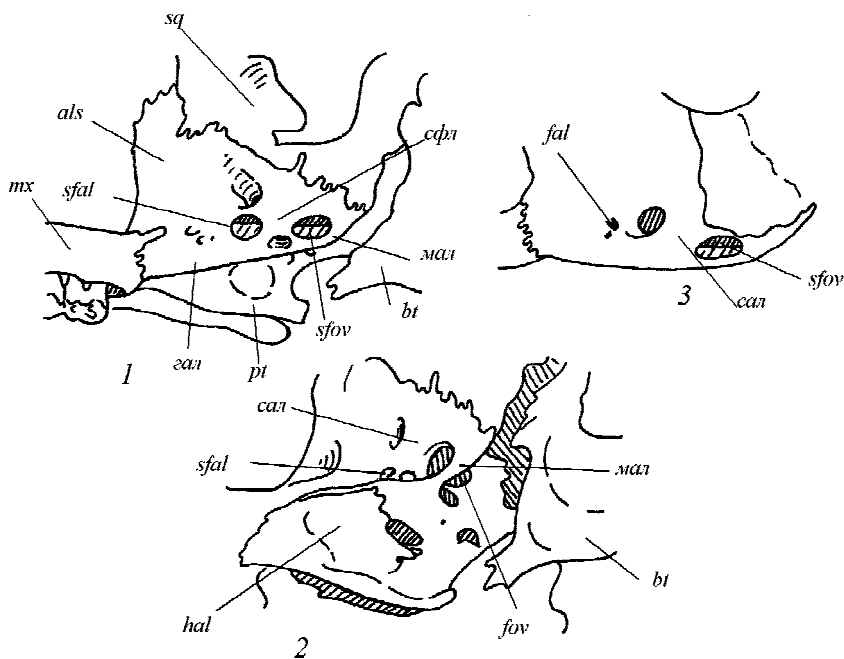


Рис. 8.7. Алисфеноид у *Phodopus*. 1, 2 — *P. campbelli* по экз. № S-179517 из колл. ЗММУ, 3 — *Ph. roborovskii* по экз. S-134224 из колл. ЗММУ. 1, 3 — вид сбоку, 2 — вид вполоборота сбоку и снизу. Обозначения: *als* — алисфеноид (*alisphenoideum*), *pal* — небная кость (*palatinum*), *mx* — верхнечелюстная кость (*maxillare*), *sq* — чешуйчатая кость (*squamosum*), *galc* — гребень алисфеноида, *malc* — алисфеноидный мостик, *calc* — алисфеноидный столбик, *fov* — овальное отверстие (*for. ovale*), *sfov* — вторичное овальное отверстие (*for. ovale secundaria*).

соединяющихся друг с другом и образующих систему вторичных отверстий, через которые проходят нервы и кровеносные сосуды. Возможно, из-за малых размеров черепа у хомячка Роборовского строение этого отдела более простое. Овальное отверстие у всех видов очень крупное и отгорожено от входного отверстия алисфеноидного канала неширокой перегородкой. У хомячка Роборовского второе отверстие может быть очень маленьким, а перегородка широкой.

Алисфеноидный мостик, который сзади продолжает алисфеноидный гребень, проходит снаружи и снизу овального отверстия и образует каудо-латеральный край алисфеноидного отдела, у всех *Phodopus* соединен широким алисфеноидным столбиком с дорсальным краем овального окна (рис. 8.7). Отверстие позади этого столбика соответствует вторичному овальному отверстию (*for. ovale secundaria*). В основании столбика открывается небольшое отверстие для кровеносного сосуда. У *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* этот столбик спереди часто соединен с перегородкой, разделяющей овальное отверстие (*for. ovale*) и отверстие алисфеноидного канала (*for. alare*).

Крыловидная ямка длинная, неглубокая и умеренно широкая, слегка расширяющаяся кзади. Длина ямки почти в два раза больше ширины. Дно ямки более чем на половину образовано небной костью (*palatinum*). Межкрыловидная ямка умеренно широкая. Крыловидные отростки (*pr. pterygoideus*) умеренно высокие и длинные, но практически не доходят до слуховых барабанов.

Отличительной особенностью *Phodopus* являются небольшие размеры **слуховой капсулы**. Она практически не вздута, вытянута продольно, имеет характерный направленный вперед вырост на вершине, который часто называют трубкой (рис. 8.8). Медиальная поверхность выроста имеет сложный рельеф и снаружи «защищает» слуховую трубу (*tuba auditiva*), отверстие для выхода которой у *Phodopus* расположено на самой вершине барабанного пузыря. У *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* слуховая капсула лежит выше или на уровне жевательной поверхности коренных, у *Ph. roborovskii* она, как правило, опущена ниже (рис. 8.4). Другая характерная особенность слуховой капсулы *Phodopus* — это маленькое и заметно сдвинутое вперед отверстие для входа стапедиальной артерии (*for. a. stapediales*). Уменьшение размеров входного отверстия может быть связано с частичной редукцией этой артерии, которая рассматривается как апоморфный признак (Parent, 1983; Lavocat, Parent, 1985).

Среди палеарктических Cricetinae у представителей рода *Phodopus* слуховые барабаны конструктивно, пожалуй, наиболее генерализованные (Потапова, 2005). Барабанный пузырь полностью не замкнут. Его задняя стенка загнута внутрь, но до петро-мастоида не доходит (рис. 8.8). Тимпано-мастоидная щель широкая. Наружное слуховое отверстие крупное. Восходящие ветви барабанной кости не смыкаются друг с другом. Натянута часть барабанной перепонки (*pars flacida*) крупная. Барабанное кольцо закреплено непосредственно на стенке барабанного пузыря. Верхняя и нижняя пластинки барабанной кости, образующие внутреннюю стенку барабанной полости, друг с другом не смыкаются. Верхняя не доходит до промоториума. Отверстие для выхода слуховой (евстахиевой) трубы открывается у вершины барабанного пузыря и представляет собой незамкнутую щель между пластинками барабанной кости и подошвой промоториума. В строении внутренней стенки наблюдается довольно высокая внутривидовая изменчивость. В целом, у хомячка Роборовского щель между верхней пластинкой и промоториумом более широкая, так что ямка для крепления напрягателя барабанной перепонки (*m. tensor tympani*) остается незамкнутой или частично прикрыта верхней ветвью. У двух других видов, эта ветвь часто доходит до промоториума. Более того, на нижней ветви могут быть выросты позади выхода слуховой трубы, которые никогда не смыкаются. Тем не менее, у *Phodopus* проявляется тенденция к замыканию отверстия для *tuba auditiva* сзади, а не спереди, как у большинства Cricetinae. Промоториум умеренно выпуклый. Круглое и овальное окна довольно крупные. Стапедиальная артерия входит внутрь капсулы в щель между промоториумом и барабанным пузырем и пересекает промоториум в желобке, который у *Phodopus* проходит достаточно далеко от края круглого окна, в отличие от других Cricetinae, у которых он идет по самому краю круглого окна.

Слуховые косточки промежуточного типа с наклонным положением рукоятки молоточка относительно оси вращения косточек (рис. 8.8). Латеральный бугор, как и у других палеарктических хомяковых, не выражен, тогда как латеральный отросток довольно крупный. По сравнению с другими Cricetinae угол наклона рукоятки у *Phodopus* увеличен. Он больше, чем у большинства палеарктических Хомяковых, и уступает таковому только у *Tscherskia* и *Mesocricetus*. Увеличение угла наклона рукоятки — одно из основных направлений эволюционных преобразований слуховых косточек у грызунов. Оно ведет к увеличению рычажного коэффициента трансформации звуковых колебаний (отношение

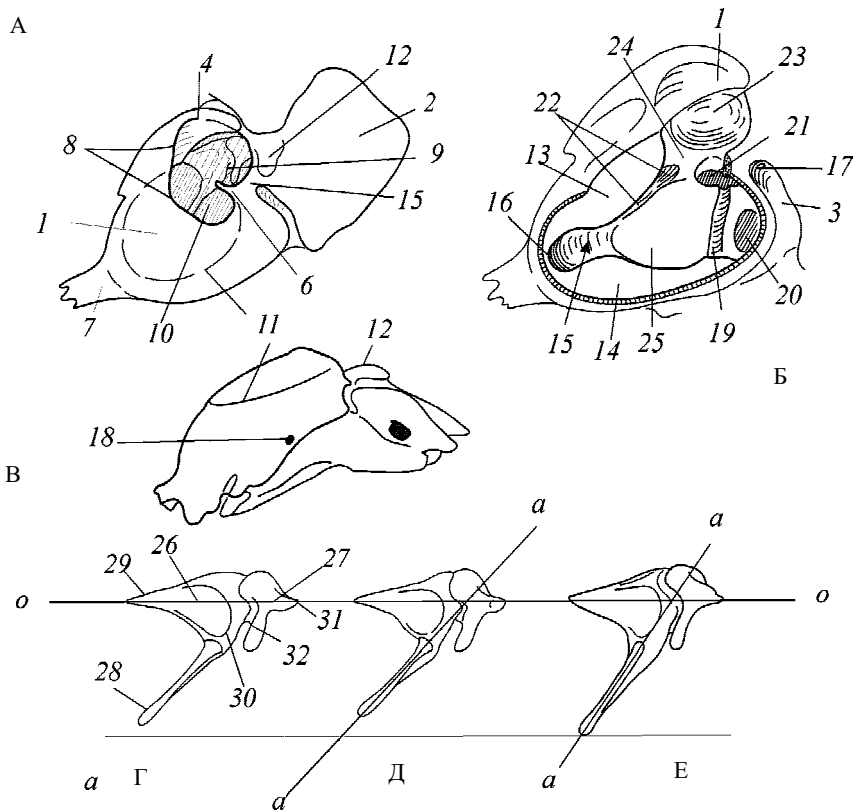


Рис. 8.8. Слуховая капсула *Phodopus*. (По: Потапова, 2005, с изменениями и дополнениями). А, В, Е — *Ph. roborovskii* по экз. № S-134224 из колл. ЗММУ; Б, Д — *Ph. sungorus*, по экз. № S-643321 из колл. ЗММУ, Г — *Ph. campbelli* по экз. № S-179517 из колл. ЗММУ. А — слуховая капсула сбоку; Б — снизу; В — внутренняя стенка барабанного пузыря; Г, Д, Е — слуховые косточки, вид сбоку, расположены параллельно отростку наковальни, размеры косточек выровнены. Обозначения: 1 — барабанный пузырь (*bulla tympani*); 2 — мастоид (*mastoideum*); 3 — тимпано-мастоидная щель (*fissura tympanomastoidea*); 4 — передняя восходящая ветвь *os tympanicum*; 5 — тимпано-мастоидный мостик; 6 — задний клювовидный отросток; 7 — вырост вершины барабанного пузыря; 8 — слуховой проход; 9, 10 — барабанная перепонка *tympanum*: натянута часть (*pars tensa*) (9), ненатянутая часть (*pars flaccida*) (10); 11 — линия крепления барабанного кольца (*annulus tympanicus*); 12 — мастоидный бугор; 13, 14 — верхняя (13) и нижняя (14) ветви внутренней стенки барабанного пузыря; 15 — щель между ветвями внутренней стенки барабанного пузыря; 16 — отверстие для выхода слуховой трубы (*tuba auditiva*); 17 — шило-

длины плеча рукоятки молоточка к длине плеча наковальни) и способствует повышению остроты слуха. Значение этого коэффициента у хомячка Роборовского больше, чем у двух других видов, в связи с чем можно предположить, что этот вид может обладать более острым слухом.

Нижняя челюсть типичного для хомяковых строения (рис. 8.9). Она вытянута продольно. Высота челюсти составляет около 50% ее длины. Уровень индивидуальной изменчивости ее строения очень высок. В довольно широких пределах варьируют длина отростков, их наклон, глубина вырезок и пр. Однако ряд параметров, касающихся пропорций челюсти и строения некоторых ее отделов, например, вечногостка, — видоспецифичны.

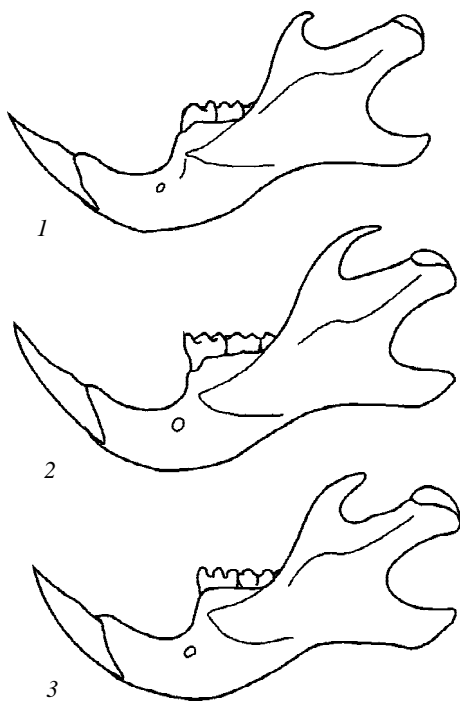


Рис. 8.9. Нижняя челюсть *Phodopus*. 1 — *Ph. roborovskii* по экз. S-105537 из колл. ЗММУ, 2 — *Ph. campbelli* по экз. 122121 из колл. ЗММУ, 3 — *Ph. sungorus* по экз. S-135978 из колл. ЗММУ.

сосцевидное отверстие (*for. stylomastoideum*); 18 — входное отверстие стременной артерии; 19 — желобок для *a. stapediales*; 20 — круглое окно, или окно улитки (*fenestra rotunda / fen. cochleae*); 21 — овальное окно, или окно преддверия (*fenestra ovalis / fen. vestibuli*); 22 — ямка для напрягателя барабанной перепонки (*fossa m. tensor tympani*); 23 — ямка для (*malleus* и *incus*); 24 — лицевой канал (*canalis facialis*); 25 — костный купол улитки, или промоториум (*cupula cochleae / promontorium*); 26 — молоточек (*malleus*); 27 — наковальня (*incus*); 28 — рукоятка молоточка (*manubrium mallei*), 29 — передний отросток молоточка, 30 — шейка молоточка, 31 — длинный отросток наковальни, 32 — короткий отросток наковальни. *oo* — ось вращения слуховых косточек, *aa* — ось наклона рукоятки молоточка относительно оси вращения.

(По сравнению с другими видами у хомячка Роборовского челюсть более низкая и венечный отросток приподнят в меньшей степени, но при этом его вершина отстоит от точки вращения челюсти более далеко.) Восходящая ветвь высокая. Нижнечелюстной угол, измеренный как угол между осью жевательной поверхности коренных и касательной, проведенной через симфиз и нижний край углового отростка, небольшой (в среднем 12°), хотя в пределах подсемейства его значение у *Phodopus* одно из самых больших и сопоставимо с таковым у *Mesocricetus*. Этот угол больше только у *Cricetus*. Перегиб нижнего края челюсти в основании углового отростка сдвинут назад на уровень венечной вырезки. Все отростки (венечный, сочленовный и угловой) хорошо развиты, однако самым крупным является сочленовный, так что в трезубце восходящей ветви заметно преобладает центральное звено. Сочленовный отросток довольно пологий (около 35° к продольной оси челюсти), но длинный, благодаря чему сочленовная головка довольно высоко поднята над уровнем жевательной поверхности коренных, хотя при этом заметно смещена назад. Сочленовная поверхность расположена на дорсальной стороне головки. Угловой отросток, как правило, заходит назад чуть дальше сочленовного, реже, оба отростка оканчиваются на одном уровне. Угловой отросток довольно длинный, а задняя вырезка, соответственно — глубокая. Форма и размер венечного отростка широко варьируют как между видами, так и внутри вида. У *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* этот отросток длинный, загнутый назад с равномерно пологим краем, продолжающим линию верхнего массетерного гребня (рис. 8.9). Его вершина заходит назад до середины сочленовного отростка и дальше, в результате венечная вырезка довольно узкая и глубокая. У *Ph. roborovskii* венечный отросток более короткий и расположен более вертикально. Его вершина, как правило, лишь незначительно загнута назад, реже образует более длинный крючок, который, впрочем, не заходит назад дальше, чем до середины длины сочленовного отростка. Соответственно, венечная вырезка короткая и широкая. Передний край отростка идет более круто по отношению к линии жевания и образует перегиб относительно линии верхнего массетерного гребня. Следствием таких перестроек является увеличение плеча височного мускула у *Ph. roborovskii* по сравнению с таковым у двух других видов рода. В результате момент силы височного мускула у *Ph. roborovskii* не меняется или даже увеличивается, несмотря на уменьшение размеров данного мускула у этого вида.

Одной из основных отличительных особенностей рода *Phodopus* является строение **зубной системы** (рис. 8.10). Зубной ряд коренных зубов относительно длинный и умеренно широкий. У *Ph. roborovskii*, он достоверно более узкий, чем у двух других видов. По строению жевательной поверхности коренных род *Phodopus* стоит особняком среди Cricetinae (Воронцов, 1982). Для него характерно практически супротивное расположение основных бугорков на верхних коренных, что при стирании приводит к супротивному слиянию дентиновых полей, почти без образования пара- и метафоссетусов, которые представляют собой замкнутые эмалевые лунки в дентиновом поле, образующиеся из внутренних частей соответствующих эмалевых складок — флексусов. У *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* ориентированные продольно внутренние части пара- и метафлексусов могут быть очень глубокими и образовывать замкнутые углубления между бугорками, что выглядит как начальная стадия или предпосылка образования фоссетусов (например, у *Ph. campbelli* S-119852, ЗММУ). У хомячка Роборовского лабиальные складки короткие и неглубокие, при стирании коронки фоссетусов не образуют. Образование поперечных дентиновых полей в результате объединения супротивных бугорков происходит рано, а соединяющие их продольные «мостики» довольно долго остаются узкими. В определенном смысле коронка у этого вида представляет собой промежуточный вариант между бунодонтной и призматической и может рассматриваться как пример «гербилидного» пути ее развития. Это один из основных путей преобразования коронки у грызунов, который оценивается как вариант адаптивной специализации зубной системы (Rensberger, 1973; Шевырёва, 1976). Таким образом, по сравнению с другими палеарктическими хомяками род *Phodopus* по строению зубной системы представляет собой продвинутую группу, в которой наиболее специализированным следует признать хомячка Роборовского.

Подводя краткий итог сказанному, морфологическую специфику черепа *Phodopus* можно охарактеризовать следующим образом: череп меньшего, чем у других Cricetinae, размера; лицевой отдел укорочен; мозговая капсула более вздута; скуловые дуги широко расставлены спереди; сфенофронтальное отверстие и чешуйчато-алисфеноидная ямка отсутствуют (Allen, 1940); слуховая капсула маленькая, не вздутая, с довольно длинным ростральным выростом; слуховая труба выходит у вершины барабанного пузыря; отверстие для входа стапедальной артерии маленькое и заметно смещено вперед; желобок, в котором артерия пересекает промоториум, далеко отодвинут от края круглого окна; коронка коренных

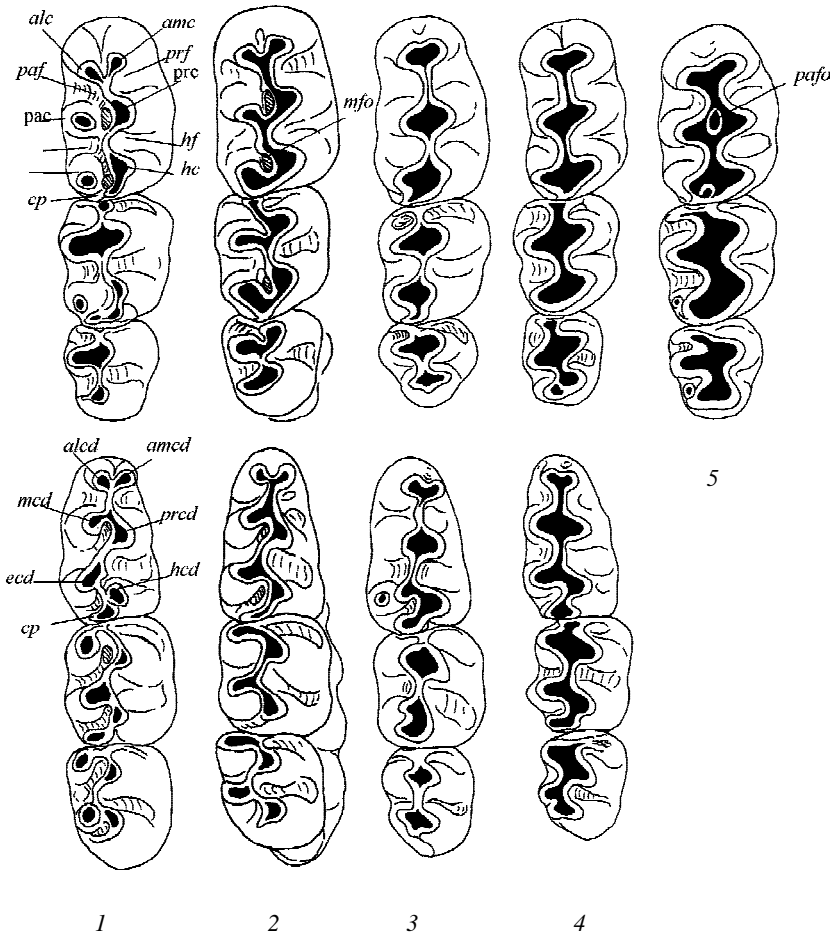


Рис. 8.10. Зубы *Phodopus*. Верхний ряд — верхние правые ряды коренных, нижний ряд — нижние правые ряды. 1, 5 — *Ph. sungorus*, по экз. S- 19479 (1) и по экз. 64447 (5) из колл. ЗММУ; 2 — *Ph. campbelli* по экз. S-41644 из колл. ЗММУ; 3, 4 — *Ph. roborovskii* по экз. S-179549 (3) и по экз. S-180373 (4) из колл. ЗММУ. Обозначения: *alc* — anteroconus lateralis, *amc* — anteroconus medialis, *alcd* — anteroconid lateralis, *amcd* — anteroconid medialis, *cp* — cingulum posterior, *ecd* — entoconid, *hc* — hypoconus, *hcd* — hypoconid, *hf* — hypoflexus, *mc* — metaconus, *mcd* — metaconid, *mfo* — metafossetus, *pac* — paraconus, *paf* — paraflexus, *pafo* — parafossetus, *prc* — protoconus, *prcd* — protoconid, *prf* — proflexus.

с практически супротивным положением бугорков, при стирании которых образуются почти поперечные дентиновые поля (как правило, без фоссетусов), соединенные продольными мостиками.

Те из перечисленных характеристик черепа, которые отражают изменение его размеров и пропорций, строение зубной системы и особенности прохождения и размеры стапедиальной артерии (ее ростральный сдвиг и маленькие размеры стапедиального отверстия) могут рассматриваться как апоморфные, свидетельствующие о специализации данного рода. Другие особенности касающиеся прежде всего, строения слуховой капсулы (ее небольшие размеры, отсутствие вздутия, наличие рострального выроста, положение отверстия для *tuba auditiva*), являются характеристиками генерализованности строения и могут считаться плезиоморфными признаками, сохранение которых может свидетельствовать об отделении этого рода на базальном уровне радиации подсемейства *Cricetinae* (Potapova, Lebedev, 2007).

Внутриродовая дифференциация проявляется в значительных различиях между *Ph. roborovskii*, с одной стороны, и *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus*, с другой. Эти различия заметно превышают уровень не только межвидовых, но и межродовых различий, характерных для группы палеарктических *Cricetinae*. Они проявляются и на количественном, и на качественном уровнях и затрагивают адаптивно значимые характеристики, касающиеся строения массетерной площадки, костного неба, нижней челюсти, деталей строения слуховой капсулы и зубной системы. Различия между *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* весьма незначительны и носят количественный характер.

Размеры и пропорции черепа у *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* ближе к таковым других мелких *Cricetinae*, прежде всего, *Cricetulus*, чем у *Ph. roborovskii*. «Излом» черепа у них выражен слабо или не выражен вовсе; слуховые барабаны приподняты; массетерная площадка миоморфного типа с развитым, хотя и небольшим килем; небная кость короткая, начинается на уровне или позади середины M^2 ; резцовые отверстия длинные, практически доходят до зубного ряда; венечный отросток длинный, загнутый назад; бугорки на верхних коренных слегка смещены относительно друг друга; противолежащие бугорки могут быть разделены замкнутыми углублениями, образованными длинными и глубокими лабиальными складками.

В рамках рода синапоморфными для этих видов можно считать высокое положение слуховых барабанов, удлинение резцовых отверстий и их смещение назад.

У *Ph. roborovskii* (по сравнению с другими видами рода) череп наиболее мелкий, с ярко выраженными «инфантильными» пропорциями (лицевой отдел сильно укорочен, мозговая коробка вздута и «подогнута» вниз, слуховые барабаны опущены); массетерная площадка с редуцированным килем, выходит на верхнюю ветвь корня скуловой дуги; скуловые дуги наиболее широко расставлены спереди, небная кость длинная, начинается на уровне границы M^1-M^2 , заднебные отверстия смещены вперед, резцовые отверстия короткие, далеко отстоят от зубного ряда, резцы слабо опистодонтные, узкие; слуховые барабаны очень маленькие; венечный отросток короткий и более вертикальный; коренные относительно узкие, зубная коронка наиболее «гербилидного» типа.

Из вышперечисленных признаков плезиоморфными в пределах рода можно считать малые размеры слуховых барабанов, их низкое положение и короткие резцовые отверстия.

К апоморфным изменениям, не имеющим в настоящее время адаптивной трактовки, можно отнести удлинение небной кости и роstralный сдвиг заднебного отверстия. Остальные характеристики, включая размеры и пропорции черепа, можно рассматривать как апоморфии, связанные с преобразованиями адаптивного характера. Большинство отмеченных выше особенностей отражают адаптивные изменения челюстного аппарата, способствующие эффективности его работы в перетирающе-давящем режиме. Эти изменения затрагивают все звенья челюстного аппарата — и зубную, и костно-мышечную системы. К ним можно отнести и уменьшение ширины коренных, и преобразования их жевательной поверхности по гербилидному типу. Тот же эффект могут иметь и отмеченные выше особенности массетерной площадки и нижней челюсти. Редукция киля открывает возможности для увеличения размеров (и массы, и длины) механически выгодных передних частей массетера. Изменение положения и размеров венечного отростка приводит к увеличению плеча и, соответственно, момента силы височного мускула, что выгодно и для раздавливания и для перетирания.

Повышение эффективности работы челюстного аппарата расширяет круг объектов питания и служит предпосылкой для освоения наименее благоприятных для вида местообитаний, в частности аридных территорий.

В развитии слуховой капсулы у хомячка Роборовского не отмечено типичного для аридных грызунов вздутия барабанов, которое повышает чувствительность к восприятию низкочастотного спектра. Однако для этого вида характерна тенденция к увеличению плеча рукоятки молоточка при сохранении длины плеча наковальни, что должно способствовать повышению остроты слуха.

Глава 9. Системы внутренних органов

При описании строения систем внутренних органов у хомячков рода *Phodopus* мы использовали как имеющиеся литературные (Воронцов, 1957, 1982), так и собственные данные, полученные в результате анализа внутренних органов от более чем 100 особей каждого вида. Все изученные нами животные были получены в результате разведения от особей, отловленных в природе (места поимки особей-основателей описаны в главе 5).

Пищеварительная система начинается с преддверия рта — полости между мясистыми губами, щеками и зубами. У всех трех видов хомячков рода *Phodopus* в эту полость открываются защечные мешки, а у *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* сюда же открываются дополнительные мешочки (ДМ) специфических железистых комплексов углов рта (СЖК) (см. главу 7).

У хомячков рода *Phodopus* *зашечные мешки* отлично развиты (рис. 9.1) (Воронцов, 1982). Они представляют собой выросты задней части околоротовой полости. Отверстие защечного мешка располагается в диастеме и запирается сфинктером. Защечный мешок — кожистый, легко растяжимый орган, внутренняя часть которого выстлана роговым эпителием. Пустой защечный мешок спадается благодаря сокращению продольных волокон поперечнополосатой мускулатуры, идущей по его наружной поверхности. Внутренняя поверхность защечного мешка в спавшемся состоянии — складчатая. В задней части защечного мешка с внутренней стороны, близ места отхождения мышцы, внутрь защечного мешка вдается складчатый вырост. В боковой и нижней частях ротового отверстия имеется желобок, ведущий в полость защечного мешка. У представителей рода *Phodopus*, в отличие

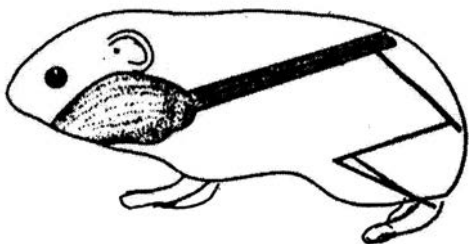


Рис. 9.1. Схема крепления мускулатуры защечных мешков у *Ph. sungorus* (по: Воронцов, 1982).

от других настоящих Cricetinae, начальная часть наружной стороны защечного мешка изнутри покрыта мелкими волосками, направленными внутрь. В отличие от всех других Cricetinae, как мы уже отмечали ранее, на стенке защечного мешка у хомячков рода *Phodopus* располагается железистое поле СЖК, а между тканями щеки и стенкой защечного мешка у хомячков Кэмпбелла и джунгарского есть ДМ, также являющейся составной частью СЖК. Секрет ДМ попадает на пищу, собираемую и потребляемую хомячками, и участвует в нормальном пищеварении, так как этот секрет очень богат специфической микрофлорой и обладает выраженной ферментативной активностью (табл. 9.1) (Феоктистова, 1994; Соколов и др., 1995, Соколов, Феоктистова, Нестерова, 1996; Феоктистова и др., 2004). Задняя часть защечного мешка оттягивается мускулом, идущим назад и вверх, и крепящимся в районе поясничных позвонков.

Приобретение всеми хомяками защечных мешков — яркий пример адаптации к обитанию в открытых биотопах засушливых районов земного шара, с резкими колебаниями кормовых условий по сезонам. Запасание кормов, непосредственно связанное со степенью развития защечных мешков, ведет к меньшей зависимости хомяков от неблагоприятных условий среды.

Пища, попадая в ротовую полость, размельчается зубами, смачивается слюной. В перетирании пищи участвуют также роговые валики на нёбе. А лежащий на дне ротовой полости мясистый овальной формы *язык* участвует в пережевывании и проглатывании пищи. В языке различают верхнюю поверхность, или спинку, и нижнюю. Переднюю, свободную часть языка, называют верхушкой, среднюю часть, связанную лишь с дном ротовой полости, — телом, а каудальную часть языка — корнем. Тело языка на своей спинке может нести подушку. Впереди подушки располагается полулунная бороздка. Слизистая оболочка спинки языка образует сосочки пяти типов: нитевидные (не несущие вкусовых почек), грибовидные (в которых находятся вкусовые почки), желобоватые (несущие вкусовые почки), листовидные (также несущие вкусовые почки) и железисто-лимфоидные. У хомячков рода *Phodopus* многочисленные грибовидные сосочки покрывают всю верхушку языка и заходят даже на подушечку языка (рис. 9.2). В целом, на слизистой языка присутствуют все пять типов сосочков. Нитевидные покрывают всю дорсальную поверхность вершины и тела языка и заходят с дистальной стороны на его вентральную поверхность. На подушечке языка нитевидные сосочки увеличены. Число листовидных сосочков невелико.

Обработанная и обильно смоченная слюной пища из ротовой полости через глотку и пищевод попадает в желудок.

Желудок и кишечник. По данным Н.Н. Воронцова (1957, 1982), для всех палеарктических хомячков (за исключением *Calomyscus*) характерно четкое разделение поперечной перетяжкой желудка на две части — поджелудок и собственно желудок, а так же увеличение относительной длины толстого отдела кишечника. О хомячке Роборовского Н.Н. Воронцов пишет: «...практически вся пилорическая часть желудка у него покрыта роговым эпителием, а железы сконцентрированы на сравнительно небольшом участке дна желудка, подобная особенность в строении желудка не отмечается у джунгарского хомячка» (рис. 9.3).

Размеры отделов кишечника относительно длины тела у хомячка Роборовского представлены в таблице 9.1.

Желудок хомячка Кэмпбелла Р.А.В. Леон (1990) описывает как типичный двухкамерный полужелезистого типа. Угловая вырезка глубокая и четко разделяет две желудочные камеры; их изоляция усиливается хорошо выраженным перехватом со стороны большой кривизны. Устье пищевода лежит близко от угловой вырезки, желудок изогнут так, что пилороангулярная связка расположена почти вертикально. Четко дифференцировано преддверие желудка, в связи с чем формируется новое морфологическое образование — предпилорическая вырезка. Снаружи заметна пограничная складка, которая тянется от области преддверия на малой кривизне, огибает угловую вырезку и располагается в области перехвата на большой кривизне. Другая характерная особенность желудка хомячка Кэмпбелла — большой внешний диаметр пилоруса, что может быть связано с близостью пограничной складки к преддверию.

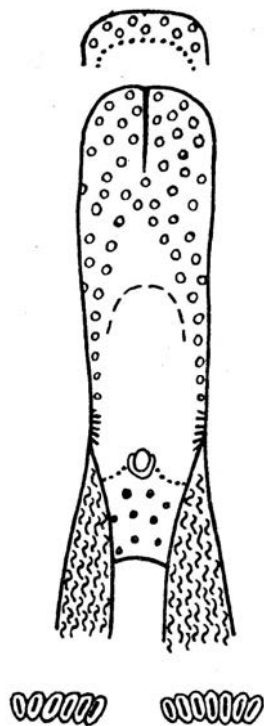


Рис. 9.2. Строение языка у *Ph. sungorus* (показаны: вид сверху, под ним — строение листовидных сосочков; над ним — строение апикальной части снизу (по: Воронцов, 1982).

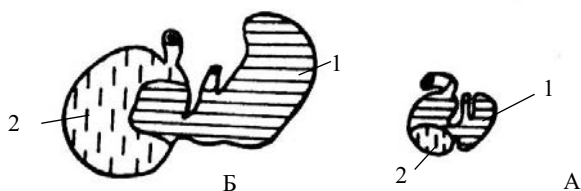


Рис. 9.3. Схема строения желудка у *Ph. sungorus* (Б) и *Ph. roborovskii* (А) (по: Воронцов, 1982); 1 — роговой эпителий; 2 — железистый эпителий.

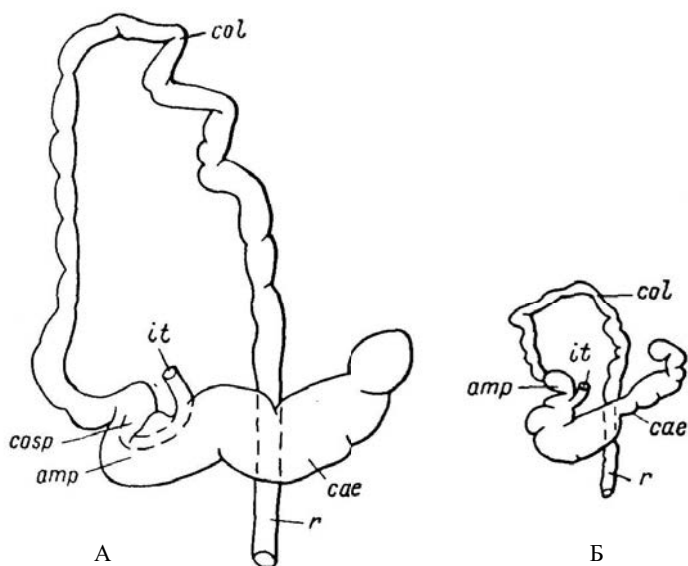


Рис. 9.4. Слепая кишка и слепые карманы толстой кишки у *Ph. roborovskii* (А) и *Ph. sungorus* (Б) (по: Воронцов, 1982). Обозначения: *col* — *colon*; *amp* — слепой вырост между толстой кишкой и сужением слепой кишки; *it* — *interstinum tenue*; *cae* — *caecum*; *cosp.* — витки спирали толстых кишок.

У хомячка Кэмпбелла пограничная складка морфологически подразделяет желудок на два отдела: фундальный и пилорический. Фундальная часть располагается на границе между телом желудка и слепым мешком. Короткий вертикальный отрезок, характеризующийся максимальной высотой, имеет гладкие складки, лишённые заметного

Таблица 9.1. Относительная длина (в % к общей длине тела) различных отделов кишечника у хомячков рода *Phodopus*

Отдел пищеварительного тракта	Вид		
	<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. campbelli</i>	<i>Ph. sungorus</i>
Тонкий кишечник	60	60	60
Толстый кишечник	27	27	27
Слепая кишка	13	13	13
Отношение длины кишечника к общей длине тела	3.7	3.6	3.6

рельефа и проекций; против угловой складки высота этой части резко уменьшается. В пилорической части пограничной складки резко меняется ее структура и размеры. Эта часть, в свою очередь, подразделяется на два отрезка — восходящий и вершину. Восходящий отрезок имеет бугорчатое основание, а свободный край несет множество коротких зубцевидных проекций; вдоль складки проходит узкая борозда, которая исчезает возле вершины. Вершина пилорической части имеет бугорчатое строение и состоит из отдельных сегментов. В целом, желудок хомячка Кэмпбелла характерен для смешанного типа питания (Carleton, 1973). Размеры отделов кишечника относительно длины тела у хомячка Кэмпбелла представлены в таблице 9.1.

Согласно данным таблицы 9.1, у хомячка Роборовского кишечник несколько длиннее, чем у джунгарского и хомячка Кэмпбелла, но относительные размеры отделов у рассмотренных видов сходны: тонкий кишечник в 1.5 раза длиннее толстой и слепой кишки. Строение слепой кишки и прилежащего к ней участка ободочной кишки различаются у джунгарского и хомячка Роборовского (рис. 9.4). У первого *saecum* разделена перетяжками на четыре не очень четко отграниченных друг от друга отдела, к которым примыкает крупная ампула ободочной кишки. У хомячка Роборовского слепая кишка более четко подразделена на 3–4 камеры, в каждой из которых по малой и большой кривизне имеются небольшие слепые карманы. Ампула ободочной кишки частично делится двумя перехватами на три отдела. В результате, общая площадь слепого отдела кишечника у хомячка Роборовского значительно больше, чем у джунгарского хомячка. Ободочной спирали и спиральных складок в восходящей ветви толстой кишки у мохноногих

хомячков нет. Уровень ферментативной активности в различных отделах пищеварительного тракта у взрослых самцов и самок хомячка Кэмпбелла был определен нами (Соколов, Феоктистова, Нестерова, 1996) (табл. 9.2).

Таблица 9.2. Ферментативная активность в различных отделах пищеварительного тракта хомячков Кэмпбелла ($X \pm Sx$)

Отдел пищеварительного тракта	Уровень активности		
	амилаз (а.е.) (n=4)	протеаз (п.е.) (n=4)	целлюлаз (n=4) ед/мг/мл
Дополнительный мешочек угла рта	0.18±0.1	1.5±0.4	-
Слюнные железы	0.92±0.04	1.8±0.5	-
Поджелудочная железа	0.73±0.14	4.2±0.9	-
Двенадцатиперстная кишка	0.94±0.20	1.7±0.2	-
Желудок	2.80±0.10	1.6±0.1	-
Слепая кишка	0.71±0.10	3.1±0.5	12.4±2.6

Дыхательная система. У хомячков рода *Phodopus* носовая полость подразделяется носовой перегородкой на правую и левую полости. Передняя часть носовой полости выстлана многослойным мерцательным, а задняя — обонятельным эпителием. Внутренний рельеф полости носа определяется строением носовых раковин. Одна из них — челюстная раковина (*maxilloturbinal*), выстланная респираторным эпителием, разделяет носовую полость на респираторный и обонятельный отделы. Последний образован раковинами решетчатой кости и задней частью носовой перегородки. Обонятельный отдел имеет вид кармана, в который попадает лишь волна от вдыхаемого воздуха (Воронцов, 1982). На костных завитках решетчатой кости и задних отделах перегородки расположена обонятельная выстилка, состоящая из обонятельного эпителия и соединительнотканного слоя (Бронштейн, 1977). Именно от клеток обонятельного эпителия начинается основная обонятельная система у всех млекопитающих, и, в частности, у хомячков рода *Phodopus*. Далее запаховая информация направляется в основные обонятельные луковицы и затем в структуры мозга (переднее обонятельное ядро, грушевидную кору, обонятельный бугорок, миндалевидный

комплекс ядер, передний гиппокамп, ядро латерального обонятельного тракта и ядро конечной полоски), которые связаны с поведенческими, нейроэндокринными и другими реакциями организма.

У мохноногих хомячков, как и у большинства млекопитающих, в полости носа (а конкретно, в основании носовой перегородки) есть парное сигарообразное образование трубчатой структуры. Это образование называется вомероназальным или якобсоновым органом в честь датского врача и физиолога Якобсона, описавшего его в начале XIX в. Этот орган используется для восприятия феромонов, что особенно важно для осуществления репродуктивной функции и для регуляции полового поведения животных. У грызунов, и в частности у представителей рода *Phodopus*, якобсонов орган представляет собой хрящевую капсулу, сообщающуюся с носовой полостью. Капсула изнутри выстлана рецепторными клетками, являющимися периферическим отделом дополнительной, или вомероназальной, обонятельной системы (ДОС или ВОС). Далее, по вомероназальному нерву информация поступает в дополнительные или вомероназальные луковицы, которые, в свою очередь, связаны с отделами центральной нервной системы (ЦНС), медиальными зонами гипоталамуса, миндалинами и гиппокампом. До настоящего времени не обнаружено неокортикальных проекций ВО, что позволяет предполагать, что вомероназальная обонятельная чувствительность может быть не связана с когнитивными функциями мозга, реализуя свои поведенческие эффекты на более примитивном, подсознательном уровне (Новиков, 1988; Макаrchук, Калуев, 2000).

Специфические особенности строения и работы как основной, так и дополнительной обонятельной системы у мохноногих хомячков специально не исследовались. Однако можно предположить, что принципы их деятельности сходны с таковыми у других грызунов, в частности, с принципами работы обонятельной системы золотистого хомячка, относящегося к тому же подсемейству *Cricetinae*, у которого исследованы некоторые аспекты деятельности обонятельного анализатора (Новиков, 1988; Макаrchук, Калуев, 2000).

Бронхи и легкие. Пройдя переднюю часть носовой полости, воздух при вдохе через хоаны попадает в глотку, затем в гортань, трахейную трубку и в легкие. Строение гортани у представителей рода *Phodopus* типично для грызунов. Трахея также имеет обычное строение и делится на главные правый и левый бронхиальные стволы. Причем правый бронхиальный ствол тоньше левого (Воронцов, 1982).

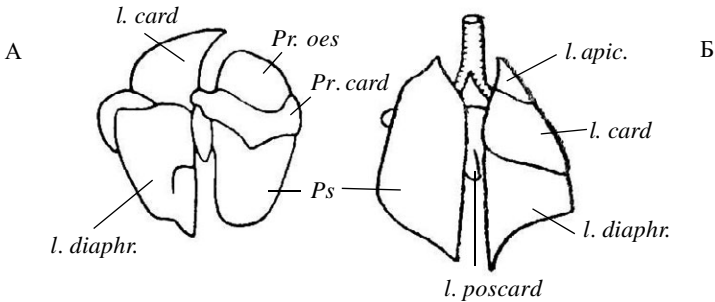


Рис. 9.5. Строение легких *Ph. sungorus* (по: Воронцов, 1982). А — вид с каудальной стороны; Б — вид с дорсальной стороны. Обозначения: *l. card* — *lobus cardiacus*; *l. apic.* — *lobus apicalis*; *l. diaphr.* — *lobus diaphragmaticus*; *l. poscard* — *lobus postcardiacus*; *Pr. card* — *prosessus cardiacus*; *Pr. oes* — *prosessus oesophagicus*; *Ps* — левое легкое.

Легкие у мохноногих хомячков обычного строения (аналогичного таковому у всех *Cricetidae*). Левое легкое цельное, а правое подразделено на четыре доли: *lobus apicalis*, *l. cardiacus*, *l. diaphragmaticus*, *l. postcardiacus*. Последняя доля отчетливо дифференцируется на отделяемые нижней полой веной отростки — медиально расположенный *proc. oesophagicus* и налегающий вентрально на левое легкое *proc. postcardiacus*. У джунгарского хомячка (рис. 9.5) и хомячка Роборовского (рис. 9.6) *proc. oesophagicus* сильно вытянут дорсально, а *proc. postcardiacus* подразделен на основную часть и подсердечный отросток. Как отмечает Н.Н. Воронцов, строение легких всех низших

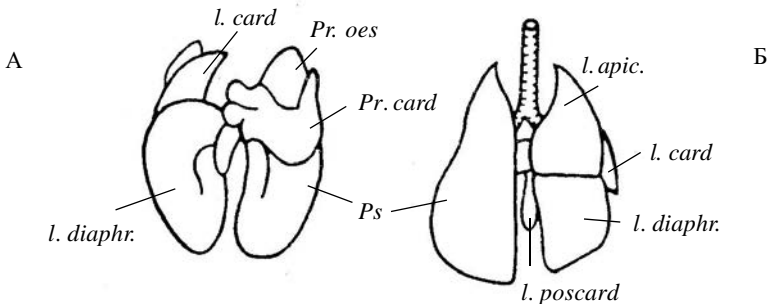


Рис. 9.6. Строение легких *Ph. roborovskii* (по: Воронцов, 1982). А — вид с каудальной стороны; Б — вид с дорсальной стороны. Обозначения: *l. card* — *lobus cardiacus*; *apic.* — *lobus apicalis*; *l. diaphr.* — *lobus diaphragmaticus*; *l. poscard* — *lobus postcardiacus*; *Pr. card* — *prosessus cardiacus*; *Pr. oes* — *prosessus oesophagicus*; *Ps* — левое легкое.

Cricetidae (и в том числе хомячков рода *Phodopus*) сходно с таковым у наиболее прогрессивных из ныне живущих грызунов (Воронцов, 1982).

Половая система самцов. У самцов мохноногих хомячков половая система представлена парными семенниками, располагающимися у половозрелых животных в мошонке. К семенникам примыкает семенной придаток (*epididymis*), представляющий собой скопление выводящих протоков семенника. Масса и относительный вес семенников и эпидидимиса хомячков рода *Phodopus* представлены в таблице 9.3 (для анализа взяты только половозрелые размножающиеся самцы в летний период). Среди трех видов рода наиболее крупными семенниками и эпидидимисом обладают самцы хомячка Кэмпбелла, следующими по абсолютным размерам этих органов являются хомячки Роборовского, а самые мелкие семенники и эпидидимис у половозрелых самцов джунгарского хомячка. Но относительные величины массы этих органов у хомячка Роборовского аналогичны таковым хомячка Кэмпбелла, а у джунгарского хомячка они вдвое меньше (табл. 9.3). У половозрелых самцов размер и масса семенников (в частности, у самцов джунгарских хомячков) сильно зависят от сезона. В осенне-зимний период у фотореактивных животных масса семенников и эпидимиса резко снижается.

От эпидидимиса отходит вольфов канал-семяпровод, который у корня полового члена впадает в мочеполовой канал. Перед впадением в этот канал семяпровод образует дольчатые расширения — семенные пузырьки (*vesicula seminalis*), секрет которых участвует в образовании

Таблица 9.3. Среднее значение абсолютной (мг) и относительной (к массе тела, мг/г) массы органов у хомячков рода *Phodopus*

Показатель	<i>Ph. sungorus</i> (n=20)	<i>Ph. campbelli</i> (n=20)	<i>Ph. roborovskii</i> (n=10)
Масса семенника	407.2±22.7	985.1±51.4*	465.6±25.2
Относительная масса семенника	12.4±0.8*	23.8±1.6	22.5±1.4
Масса эпидидимиса	39.0±3.9	88.6±8.5*	40.6±8.4
Относительная масса эпидидимиса	1.2±0.1*	2.1±0.2	2.0±0.3

* — достоверность отличий от двух других видов рода — $P < 0.05$.

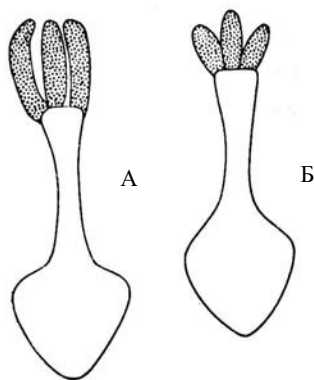


Рис. 9.7. Строение *os penis* (по: Воронцов, 1982). А — *Ph. sungorus*; Б — *Ph. roborovskii*.

спермы. У основания полового члена лежит предстательная железа (*prostate*), секрет которой образует жидкую среду спермы. Половой член (*penis*) имеет пещеристые тела, которые окружают мочеполовой канал. Наполнение пещеристых тел кровью обеспечивает упругость полового члена. Прочность пениса увеличивается за счет специальной кости (*os penis*). По строению *os penis Ph. roborovskii* и *Ph. sungorus* примыкают к палеарктическим *Cricetinae*, но образуют среди них обособленную группу. Трезубец в течение всей жизни остается хрящевым. Длина костной части *os penis* у джунгарского хомячка составляет около 3 мм (рис. 9.7, А), а трезубца — 1.2 мм (рис. 9.7, Б). Боковые отростки трезубца у джунгарского хомячка несколько длиннее центрального. У хомячка Роборовского костная часть *os penis* также составляет около 3 мм, а трезубца — около 1 мм. Боковые отростки трезубца у этого вида одинаковой длины с центральным. Основание *os penis* у обоих видов имеет ромбовидную форму, что резко отличает их от других *Cricetinae* (рис. 9.7, А, Б). Для каждого вида характерно особое строение головки полового члена *glans penis* (Воронцов, 1982). У хомячков рода *Phodopus* развиты *papillus centralis* и *papillae laterales*. *Papillus dorsalis* и *papillae ventrales* отсутствуют. Верхушки *papillae laterales* прямые. С вентральной стороны *glans penis* и *meatus urinarius* образуют бахрому. В отличие от джунгарского у хомячка Роборовского шипики расположены по всему телу головки члена (рис. 9.8, 2), а у джунгарского — только в дистальной части *glans penis*. Основание головки члена у джунгарского хомячка покрыто роговыми валиками и не несет шипиков (рис. 9.8, 1). С половым членом связаны также куперовы и припуциальные железы. Первые участвуют в образовании жидкой части спермы, а вторые выделяют специфический секрет, участвующий в химической коммуникации особей.

По нашим данным, сперматозоиды у *Ph. roborovskii* имеют очень длинный хвост и уплощенную головку. Их общая длина — 84–100 мкм.

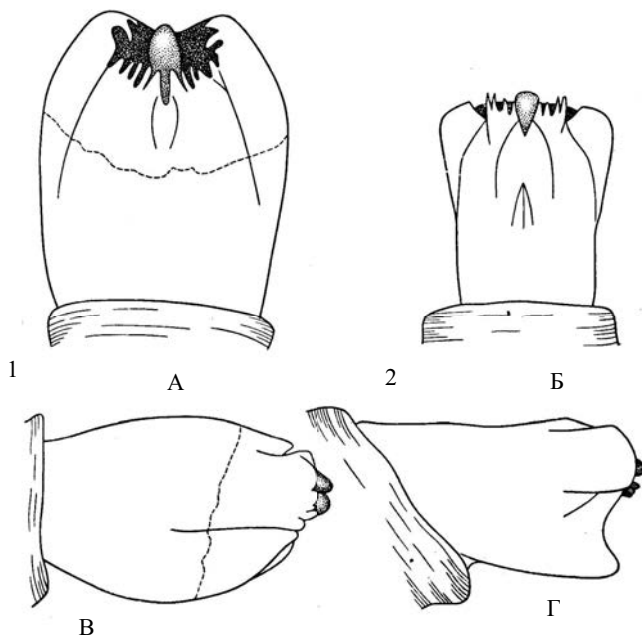


Рис. 9.8. Схема строения *glans penis* (по: Воронцов, 1982). 1 — у *Ph. sungorus*; 2 — *Ph. roborovskii*. А, Б — вид с вентральной стороны В, Г. — вид сбоку.

Длина головки — около 8.5 мкм.; толщина — примерно 2.6–2.8 мкм. У *Ph. campbelli* сперматозоиды короче, чем у хомячка Роборовского (79–80 мкм), с округлой, шаровидной головкой. Длина головки около 6–7 мкм, что составляет примерно 9–10% общей длины сперматозоида. У *Ph. sungorus* сперматозоиды короче, чем у хомячка Роборовского (80–84 мкм), с копьевидной, удлинённой головкой. Длина головки — около 5–6 мкм, что составляет примерно 7% общей длины сперматозоида.

Следовательно, даже во внешнем строении сперматозоидов есть определенные видоспецифические различия, которые особенно ярко выражены у хомячка Роборовского по сравнению с двумя другими видами, что дополняет список морфологических отличий этого вида от *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus*.

С помощью световой микроскопии исследованы препараты сперматозоидов на всех стадиях первого (сперматозиты I) и второго (спермато-

циты II) деления мейоза у взрослых половозрелых хомячков Кэмпбелла и джунгарских (Черепанова, 2001). Среди сперматоцитов первого порядка обнаружены клетки на всех стадиях мейоза I: лептотена–зиготена (около 7%), пахитена (около 92%), диплотена (0.3%), диакинез–метафаза I (около 2%). Сперматоциты второго порядка встречались у особей обоих видов с частотой около 2% от общего числа сперматоцитов. У хомячка Роборовского аналогичных наблюдений не проводилось.

Половая система самок. У самок парные яичники лежат в полости тела и прикреплены к спинной стенке брюшной полости брыжейками. Размер яичников у мохноногих хомячков весьма мал (табл. 9.4). Парные яйцеводы открываются в полость тела в районе яичников воронками, выстланными мерцательным эпителием. Верхний тонкий отдел яйцевода (фаллопиева труба) переходит в более толстостенную и мускулистую матку. У хомячков матка двураздельная, и ее абсолютная и относительная масса у взрослых половозрелых самок, не участвовавших в размножении, представлены в таблице 9.4 (образцы взяты у неэстральных, циклирующих самок). Абсолютные значения массы матки у хомячков Кэмпбелла и джунгарских достоверно не различаются, однако они достоверно больше, чем у самок хомячка Роборовского. Относительные значения этого органа сходны у всех трех видов. Масса

Таблица 9.4. Среднее значение абсолютной (мг) и относительной (к массе тела, мг/г) массы органов у хомячков рода *Phodopus* ($X \pm Sx$)

Показатель	<i>Ph. sungorus</i> (n=10)	<i>Ph. campbelli</i> (n=10)	<i>Ph. roborovskii</i> (n=10)
Масса матки	150.0 ± 15.0#	126.6 ± 12.0°	74.0 ± 14.8
Относительная масса матки	4.5 ± 0.4	5.1 ± 0.4	4.4 ± 0.9
Масса яичника	11.4 ± 0.5**	7.0 ± 0.4	6.3 ± 0.4
Относительная масса яичника	0.34 ± 0.02	0.27 ± 0.01	0.38 ± 0.03

— достоверность отличий джунгарского хомячка от хомячка Роборовского, $P < 0.05$.

** — достоверность отличий джунгарского хомячка от двух других видов, $P < 0.05$, $P < 0.001$, соответственно.

° — достоверность отличий хомячка Кэмпбелла от хомячка Роборовского, $P < 0.05$.

яичника у самок джунгарского хомячка достоверно выше таковой хомячков Кэмпбелла и Роборовского (у двух последних масса этого органа сходна), однако относительные значения массы яичника у всех трех видов достоверно не различаются. При двураздельной матке правая и левая ее части срастаются концами и открываются одним отверстием в непарное влагалище. Влагалище переходит в короткий мочеполовой синус, в который впадает проток мочевого пузыря. Преддверие влагалища открывается наружу мочеполовым отверстием, окруженным складками кожи, железы которых могут вырабатывать специфический секрет, выполняющий хемокоммуникативную функцию.

Выделительная система. Водно-солевой обмен у мохноногих хомячков, как и у всех млекопитающих, в основном, осуществляется через почки, но в нем также участвуют кишечник, легкие и потовые железы кожи (присутствуют в незначительном количестве).

Почка (renes) состоит из двух слоев — коркового и мозгового. В корковом слое расположен фильтрующий аппарат — гломерулы. Каждая из них состоит из клубочка кровеносных сосудов и окружающей его боуменовой капсулы, от которой начинается выводящий канал, подразделяющийся на четыре отдела: проксимальный извитой, петлю Генле, дистальный извитой и собирательную трубочку. Все вместе взятое называется нефроном. Отверстия собирательных трубочек открываются в почечную лоханку, от которой начинаются мочеточники.

Водно-солевой обмен регулируется гормонами задней доли гипофиза, влияющими на диурез и обратное поглощение воды из первичной мочи в почечных канальцах. У хомячков Кэмпбелла и Роборовского определен индекс толщины мозгового вещества почки (RMT), который служит показателем концентрирующей способности почек, а также вычислен почечный индекс (отношение массы почек к массе тела) (Мещерский, 1988). Наибольшие значения RMT оказались у хомячка Роборовского (10.7 ± 0.4), что соответствует максимальной концентрации мочи — 5430 мосмоль. У хомячка Кэмпбелла RMT ниже, чем у хомячка Роборовского и составляет 9.1 ± 0.3 (при концентрации мочи 4650 мосмоль). При этом почечные индексы у хомячков Кэмпбелла и Роборовского сходны — 15.2 ± 0.5 у первого и 15.2 ± 0.4 у второго вида.

В работе Ю.В. Наточина с соавторами (1994) сопоставлены концентрирующие системы почек, морфофункциональные особенности нефронов и особенности вазопрессинергической системы гипоталамуса у хомячка Роборовского и джунгарского, как видов, приспособленных к

биотопам с разной степенью дефицита влаги. Результаты исследований показали, что при сопоставлении осмолярности сыворотки крови и концентрации в ней ионов существенных различий между исследуемыми видами не отмечается (табл. 9.5).

Важным аспектом адаптационного комплекса, направленного на преодоление дефицита влаги, является уменьшение потери воды почкой. Одним из возможных механизмов адаптации в этом направлении может быть высокая осмотическая концентрация мочи и, благодаря этому, более эффективное поддержание осмотического гомеостаза. Однако оказалось, что у хомячков обоих видов при сухоедении достигались одинаково высокие значения осмотического концентрирования мочи (табл. 9.6). Не найдено было также отличий в организации нефронов в почке (табл. 9.7) и в распределении электролитов в различных ее зонах (табл. 9.6). Полученные результаты позволили предположить, что адаптации к условию дефицита воды у хомячка Роборовского не связаны со структурной и функциональной адаптацией почек как таковой. Было высказано предположение, что у хомячка Роборовского (по сравнению с джунгарским) может быть иная регуляция работы гипоталамо-гипофизарной нейросекреторной системы, секретирующей вазопрессин (основной регулятор процесса осмотического концентрирования мочи).

Исследование с помощью иммуноцитохимического метода (Наточин и др., 1994) позволили выявить вазопрессин-иммунореактивные

Таблица 9.5. Осмолярность (мосмоль/кг H₂O), концентрация электролитов и мочевины (мосмоль/л) в сыворотке крови у хомячков ($X \pm S_x$) (по: Наточин и др., 1994)

Исследуемые показатели	Вид		
	<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. sungorus</i>	
	дегидратация (n=8)	дегидратация (n=5)	контроль (n=3)
Осмолярность	323±1.3	322±1.4	315±2.2
Натрий	142±2.4	141±3.0	135±1.7
Калий	4.94±0.35	4.20±0.23	4.36±0.2
Кальций	2.11±0.07	2.10±0.08	1.80±0.01
Магний	1.28±0.09	1.26±0.09	1.06±0.07
Мочевина	20.7±1.1	18.9±2.2	15.2±0.7

Таблица 9.6. Осмолярность (мосмоль/кг H₂O), концентрация электролитов и мочевины (мосмоль/л) в тканях различных зон почки хомячков ($X \pm S_x$) в условиях дегидратации

Исследуемые показатели	<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. sungorus</i>
Моча		
Осмолярность	3745±160	3843±193
Натрий	43.9±5.0	38.5±3.1
Калий	213±21	117±23*
Магний	33.7±4.4	62.9±5.8*
Мочевина	2664±206	2976±60
	<i>n</i> = 13	<i>n</i> = 15
Кора почки		
Вода	2.51±0.08	2.31±0.05
Натрий	65.2±3.58	58.1±2.6
Калий	85.9±1.3	87.3±1.1
Магний	9.9±0.22	8.40±0.24
	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 5
Внутреннее мозговое вещество почки		
Натрий	229±21	180±15
Калий	81±5	70±1.7
Магний	7.2±0.5	7.2±0.8
	<i>n</i> = 8	<i>n</i> = 5

нейроны в супраоптическом и паровентрикулярном ядрах (подобно тому, как это было обнаружено ранее у других млекопитающих). Тем не менее, у хомячка Роборовского не было обнаружено вазопрессин-иммунореактивных нейронов в медиальной части супраоптического ядра. У этого вида имеется еще ряд небольших отличий. Меньшее количество вазопрессин-положительных нейронов у хомячка Роборовского, по сравнению с джунгарским, возможно отражает больший расход гормона при повышенной потребности в нем в условиях длительной дегидратации.

Удивительно, что у животных с высокоразвитой системой осмотической концентрации мочи адаптация к дефициту влаги заключается в столь значительной секреции вазопрессина, поддерживающего максимальный уровень осмотического концентрирования в течение длительного времени. Известно, что скорость метаболического клиренса вазопрессина очень высока, полупериод жизни составляет всего несколько минут и, следовательно, необходима непрерывная секреция гормона

Таблица 9.7. Количественные характеристики почек и нефронов хомячков Роборовского и джунгарского (по: Наточин и др., 1994)

Параметр	<i>Ph. roborovskii</i> (n=5)	<i>Ph. sungorus</i> (n=5)
Масса почки (мг)	100.1±7.2	124.8±5.9
Почка		
Длина почечной пирамиды (мм)	9.77±0.63	10.44±0.39
Корковое вещество (%)	15.30±1.30	16.10±1.50
Мозговое вещество		
Наружный слой (%)	4.48±0.70	4.50±0.39
Внутренний слой (%)	21.60±0.85	20.42±1.17
Сосочек (%)	58.62±1.74	59.00±1.29
Нефрон суперфициальный (мм)	8.48±0.55	12.46±0.58
Проксимальный каналец		
Извитая часть (%)	25.50±1.27	30.93±1.94*
Нисходящая часть (%)	17.30±0.50	18.80±1.11
Тонкий сегмент (%)	12.00±0.80	9.00±1.50
Дистальный каналец		
Восходящая часть (%)	25.80±0.80	26.96±0.75
Извитая часть (%)	19.10±1.19	14.40±0.61**
Нефрон интракортикальный (мм)	11.40±0.38	22.40±1.20**
Проксимальный каналец		
Извитая часть (%)	21.40±1.09	33.60±1.98***
Нисходящая часть (%)	16.40±0.65	14.90±0.43
Тонкий сегмент (%)	18.50±3.09	18.30±2.55
Дистальный каналец		
Восходящая часть (%)	26.50±0.73	21.70±2.32
Извитая часть (%)	17.30±2.31	11.40±1.13*
Нефрон юкстамедулярный (мм)	30.5	41.3
Проксимальный каналец		
Извитая часть (%)	32.8	27.4
Нисходящая часть (%)	10.2	15.2
Тонкий сегмент (%)	37.4	36.1
Дистальный каналец		
Восходящая часть (%)	9.5	10.2
Извитая часть (%)	10.0	10.9

*, **, *** — достоверность отличий от значений хомячка Роборовского, $P < 0.05, 0.01$ и 0.001 , соответственно.

гипофизом для поддержания почки в состоянии постоянного высокого уровня осмотического концентрирования. Реакция на вазопрессин зависит от участия нескольких типов рецепторов этого гормона, сила ответа может модулироваться аутокоидами (Наточин, 1992). Следовательно, в адаптации к аридным условиям важны как структурные изменения почек и гипоталамо-гипофизарной системы, так и молекулярные изменения внутриклеточных сигнальных систем и их модуляций.

Надпочечники. У хомячков рода *Phodopus* надпочечники (*glandulae suprarenales*) имеют малые размеры и расположены вблизи верхнего полюса почек. Размеры их, как правило, очень малы: у взрослых самцов и самок их масса составляет от 2.9 мг у хомячков Кэмпбелла до 4.2 мг у джунгарских и хомячков Роборовского, а относительная масса — от 0.06 у хомячка Кэмпбелла до 0.21 у хомячка Роборовского (табл. 9.8). Каждый надпочечник состоит из коры и мозгового вещества. Кора надпочечника построена из стероидной ткани мезодермального происхождения и секретирует кортикостероиды (у мохноногих хомячков это в основном кортизол), а также небольшое количество андрогенов и эстрогенов.

Мозговое вещество состоит из хромоаффинной ткани и секретирует адреналин и норадреналин. Гормоны надпочечников обладают широким спектром действия на обмен веществ, участвуют в регуляции ряда жизненно важных функций и обеспечивают адаптации организма к неблагоприятным условиям и во время стрессорных воздействий. Гипоталамо-гипофизарно-адреналовая система — один из важнейших организаторов реализации общего адаптационного синдрома при стрессе разного характера.

Таблица 9.8. Среднее значение абсолютной (мг) и относительной (к массе тела, мг/г) массы надпочечника у взрослых хомячков рода *Phodopus* ($\bar{X} \pm S_x$)

Показатель	<i>Ph. sungorus</i> (n=20)	<i>Ph. campbelli</i> (n=20)	<i>Ph. roborovskii</i> (n=10)
Масса надпочечника	4.2±0.3	2.9±0.4*	4.2±0.4
Относительный вес надпочечника	0.10±0.01	0.06±0.008*	0.20±0.02

* — достоверность отличий хомячка Кэмпбелла от двух других видов рода, $P < 0.05$.

По нашим данным, минимальные значения массы надпочечников наблюдаются у хомячка Кэмпбелла, тогда как у джунгарского хомячка и Роборовского абсолютная масса этих органов достоверно не отличается (табл. 9.8). Относительные значения минимальны у хомячка Кэмпбелла, а максимальны — у хомячка Роборовского.

Селезенка (splen) — непарный паренхиматозный орган, расположенный в брюшной полости (около желудка). Как и печень, селезенка является местом, где разрушаются эритроциты. Кроме того — это депо крови. В селезенке находится в покое около 16% крови, которая может быть выброшена при необходимости в кровяное русло. Лимфоидная ткань селезенки участвует в иммунных и гормональных реакциях организма, обеспечивая накопление большого числа плазматических клеток, синтезирующих антитела.

Абсолютная масса этого органа максимальна у хомячка Кэмпбелла и минимальна ($P < 0.05$) у хомячка Роборовского (табл. 9.9). У джунгарского хомячка она составляет промежуточное значение. Относительные величины у всех трех видов имеют сходные значения (табл. 9.9).

Таблица 9.9. Среднее значение абсолютной (мг) и относительной (к массе тела, мг/г) массы селезенки у хомячков рода *Phodopus* ($X \pm Sx$)

Показатель	<i>Ph. sungorus</i> (n=20)	<i>Ph. campbelli</i> (n=20)	<i>Ph. roborovskii</i> (n=10)
Масса селезенки	42.5±3.7	69.6±7.5	27.8±2.1*
Относительный вес селезенки (к массе тела)	1.3±0.1	1.6±0.2	1.5±0.2

* — достоверность отличий от двух других видов, $P < 0.05$.

Тимус (thimus) (вилочковая, или зубная, железа) является центральным органом иммунной системы позвоночных. У хомячков рода *Phodopus* она представлена двухдольным листообразным образованием, разделенным на еще более мелкие дольки. Эта железа расположена в грудной полости в области переднего средостения. Каждая долька железы состоит из коркового и мозгового вещества. В корковом веществе происходит процесс дифференцировки родоначальной кроветворной клетки костномозгового происхождения в иммунокомпетентные Т-лимфоциты, которые определяют клеточный иммунитет и регу-

лируют, после контакта с антигеном, активность В-лимфоцитов. Последние мигрируют в мозговой слой, а оттуда с кровью и лимфой поступают в периферические лимфоидные органы — лимфатические узлы, селезенку и др.

Из тимуса в кровь поступают пептидные гормоны (тимозины и тимопоэтины), которые стимулируют дифференцировку и пролиферацию В- и Т-лимфоцитов. Кроме того, тимус участвует в контроле за нейромышечной передачей, за углеводным обменом. Секреция пептидных гормонов тимуса регулируется глюкокортикоидами и соматотропным гормоном гипофиза.

В эмбриогенезе тимус формируется раньше других лимфоидных образований и к рождению является самым большим лимфоидным органом. Тимус увеличивается до момента полового созревания, а затем уменьшается. У хомячков Кэмпбелла относительный вес этого органа в месячном возрасте составляет 1.5 ± 0.09 мг/г (Феоктистова, 1994). К 6–8 месяцам его относительный вес сокращается более чем вдвое и равен 0.6 ± 0.06 мг/г (табл. 9.10).

Абсолютная и относительная масса тимуса у двух видов рода *Phodopus* представлены в таблице 9.10, где показано, что у взрослых животных этих видов эти показатели не различаются.

Анализаторы. Ведущую роль в поведении мелких грызунов с ночным образом жизни, к каковым относятся и хомячки рода *Phodopus*, играют обоняние и осязание. Слух и зрение — менее значимы. Сравнение роли осязания, зрения и обоняния проведено у всех трех видов мохноногих хомячков (Тихонова и др., 1999), в камере со «зрительным обрывом».

Эксперименты включали 4 этапа. Первый, контрольный этап, заключался в наблюдении за поведением интактных особей в камере. Через 5 сут. начинался второй этап — изучение поведения животных с

Таблица 9.10. Среднее значение абсолютной (мг) и относительной (к массе тела, мг/г) массы тимуса у взрослых самцов и самок двух видов хомячков рода *Phodopus* ($X \pm Sx$)

Показатель	<i>Ph. sungorus</i> (n=10)	<i>Ph. campbelli</i> (n=10)
Масса тимуса	26.9±1.6	27.9±2.9
Относительная масса тимуса	0.8±0.03	0.6±0.06

обрезанными вибриссами. На третьем этапе наблюдения проводили спустя 20–25 сут. после полного отрастания вибрисс. Хомячков аносмировали (лишали обоняния) с помощью сульфата цинка. На четвертом этапе, через 7–10 сут., животных вновь подвергали вибриссэктомии и одновременно аносмии.

Результаты экспериментов показали, что в целом, хомячки Роборовского более подвижны, чем хомячки Кэмпбелла и джунгарские. При этом хомячки Роборовского очень активно используют вибриссное осязание и обоняние. Лишение обоняния очень сильно снижает их двигательную активность (Тихонова и др., 1999). Для хомячка Роборовского вибриссэктомия и аносмия оказали одинаковое воздействие. На обе процедуры животные реагировали усилением использования зрения при ориентации и снижением двигательной активности. Следовательно, для этого вида осязание и обоняние имеют наибольшее значение для ориентации в пространстве. Этот вывод поддерживается и тем фактом, что у хомячков Роборовского вибриссы (особенно вибриссы усов) развиты гораздо лучше, чем у двух других видов (Куликов, Феоктистова, 2007).

Эксперименты по измерению порогов обонятельной чувствительности у всех трех видов хомячков продемонстрировали пороги обонятельной чувствительности у взрослых самцов хомячков к конкретным, значимым для этих животных запахам — запаху мочи эстральных самок. Как известно, моча — это экскрет, играющий ведущую роль в половых взаимоотношениях между особями у хомячков, и в ответ на экспозицию мочи эстральных самок своего вида у самцов наблюдается достоверный подъем уровня тестостерона в плазме крови (Феоктистова, Гуреев, 2005; см. главу 13). В работе использовали шесть взрослых половозрелых самцов хомячков Роборовского и по три самца хомячка Кэмпбелла и джунгарского. Животных обучали различать запах мочи самок своего вида с разной степенью разбавления. Образцы мочи хранились в морозильнике при температуре -20°C и размораживались непосредственно перед экспериментом. Размороженная моча хранилась в холодильнике и использовалась только в течение 1 сут. В отличие от мышей и крыс, хомячков весьма сложно обучать в лабиринтах. До проведения основной серии экспериментов в течение месяца мы пытались обучить хомячка Роборовского работать в стандартном Y-образном лабиринте по общепринятой методике. Однако, высокая эмоциональность этих животных препятствовала правильному выбору рукава с запахом. Поэтому для установления порогов обонятельной чув-

ствительности у мохноногих хомячков был применен «Veried-Cookied» тест (Voznessenskaya et al., 1999). Для обучения животных помещали в камеру размеров 50×30×10 см, с покрытым чистой стружкой полом. В два противоположных угла камеры помещали под слой стружек кусочки фольги с листочками фильтровальной бумаги. На один лист бумаги дозатором раскапывали мочу, а на другой — дистиллированную воду. В течение первых 6–7 дней эксперимента под фильтровальную бумажку с запахом помещали кусочек вкусного корма, и животные обучались ассоциировать конкретный запах с получением корма. На 8-й день пищевое подкрепление давали только после того, как хомячок откапывал из под стружек фильтровальную бумажку с запахом. Пахучую бумажку помещали в разные углы экспериментальной камеры произвольно. После того, как подопытные особи обучались сразу находить и раскапывать источник запаха, начиналась процедура измерения порогов восприятия. Считалось, что животное взяло определенный порог в случае, если оно дало 80% правильных решений (т.е. в 80% случаев хомячок верно обнаруживал бумажку с запахом).

По нашим данным, самцы хомячка Роборовского распознают мочу эстральных самок своего вида при разбавлении ее в 2000–2600 раза, самцы хомячка Кэмпбелла и джунгарского — в 2400 раз. Наши результаты сопоставимы с таковыми для крыс линии Вистар и свидетельствуют, что мохноногие хомячки обладают весьма тонким обонянием. Кроме того, как и у крыс, у хомячков в восприятии запахов (в частности запаха мочи) участвует как основная, так и дополнительная обонятельные системы, так как по условию эксперимента животное может не только ощутить летучие компоненты мочи, но и, раскопав бумажку, воспринять ее нелетучие компоненты.

Определенная высокая обонятельная чувствительность хомячков предполагает, что запахи (и в частности запах мочи) играют в их жизни ключевую роль, и они могут ориентироваться в природе по запахам, оставленным особями своего вида, даже если концентрация пахучих меток понизилась, например, в результате воздействия естественных осадков.

ЧАСТЬ III

ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ЭКСКРЕТОВ

Глава 10. Химический состав экскретов

У хомячков рода *Phodopus* наиболее значимая информация, обеспечивающая взаимоотношения между особями, поступает через обонятельную систему (как основную, так и дополнительную). Ее несут различные экскреты: моча, кал, вагинальный секрет, секреты специфических кожных желез. Информационную значимость этих экскретов обеспечивает их химический состав и деятельность бактериальной флоры, находящейся в специфических кожных железах, и во многом определяющей химический состав экскретов.

Рассмотрение состава летучих компонентов биологически значимых экскретов представляется нам весьма важным для понимания их специфических качеств, хотя, к сожалению, химический состав определен лишь у незначительной доли экскретов хомячков рода *Phodopus*.

Соини с соавторами (Soini et al., 2005) определил состав летучих компонентов мочи самцов и самок хомячков Кэмпбелла, джунгарского и самок хомячка Роборовского. Как у самцов, так и у самок первых двух видов идентифицировано 17 летучих компонентов сходного состава. Между самцами и самками наблюдались только количественные различия этих компонентов. У самок хомячка Роборовского состав летучих компонентов мочи отличается от таковых самок двух других видов. В частности, среди летучих компонентов этого экскрета обнаружен квиноксалин.

Был определен химический состав летучих компонентов секрета среднебрюшной железы (СБЖ) самцов джунгарского хомячка (необходимого для анализа количества секрета СБЖ от самок получить не удалось.) Показано, что в состав этого экскрета входит 48 летучих соединений, включая насыщенные спирты, насыщенные и ненасыщенные кетоны и неразветвленные карбоновые кислоты, 3-фенилпропановая кислота, гидроксиэфиры, 2-пиперидин и некоторые стероиды (Burger et al., 2001). Карбоновые кислоты идентифицированы во многих экзокринных секретах млекопитающих. Жирные кислоты ранее обнаружены в анальных железах ряда видов хищных (Albone, 1984) и у некоторых других млекопитающих. Например, в секрете припуциальных желез ондатры (*Ondatra zibethica*) содержится определенное количество непредельных, одноосновных и двухосновных $C_{12} - C_{20}$ жирных кислот (Ritter

et al., 1982). Жирные кислоты идентифицированы в вагинальном секрете женщин (Huggins, Preti, 1976) и межпальцевых железах северных оленей (*Rangifer tarandus*) (Brundin et al., 1978). В указанных выше экскретах также найдено большое количество короткоцепочечных кислот. Например, 3-фенилпропановая кислота имеется в секрете анальных мешков лис (*Vulpes vulpes*) и львов (*Panthera leo*) (Albone, Eglinton, 1974), а также в моче койотов (*Canis latrans*) (Murphy et al., 1978).

Длинноцепочечные жирные кислоты вместе с некоторым количеством короткоцепочечных жирных кислот обнаружены в секрете затылочной железы у верблюда (*Camelus bactrianus*), в секрете межпальцевых и преорбитальных желез у ряда копытных, например, лирологов бубалов (*Damaliscus dorcas dorcas*) и стенбоков (*Raphicerus melanotis*) (Burger et al., 1996).

За небольшим исключением, длинноцепочечные спирты не характерны для экскретов млекопитающих. Исключение — вагинальный секрет женщин, где присутствуют спирты C_{12} , C_{14} , C_{16} и C_{18} (Huggins, Preti, 1976). Четыре длинноцепочечных спирта C_{16} , C_{17} , C_{19} и C_{21} содержатся в секрете СБЖ джунгарского хомячка, а C_{16} и C_{21} — спирты обнаружены в секрете межпальцевых желез стенбоков и лирологов бубалов, а спирт C_{16} — в секрете преорбитальных желез стенбоков (Burger et al., 1999c).

Кетоны довольно обычны в экскретах млекопитающих, например, в моче домовых мышей (*Mus musculus*) (Jemiolo et al., 1978). Однако в СБЖ джунгарских хомячков содержится целый ряд уникальных кетонов с C_{13} до C_{23} . Только несколько из короткоцепочечных кетонов, которые имеются в секрете СБЖ джунгарского хомячка, обнаружены и у других млекопитающих. Например, 2-пентадеканон и 2-гептадеканон — в секрете перинеальных желез морских свинок и 2-пентадеканон — в секрете спинной железы спинбоков (Burger et al., 1981). Один из лактонов, обнаруженный в СБЖ джунгарского хомячка, выделен и из других экскретов животных: самцов чернохвостых оленей (*Odocoileus hemionus columbianus*), спинбоков и лирологов бубалов, некоторых других копытных (Burger et al., 1999a-c). 2-пиперидин, вещество которое определяется в секрете СБЖ джунгарского хомячка, присутствует в анальных железах целого ряда хищных (Albone et al., 1976), а также в вагинальном секрете женщин (Huggins, Preti, 1976). Кроме того, секрет СБЖ железы джунгарских хомячков содержит пять длинноцепочечных сложных эфиров. Целый ряд сложных эфиров также найден в межпальцевых и преорбитальных железах уже упомянутых выше

копытных (Burger et al., 1999a-c). Определенные в секрете СБЖ холестерин и ланостерин, возможно, входят в систему, обеспечивающую перенос и закрепление секрета на субстрате.

Анализ химического состава летучих компонентов секрета дополнительных мешочков (ДМ) специфических комплексов в углах рта также проведен только у джунгарских хомячков (самцов и самок) (Burger et al., 2001). В составе секрета определено 35 летучих соединений. Высоколетучие компоненты, такие как CO_2 , выявленные при анализе, могли попасть в секрет при дыхании животных. H_2S , триметиламин, короткоцепочечные кислоты, а также все неразветвленные, изо- и разветвленные молекулы с цепями $\text{C}_2 - \text{C}_6$, присутствующие в секрете ДМ, вероятно, придают ему неприятный запах. Смесь аналогичных летучих жирных кислот идентифицирована в секретах многих млекопитающих, например, в секретах межпальцевых желез северных оленей (Brundin et al., 1978), перинеальных желез морских свинок (Wellington et al., 1979) и в вагинальном секрете женщин (Huggins, Preti, 1976). Тот факт, что в секретах специфических кожных желез триметиламин, индол, другие амины и другие органические компоненты, а также жирные кислоты имеют микробное происхождение обсуждается многими биологами (см. Albone, 1984).

Длинноцепочечные ацетаты, которые имеются в секрете ДМ *Ph. sungorus*, достаточно редко встречаются в секретах млекопитающих. Впрочем, некоторые из этих соединений определены в секрете брюшной железы у самцов песчанок (*Meriones tristrami*), препуциальных желез домашних мышей (*Mus musculus*) (Spener et al., 1969), преорбитальной железы самцов *Ourebia ourebi* (Mo et al., 1995).

Фенол и его производные (три изомера крезола) присутствуют в секретах многих видов млекопитающих, в том числе и в секрете ДМ джунгарских хомячков. Фенол и *p*-крезол, например, имеются в вагинальном секрете женщин (Huggins, Preti, 1976); *p*-этилфенол, *p*-пропилфенол и пирокатехол — в бобровой струе *Castor fiber* (Lederer, 1949); фенол и *m*- и *p*-крезол, этилфенол и *m*- и *p*-пропилфенол — в моче старых особей африканских копытных (Madubunyi et al., 1996); фенол и *m*-крезол, *m*-этилфенол и *m*-пропилфенол — в межпальцевых железах *Damaliscus dorcas dorcas* (Burger et al., 1999b).

Фенол и фенольные производные обычно содержатся в железах, в которых должны быть созданы условия для благоприятного выживания микроорганизмов, в частности, скапливается секрет желез и/или продукты жизнедеятельности микроорганизмов. Специфические ком-

плексы в углах рта, безусловно, являются структурами с самыми благоприятными условиями для выживания бактерий.

Оксиндол и стероидные соединения присутствуют в моче детей (Voeltier et al., 1971). Ацетофенон — в моче лисиц (*Vulpes vulpes*) (Jorgenson et al., 1971), и *p*-гидроксиацетофенон — в бобровой струе (Lederer, 1949).

Гексаналь обладает сильным запахом, пороговые значения которого для человека лишь немного ниже, чем для лимонена (Ohloff, 1987). Последний воспринимается человеком, как запах грудного молока (Stafford et al., 1976). Эти соединения обнаружены также в межпальцевых и преорбитальных железах у *Damaliscus dorcas dorcas* (Burger et al., 1999b). В секрете межпальцевых желез *Damaliscus dorcas dorcas* этот альдегид ассоциирован с 9 насыщенными и ненасыщенными C_7 – C_{10} альдегидами. Источник альдегидов в секретах млекопитающих не установлен, но, скорее всего, они являются продуктами жизнедеятельности бактерий, обитающих в железах.

Неразветвленные алканы, которые определяются в секрете ДМ, обнаружены также в выделениях человека и секретах кожных желез некоторых млекопитающих. Эти соединения, как и предыдущие, вероятно, продуцируются бактериальной флорой ДМ. Два γ -лактона из секрета СБЖ самцов джунгарского хомячка отсутствуют в секрете ДМ у этого вида. 2-гидроксидецил-1-ацетат обнаружен в секрете СБЖ, а в секрете ДМ определен 2-гидроксиэйкозил-1-ацетат. Секрет СБЖ содержит 1-гидроксидецил-2-ацетат и 2-гидроксидецил-1-ацетат и их гидроксигептановые аналоги. В целом, довольно большие вариации в концентрации короткоцепочечных карбоксильных кислот могут свидетельствовать о возможном участии этого секрета в индивидуальном распознавании у этого вида, что находит свое подтверждение в наших исследованиях (см. главу 13). И хотя химический состав ДМ специфических комплексов у хомячка Кэмпбелла неизвестен, мы предполагаем, что набор его летучих компонентов близок к таковому у джунгарского хомячка.

Глава 11. Бактериальный компонент секрета специфических комплексов углов рта хомячка Кэмпбелла

Химический состав летучих компонентов дополнительных мешочков (ДМ) специфических комплексов в углах рта в большой степени обусловлен деятельностью бактериальной микрофлоры. Известно, что симбиотические микроорганизмы играют важную роль в процессе функционирования специфических кожных желез млекопитающих. Тем не менее, фундаментальных исследований по изучению видового состава микрофлоры таких желез практически не проводилось. Имеются лишь отдельные работы, содержащие сведения о составе бактериальной флоры некоторых специфических кожных желез у отдельных видов млекопитающих (Albone, Eglinton, 1974; Albone, Perry, 1976; Gorman, 1976; Соколов, Ушакова, 1986; Ушакова, Андреев, 1986; Соколов и др., 1991б; Тимошенко, Щенников, 1991; Ушакова, Шубкина, 1991; Ушакова, 2006 и др.).

Обычно в разных кожных железах существует несколько видов бактерий. Разные виды могут дополнять друг друга по биохимическим свойствам, и это позволяет сложившейся микробной ассоциации препятствовать внедрению посторонних форм. Численность микрофлоры в секретах специфических кожных желез колеблется относительно некоторого постоянного уровня, отражающего динамичное равновесие системы «организм-хозяин – кожные бактериальные ассоциации» (Ушакова, Шубкина, 1991; Ушакова, 2006). В секрете ДМ у хомячка Кэмпбелла и джунгарского обнаруживается огромное число бактерий, очевидно играющих важную роль в преобразовании накапливающегося в нем секрета.

Мы определили видовой состав и характер соотношения основных форм бактерий, присутствующих в секрете ДМ у взрослых, неразмножавшихся самцов и самок 3–5-мес. возраста (по 5 особей каждого пола). Секрет отбирали стерильной петлей и высевали «штрихом» на чашки Петри с питательной средой (см. методику по: Соколов и др., 1995; Феоктистова и др., 2004; Ушакова и др., 2004).

Выросшие бактерии выделяли в чистом виде и идентифицировали стандартными методами (Bergey's Manual., 1984, 1986). Бактерии *Microbacterium oxydans* были выявлены по культурально-морфологическим свойствам, а также на основании данных филогенетического

анализа последовательности митохондриального гена 16S рРНК и анализа состава клеточной стенки (Ушакова и др., 2004).

Для определения процентного соотношения основных видов бактерий в секрете ДМ пробы секрета отбирали стерильной петлей из ДМ животных и наносили тонким слоем на поверхность предметного стекла. Полученный мазок фиксировали в пламени спиртовки и окрашивали карболовым генцианвиолетом в течение 2–3 мин. Краситель смывали водопроводной водой и высушивали мазок на воздухе. Исследование мазка проводили при увеличении $\times 1250$, а подсчет различных видов бактерий — в 10 полях зрения микроскопа. Внешний вид мазка секрета ДМ с бактериями представлен на рисунке 11.1.

По нашим данным, в секрете ДМ у хомячка Кэмпбелла в качестве основных форм присутствуют кокки *Streptococcus faecium* и грамположительные, каталазоположительные мелкие дифтероидные палочки *Microbacterium oxydans* (рис. 11.2, А, Б). Высеивались также *Str. salivarius*, *Brevibacterium*, *Bacillus*, *Proteus*. Доминирующие формы микроорганизмов в сумме составляют 94–96% от общего числа бактерий в

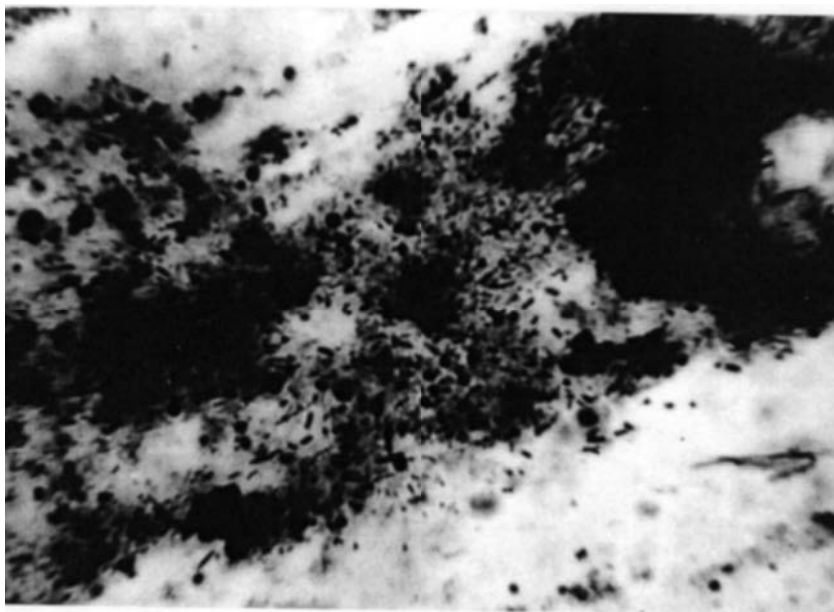


Рис. 11.1. Мазок секрета дополнительного мешочка взрослой самки *Ph. campbelli*. Видны многочисленные бактерии. Ув. $\times 1250$. Окраска карболовым генцианвиолетом.

секрете. Доля *Str. salivarius* в среднем равна 4.0–6.0%. Остальные формы присутствуют в следовых количествах, или высеваются эпизодически.

Соотношение основных форм бактерий (*Str. faecium* и *Microbacterium oxydans*) в секрете ДМ у взрослых неразмножающихся самцов и самок хомячка Кэмпбелла представлено в таблицах 11.1 и 11.2, является очень стабильным. Обращает на себя внимание некоторое преобладание (у обоих полов) *Str. faecium* над тонкими палочками *M. oxydans*.

Значение рН секрета ДМ у взрослых неразмножающихся самцов и самок хомячка Кэмпбелла составляет 7.2 (определяли при помощи индикаторной бумаги марки Lachema).

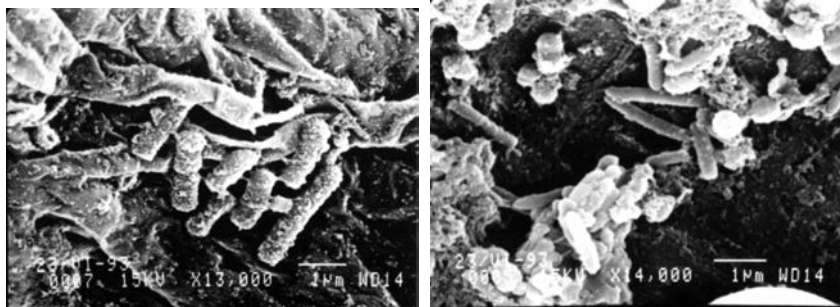
Бактерии, обнаруженные нами в секрете ДМ, могут участвовать в биосинтезе антибиотиков, незаменимых аминокислот, ферментов и витаминов. Например, *M. oxydans* продуцирует витамины группы В и, в частности, витамин В₁₂. При пересчете на сухую массу количество витамина В₁₂ в секрете составляет 0.56±0.08 мкг/г.

Благодаря деятельности бактерий секрет ДМ представляет собой вещество с высокой степенью биологической активности, оказывающее существенное влияние на протекание ряда физиологических процессов в организме.

Особый интерес вызывает вопрос о формировании бактериальной флоры ДМ в процессе постнатального онтогенеза у детенышей.

Мы наблюдали этот процесс у детенышей хомячка Кэмпбелла.

Оказалось, что в мазках секрета, полученных от 6-дн. детенышей уже присутствуют все виды бактерий, характерные для взрослых особей, однако соотношение их иное (табл. 11.1; 11.2).



А

Б

Рис. 11.2. Палочковидные бактерии (А, Б) дополнительного мешочка угла рта (ДМ) *Ph. campbelli*.

Определяющими формами бактерий в секрете ДМ 6-дн. детенышей являются, как и у взрослых особей, кокки (*Streptococcus faecium*) и тонкие палочки *Microbacterium oxydans*. В сумме эти формы образуют около 66% от общего количества микроорганизмов в секрете: *Str. faecium* — в среднем 31% и *M. oxydans* — 35%. В этом возрасте в секрете существенное количество составляют *Brevibacterium* — 16% и крупные кокки *Streptococcus salivarius* — 9% (от общего числа бактерий). Хотя, в целом, бактерий в секрете еще немного.

Однако уже к 10-дн. возрасту абсолютное количество бактерий в секрете значительно увеличивается, и их соотношение меняется. По-прежнему, основными формами остаются *Str. faecium* и *M. oxydans*, но стрептококки составляют уже 47.5 %, а палочки — 27.5 % от общего числа бактерий, что, соответственно, выше и ниже аналогичных значений, наблюдавшихся у детенышей 6-дн. возраста. В сумме указанные формы бактерий образуют около 75% от общего числа бактерий исследуемого секрета. В этом возрасте относительное количество *Brevibacterium* остается таким же, как и в возрасте 6 дней (около 15%), а доля *Str. salivarius* снижается до 5.5%.

К 15-дн. возрасту в секрете ДМ бактерий становится заметно больше. *Str. faecium* и *M. oxydans* в сумме составляют около 89% (84% — у детенышей-самцов и 94% — у детенышей-самок) всей бактериальной флоры. При этом соотношение основных форм бактерий в секрете следующее: 64% — *Str. faecium* (что достоверно, $P < 0.05$, выше такового у детенышей 10-дн. возраста) и около 25% приходится на долю *M. oxydans*. Доля *Brevibacterium* к этому времени снижается. Они составляют около 3% общего числа бактерий в секрете, и около 10% приходится на долю крупных кокков *Str. salivarius*.

В возрасте 20 дн. доля основных форм бактерий в секрете также составляет около 89%. При этом, доля *Str. faecium* несколько снижается по сравнению с 15-дн. возрастом, составляя 47%, а доля *M. oxydans* возрастает до 42%, что сходно со значениями, отмеченными для взрослых особей хомячка Кэмпбелла. Доля *Brevibacterium* становится совсем незначительной (0.5%), а доля *Str. salivarius* остается неизменной — около 10% от общего числа бактерий в секрете.

В 25-дн. возрасте, как и в 30-дн., в бактериальной композиции секрета ДМ и в соотношении бактерий в секрете не отмечается практически никаких изменений по сравнению с 20-дн. возрастом.

Необходимо подчеркнуть, что в секрете ДМ у хомячков Кэмпбелла композиция бактериальной флоры окончательно складывается к 20-дн.

Таблица 11.1. Относительное количество бактерий в секрете ДМ у самцов хомячка Кэмпбелла разного возраста и репродуктивного состояния (% от общей бактериальной композиции)

Возраст (дни), репродуктив- ное состояние животных	Формы бактерий			
	основные формы		минорные формы	
	<i>Str.</i> <i>faecium</i>	<i>Microbacterium</i> <i>oxydans</i>	<i>Brevi-</i> <i>bacterium</i>	<i>Str.</i> <i>salivarius</i>
6	29.0±7.0	38.0±9.0	20.0±7.0	8.0±3.0
10	48.0±7.0	29.0±7.0	16.0±5.0	5.0±1.0
15	63.0±2.0	21.0±2.0	4.0±1.0	12.0±1.0
20	46.0±5.0	44.0±5.0	0.5±0.06	8.0±2.0
25	47.0±6.0	49.0±6.0	0.5±0.07	4.0±1.0
30	52.0±2.0	41.0±3.0	0.8±0.03	6.0±0.1
Взрослые, не имевшие выводков	51.0±1.0	45.0±2.0	0	3.0±1.0
Взрослые, имевшие выводки	44.0±3.0	50.0±2.0	0	3.0±1.0

возрасту детенышей, т.е. к тому моменту, когда они полностью переходят к самостоятельному питанию и становятся независимыми от матери, так как она, как правило, уходит из гнезда для рождения следующего выводка. Кроме того, в композиции бактериальной флоры и в соотношении основных форм бактерий в секрете ДМ ни в одной из возрастных групп не отмечается половых различий.

В секрете ДМ у взрослых размножающихся самцов и самок хомячка Кэмпбелла обнаруживаются те же формы бактерий, что и у неразмножающихся особей того же возраста и пола, однако в ином соотношении. Так, если у неразмножающихся животных обоих полов в секрете ДМ *Str. faecium* преобладают над *M. oxydans*, то у взрослых размножающихся особей того же возраста наблюдается преобладание *Microbacterium oxydans* над *Str. faecium*. Причем, если у размножающихся самцов это явление можно отметить только как тенденцию ($P > 0.05$), то у лактирующих самок доля палочек достоверно выше, а кокков — достоверно ниже, ($P < 0.05$). Доля, которую минорный компонент флоры, *Str. salivarius*, составляет в общем числе бактерий в секрете ДМ не зависит ни от пола, ни от репродуктивного состояния животных и равна примерно 4%.

Таблица 11.2. Относительное количество бактерий в секрете ДМ у самок хомячка Кэмпбелла разного возраста и репродуктивного состояния (% от общей бактериальной композиции)

Возраст (дни), репродуктив- ное состояни- е животных	Формы бактерий			
	основные формы		минорные формы	
	<i>Str.</i> <i>faesium</i>	<i>Microbacterium</i> <i>oxydans</i>	<i>Brevi-</i> <i>bacterium</i>	<i>Str.</i> <i>salivarius</i>
6	33.0±12.0	32.0±11.0	12.0±8.0	10.0±3.0
10	47.0±9.0	26.0±6.0	14.0±5.0	6.0±2.0
15	65.0±3.0	29.0±8.0	4.0±1.0	10.0±1.0
20	48.0±3.0	40.0±5.0	0.5±0.1	11.0±3.0
25	52.0±3.0	43.0±3.0	0.9±0.2	4.0±0.7
30	44.0±2.0	48.0±3.0	0.8±0.2	6.0±1.0
Взрослые, не имевшие выводков	54.0±0.9	41.0±2.0	0	5.0±0.2
Взрослые, имевшие выводки	42.0±3.0*	52.0±3.0*	0	5.0±0.3

* — достоверность отличий от непосредственного вышеприведенного значения ($P < 0.05$).

Показатель pH секрета у взрослых размножающихся самцов хомячка Кэмпбелла равен 7.2–7.4, что не отличается от значений, отмеченных для неразмножающихся взрослых особей обоих полов. У взрослых же лактирующих самок pH секрета ДМ немного уменьшается и достигает 6.8.

Полученные нами результаты свидетельствуют о явной зависимости соотношения бактерий в секрете ДМ от репродуктивного состояния самок. У лактирующих самок изменяется соотношение основных форм бактерий в секрете ДМ и pH секрета. Такие изменения, вероятнее всего, отражают потребности лактирующей самки и ее детенышей в секрете соответствующего бактериального состава, т.е. с увеличенным количеством *M. oxydans* — бактерий, которые обладают пробиотическими свойствами.

Наличие пробиотических свойств бактерий *M. oxydans* доказано на золотистом хомячке (*Mesocricetus auratus*), также, как и хомячки рода *Phodopus*, относящемуся к п/сем. Cricetinae (Ушакова и др., 2004).

Штамм бактерий *Microbacterium oxydans* (Хо-17) обладает выраженными пробиотическими свойствами, что подтверждает: 1) достоверное увеличение массы тела золотистых хомячков из подопытной группы, получавших перорально суспензию живых бактерий, по сравнению с контрольными животными; 2) повышение иммунного статуса подопытных животных по сравнению с контрольными, что доказывают и достоверно более высокие значения абсолютной и относительной массы тимуса у самцов (табл. 11.3; 11.4).

Состояние иммунной системы оценивали по содержанию основных классов сывороточных иммуноглобулинов — Ig A, Ig M, Ig G методом радиальной иммунодиффузии по Манчини, а также по Лоури после хроматографического разделения на колонке с ДЭ-52 — целлюлозой. Пролиферативную активность лимфоидных клеток оценивали в реакции бластотрансформации лимфоцитов (РБТЛ) по включению в ДНК клеток ³H-тимидина. При высеве клеток для роста в среду добавляли (или нет) антигены: специфический антиген Б в разведении 1:10–100 (АГ) и неспецифический — конканавалин А (КонА) (5–10 мкг/мл) или фитогемагглютинин (ФГА) (0.5 мкл/мл) (подробнее см. Ушакова и др., 2004).

Таблица 11.3. Абсолютная масса тела (г) и внутренних органов (мг) самцов и самок *Mesocricetus auratus* при введении им *per os* суспензии живых клеток штамма *Microbacterium oxydans*

Тело, орган	Абсолютная масса тела и органов			
	контроль		опыт	
	самцы (n = 14)	самки (n = 11)	самцы (n = 9)	самки (n = 9)
Тело	44.4±1.8	44.2±2.6	58.9±1.8*	62.2±1.6*
Матка		91.0±13.2		151.3±13.2*
Яичник		8.8±0.7		14.0±0.8*
Семенник	303.4±19.5		424.3±10.4*	
Эпидидимис	18.4±1.5		26.6±1.6	
Селезенка	77.6±5.3	70.4±5.1	108.8±4.2*	119.0±4.5*
Надпочечник	3.3±0.3	3.2±0.3	3.9±0.3	4.4±0.2
Тимус	48.2±3.2	50.7±4.9	75.7±6.0*	71.7±6.7*

* — P < 0.05 по сравнению с контрольной группой соответствующего пола.

Таблица 11.4. Относительная масса (к массе тела, мг\г) внутренних органов самцов и самок *Mesocricetus auratus* при введении им *per os* суспензии живых клеток штамма *Microbacterium oxydans*

Орган	Относительная масса органов			
	контроль		опыт	
	самцы (n = 14)	самки (n = 11)	самцы (n = 9)	самки (n = 9)
Матка		1.9±0.2		2.4±0.2
Яичник		0.2±0.008		0.2±0.05
Семенник	6.7±0.3		7.2±0.2	
Эпидидимис	0.4±0.02		0.4±0.02	
Селезенка	1.6±0.1	1.5±0.1	1.8±0.07	1.9±0.06
Надпочечник	0.07±0.001	0.07±0.007	0.06±0.005	0.07±0.005
Тимус	1.02±0.05	1.10±0.07	1.30±0.07*	1.10±0.01

* — P < 0.05 по сравнению с контрольной группой соответствующего пола.

Таблица 11.5. Состояние пролиферативной активности спленоцитов по результатам РБТЛ у сирийских хомяков (*Mesocricetus auratus*)

Группа	(n)	Спонтанная РБТЛ, ×10 ³ имп/м	Ответ спленоцитов на воздействие, численное значение (индекс стимуляции)			
			ФГА	КонА	специфический антиген Б	инактивированная герпетическая поливакцина
Контроль	10	1.00±0.26	16.31±2.76	22.75±2.54	0.57±0.20	0.87±0.02
Опыт	8	1.22±0.20	16.13±2.22	36.71±1.58	2.77±0.10	0.98±0.02

Изучение состояния иммунитета показало статистически достоверное повышение уровня Ig G в 5 раз (P < 0.05): у подопытных сирийских хомячков — 65.8 г/л, а в контрольной группе — 12.6 г/л. Почти в 2 раза увеличилось содержание Ig A: 16.0 г/л — у подопытных животных и 8.3 г/л — у контрольных. Статистически значимой разницы в уровне Ig M выявлено не было (7.8 г/л — у опытных и 6.7 г/л — у контрольных хомячков, P > 0.05). При исследовании пролиферативной

активности спленоцитов и ответа спленоцитов на воздействие ФГА у животных опытной группы статистически достоверной разницы в показателях спонтанной бластотрансформации по сравнению с контрольной группой выявлено не было, $P > 0.01$ (табл. 11.5). При изучении способности спленоцитов подопытных хомячков отвечать на воздействие КонА отмечено повышение их активности почти в 1.5 раза по сравнению с аналогичным показателем контрольных животных. Специфическая антигензависимая пролиферативная способность спленоцитов хомячков из опытной группы также существенно превышала степень сенсibilизированности к бактериальному антигену хомячков контрольной группы. Результаты свидетельствовали об активизации гуморального и клеточного звеньев иммунитета, что коррелировало с морфометрическими показателями внутренних органов.

Наши исследования подтвердили, что бактерия *Microbacterium oxydans*, входящая как одна из основных составляющих в бактериальный состав секрета специфических железистых комплексов у хомячков Кэмпбелла, обладает ярко выраженными пробиотическими свойствами и может быть использована в дальнейшем как основа для создания пробиотических препаратов для животных со смешанным типом питания.

Основываясь на физиолого-биохимических свойствах изучаемого штамма, можно утверждать, что он оказывает положительное влияние на рост и развитие своего хозяина — хомячка Кэмпбелла, участвуя, по крайней мере, в обеспечении его витаминами группы В, а возможно, и незаменимыми аминокислотами. Выделенный микроорганизм способен выступать также в качестве пробиотика для сирийского хомяка относящегося к тому же подсемейству, стимулируя его соматический рост, половое развитие, а также иммунитет. Эти данные свидетельствуют о важной физиологической роли микробного ценоза секретов кожных желез животных и о потенциальной возможности обнаружения эффективных пробиотиков не только в кишечном тракте, но и в специфических структурных образованиях кожного покрова.

Глава 12. Своеобразные функции секретов специфических кожных желез

12.1. Значение секрета дополнительных мешочков в углах рта для организма взрослых особей хомячка Кэмпбелла

Специфические железистые комплексы расположены в углах рта хомячков таким образом, что их секрет (содержимое дополнительных мешочков — ДМ) может попадать в пищеварительный тракт и участвовать в регуляции ряда физиологических процессов в организме. Для проверки этого нами проведены исследования по определению ряда физиологических и морфометрических показателей у взрослых особей хомячка Кэмпбелла с удаленными ДМ. В опыте было использовано 22 самца *Ph. campbelli* со сходными значениями массы тела (29.1 ± 1.2 г), в возрасте около 1.5 мес. к моменту проведения операции.

ДМ в устье защечных мешков удаляли оперативно под слабым эфирным наркозом. Животные успешно переносили операцию и начинали питаться практически сразу после ее проведения (Соколов, Феоктистова, Мещерский, 1993; Феоктистова, 1994; Соколов, Феоктистова, Нестерова, 1996).

С целью выяснения возможного влияния на жизнедеятельность организма самого оперативного вмешательства, были проведены наблюдения за 8 ложнооперированными животными того же возраста и пола, что и оперированные. Их средняя масса тела к моменту операции составляла 29.4 ± 1.4 г. Ложная операция состояла в удалении кусочка верхней губы, примыкающего и равного по объему ДМ; при этом сам мешочек оставался нетронутым.

При удалении ДМ животные лишались возможности получать секрет, формирующийся непосредственно в нем, но примыкающее к мешочку секреторное поле оставалось нетронутым, и секрет, вырабатываемый его гипертрофированными сальными железами, продолжал поступать в организм. Однако секрет желез поля является лишь одним из компонентов содержащегося в ДМ активного вещества.

После проведения операции у животных контролировали общее состояние, отмечали больных и погибающих особей, а также проводили взвешивание.

С 67 по 74 сут. после проведения операции у подопытных и контрольных (ложно оперированных) особей определяли уровень энергии

тической ценности и химический состав предпочитаемого корма. Для этого хомячкам предлагали в неограниченном количестве смесь из трех видов воздушно-сухих (содержание влаги 6–11%) кормов с различным соотношением основных классов питательных веществ: очищенные семена проса (преобладание углеводов), семена подсолнечника (преобладание липидов) и сухой творог (преобладание белка). В качестве источника влаги животные получали листья капусты, содержащие более 90% свободной воды.

Животных переводили на указанную диету за 15 сут. до определения суточного уровня потребления каждого из четырех предлагаемых видов корма, а также количества выделяемого кала.

Образцы предлагаемых кормов были проанализированы на содержание свободной воды, белка (азотметрическим методом), жира, минеральных веществ, клетчатки и перевариваемых углеводов (безазотистых экстрактивных веществ, БЭВ). (Анализ проведен в специализированной агрохимической лаборатории ВИМ РАСХН, Москва.)

По результатам этого анализа с учетом констант (по: Даргольц, 1973) проведена оценка энергетической ценности рациона. В качестве контрольного показателя использовали коэффициенты переваримости сухого вещества корма.

На 127-е сутки после операции определяли количество потребляемого кислорода. Использовали манометрический метод (по: Калабухов, 1951). В качестве поглотителя использовали КОН. Определение проводили с 60-минутным интервалом, спустя 1 ч после помещения хомячка в измерительную камеру. Так как оценивался уровень энергетического обмена, характерный для животных в условиях лабораторного содержания, измерения проводили при комнатной температуре (20 ± 2 °C), без предварительного лишения их доступа к корму, в течение 2–6 ч «темной» фазы суток.

На 130-е сутки после операции выживших особей взвешивали, усыпляли эфиром, после чего декапитировали, собирая периферическую кровь для анализа.

Забор крови у особей, оказавшихся на грани гибели в различные сроки после операции, проводили аналогичным путем: давали эфирный наркоз и затем декапитировали животных с еще бьющимся сердцем и нормальным дыханием, но уже не способных к активному передвижению, с нарушенной терморегуляцией (развивающаяся гипотермия).

Полученные для экспериментальных животных результаты сравнивали с контролем (ложнооперированные особи) и с данными, полу-

ченными для 50 интактных особей (самцов и самок) хомячка Кэмпбелла.

В образцах крови — подсчитывали количества эритроцитов и лейкоцитов в камере Горяева (Клиническая лабораторная диагностика..., 1985).

После взятия образцов периферической крови животных вскрывали и определяли массу ряда внутренних органов (семенника, эпидидимиса, тимуса, надпочечника и селезенки), а также среднебрюшной железы (СБЖ), взвешивая их с точностью до 0.1 мг. Образцы (объемом 0.5 см³) слюнных и поджелудочной желез, а также желудка, двенадцатиперстной и слепой кишок с содержимым фиксировали в глицерине для биохимического анализа. Определяли протеолитическую, амилолитическую и целлюлозолитическую активности в указанных отделах пищеварительного тракта, а также — ферментативную активность ДМ по содержанию, собранному при операции у шести взрослых самцов хомячка Кэмпбелла.

О протеолитической активности судили по степени гидролиза 1% раствора казеина по методу Куница в модификации Ласковского (Laskowsky, 1955). Ее выражали в миллиэквивалентах тирозина, измеряемого после гидролиза на спектрофотометре (СФ-40) при длине волны 280 мкм, и обозначали как «п.е. в мин».

Амилолитическую активность определяли по методу Уголева (Давлетова, 1986) на 0.5% растворе крахмала в физиологическом растворе. Йодистое окрашивание свободного крахмала измеряли при длине волны 656 мкм. Амилолитическую активность (мг крахмала мин, или а.е.) рассчитывали по формуле

$$(1.25 - C) \times n/t,$$

где n — степень разведения, t — время, мин, C — опыт × (1.25/контроль).

Целлюлазную активность определяли вискозиметрическим методом на вискозиметре Оствальда (Клесов и др., 1980) и выражали в ед. на мл (ед./мл) раствора. В качестве субстрата использовали натриевую соль карбоксиметацеллюлозы.

У живых животных (до эфирного наркоза) собирали образцы экскрементов для бактериологического анализа. Мазок свежевыделенного кала наносили на предметное стекло при помощи стерильного одноразового наконечника для автоматической пипетки, фиксировали в пламени спиртовки и в течение 3 мин окрашивали генцианвиолетом. Краску смывали проточной водой, мазок высушивали на воздухе и исследо-

вали под микроскопом при увеличении $\times 1250$. При этом оценивалось общее количество бактерий и определялось соотношение преобладающих форм (палочек и кокков) в пяти полях зрения микроскопа. Определение видовой принадлежности бактерий, входящих в состав кишечной флоры хомячков, не проводилось.

В течение первых 68 сут. после удаления ДМ у 41% животных в различные сроки развивается состояние, приводящее их на грань гибели. У них отмечалась существенная потеря массы тела (в среднем около 22% от начальной величины), потускнение шерсти и выпадение волос. В течение 1–2 сут. у таких особей развивалась следующая картина: отказ от пищи, неподвижность, затрудненное дыхание, гипотермия и залипание глазной щели. Таких особей забивали для получения образцов крови и морфометрического анализа внутренних органов. Вскрытие показало пожелтение внутренних органов и особенно селезенки. Результаты морфометрического анализа внутренних органов, анализа периферической крови и бактериального состава экскрементов у этих животных, объединенных в группу «А», представлены в таблицах 12.1 и 12.2.

В то же время 59% животных после оперативного удаления ДМ продолжали набирать массу, как и особи из контрольной группы. На 67-е сутки после операции среднее значение массы тела у этих животных составило 33.9 ± 1.7 г, около 117% от начальной величины. Эти животные были объединены в группу «В».

В контрольной группе среднее значение массы тела на 67-е сутки после проведения ложной операций равнялось 32.9 ± 1.3 г или около 112% от начальной величины.

На 130-е сутки после проведения операции среднее значение массы тела животных из группы «В» достигло 34.5 ± 1.8 г (118% от начальной величины), в контрольной, соответственно, — 33.4 ± 1.3 г и 113%.

Результаты опыта по определению характера питания, выполненного на 67-е сутки после оперативного вмешательства в группе «В», показали, что животные с удаленными ДМ потребляли преимущественно углеводного корма (проса) в 1.4 раза меньше ($P < 0.05$), а семян подсолнечника с высоким содержанием жира — в 1.3 раза больше ($P < 0.05$), чем ложнооперированные особи. Потребление преимущественно белкового корма (творога) и влажного (капусты) практически не отличалось. Также были сходны в опытной и контрольной группах значения общей энергетической ценности потребляемого корма (19.1 ± 0.1 кДж/г-сут в обоих случаях) и коэффициент переваримости сухого ве-

щества корма ($93.9 \pm 0.4\%$ — в опытной и $94.3 \pm 0.2\%$ — в контрольной группах).

Опыты по прямому определению количества потребляемого кислорода показали отсутствие достоверных отличий в уровне энергетического обмена: 3.53 ± 0.21 мл O_2 /г-час для животных с удаленными ДМ и 3.30 ± 0.23 мл O_2 /г-ч — для ложнооперированных хомячков.

Суммарное количество поступающей в организм свободной воды было близким (около 70 мг/г-сут в опыте и 60 мг/г-сут в контроле). Однако в связи с трудностями учета процессов испарения из влажного корма, точная оценка по данному параметру не проводилась.

Предпочтение кормов с определенными составом приводило, соответственно, к отличиям в биохимическом составе рациона в целом: у животных с удаленными ДМ доля липидных компонентов в пище составила $38.8 \pm 1.7\%$, а в контроле — $31.2 \pm 2.1\%$, $P < 0.05\%$; доля БЭВ — $32.7 \pm 2.3\%$ в опыте против $40.5 \pm 2.4\%$ в контроле ($P < 0.05$). Доля белковых компонентов была сходной в обоих случаях — $26.4 \pm 1.2\%$ в опыте и $26.1 \pm 1.1\%$ в контроле.

Результаты морфометрического анализа органов у животных групп «А» и «В» и интактных особей (табл. 12.1; 12.2) показывают отсутствие достоверных различий в абсолютных и относительных значениях массы каудального отдела эпидидимиса, СБЖ и селезенки. Не найдены достоверные различия и в значениях абсолютной массы семенника. Однако относительный вес семенника у погибающих прооперированных животных (группа «А») достоверно выше, чем в контроле ($P < 0.05$). Это обстоятельство, скорее всего, связано с существенным снижением массы тела этих животных.

В то же время значения абсолютной и относительной массы надпочечника (взят правый надпочечник) в трех анализируемых группах существенно различались (табл. 12.1; 12.2). У оперированных животных группы «В» масса этой эндокринной железы достоверно выше, чем в контроле ($P < 0.01$ для абсолютных и $P < 0.05$ для относительных значений). Еще выше оказались значения этого показателя у прооперированных животных группы «А» ($P < 0.001$ по сравнению как с контролем, так и с группой «В», для значений как абсолютной, так и относительной массы органа).

В образцах крови количество эритроцитов составляло у оперированных животных группы «А» — 7.2 ± 0.5 млн/мкл, группы «В» — 8.7 ± 0.3 млн/мкл, в контрольной группе животных — 8.4 ± 0.3 млн/мкл, т.е. у погибающих животных (группа «А») этот показатель дос-

Таблица 12.1. Абсолютная масса тела (г) и органов (мг) у оперированных, теряющих в весе (группа А) и набирающих вес (группа В), а также ложнооперированных (контрольная группа) взрослых самцов хомячка Кэмпбелла ($X \pm S_x$)

Тело и орган	Оперированные животные		Ложнооперированные животные
	группа А (n=9)	группа В (n=10)	контрольная группа (n=8)
Тело	xxx 22.6±1.6 xxx	33.2±1.5	33.4±1.3
Семенник	646.0±61.8	655.5±81.8	654.1±57.9
Эпидидимис	x 48.5±13.4	77.1±8.9	71.1±10.2
Селезенка	32.0±3.3	41.8±3.5	45.0±4.4
СБЖ	33.0±5.0	47.8±4.8	39.7±6.8
Надпочечник	xxx 4.6±0.3 xxx	3.4±0.2 xxx	2.6±0.2

x, xx, xxx (сверху) — достоверность отличий от контрольной группы ($P < 0.05$; 0.01; 0.001, соответственно).

x; xx; xxx (снизу) — достоверность отличий от значений группы В ($P < 0.05$; 0.01; 0.001, соответственно).

товерно ниже ($P < 0.05$), чем у особей из группы «В» и контрольной. Два последних значения не отличаются достоверно от величин, полученных нами для интактных самцов и самок (по 25 особей) хомячка Кэмпбелла в возрасте 1 мес. (8.3 ± 0.2 млн/мкл). Они, в целом, соответствуют значениям, отмеченным для сирийского хомячка (*Mesocricetus auratus*) (Лабораторные животные..., 1983).

Количество лейкоцитов у хомячков с удаленными ДМ (как в группе «А», так и «В») достоверно ниже, чем в контрольной группе: группа «А» — 1.9 ± 0.2 тыс./мкл, ($P < 0.001$, по сравнению как с контрольной группой, и с группой «В»); группа «В» — 3.1 ± 0.2 тыс./мкл ($P < 0.001$); и в контроле — 4.4 ± 0.3 тыс./мкл. Количество лейкоцитов у ложнооперированных животных соответствовало таковому у 50 интактных особей того же вида (4.0 ± 0.3 тыс./мкл). В то же время это значение ниже, чем у

золотистого хомяка, и сопоставимо с величиной аналогичных показателей для разных видов полевок (Лабораторные животные..., 1983).

Результаты анализа бактериальной флоры в помёте животных показали, что у ложноперированных животных среднее количество бактерий в мазках составляет 76.0 ± 8.6 ед. на 0.005 мм^2 площади мазка при примерно равном соотношении палочек и кокков. У прооперированных животных группы «В» количество бактерий достоверно выше (175.6 ± 6.7 ед. на 0.005 мм^2 ($P < 0.001$)). Другим является и соотношение основных компонентов бактериальной флоры: кокки составляют всего около 19% и, соответственно, преобладают палочки. У прооперированных животных этой группы в мазках кала выявлено значительное количество лейкоцитов, а также простейших (*Trichomonas*). В мазках помёта ложноперированных животных лейкоциты не найдены, а простейшие единичны (1–2 на 10 полей зрения).

У животных группы «А» перед гибелью резко снижено число бактерий в помёте до — 21.3 ± 0.9 ед. на 0.005 мм^2 . Основу флоры при этом, как и в группе «В», составляют палочки.

Таблица 12.2. Относительная масса органов (к массе тела, мг/г) у взрослых самцов хомячка Кэмпбелла с удаленными дополнительными мешочками: группы А, В и контрольная группа — ложноперированных ($X \pm S_x$)

Орган	Оперированные животные		Ложноперированные животные
	группа А ($n=9$)	группа В ($n=10$)	контрольная группа ($n=8$)
Семенник	x 29.3 ± 1.4 x	19.5 ± 1.4	19.1 ± 1.9
Эпидидимис	2.1 ± 0.5	2.3 ± 0.2	2.1 ± 0.2
Селезенка	1.4 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.4 ± 0.2
Среднебрюшная железа	1.5 ± 0.3	1.3 ± 0.1	1.2 ± 0.2
Надпочечник	xxx 0.23 ± 0.03 xxx	x 0.106 ± 0.009 xxx	0.078 ± 0.005

Обозначения как в табл. 12.1.

Результаты биохимического анализа секрета ДМ показали высокий уровень активности протеолитических ферментов в этих структурах — 1.5 ± 0.4 п.е., что сопоставимо с таковым в желудке (1.6 ± 0.1 п.е.), а также наличие амилолитической активности (0.18 ± 0.01 ед). Целлюлазной активности в секрете ДМ обнаружено не было.

Биохимический анализ ряда отделов пищеварительного тракта у прооперированных (группа «В») и ложнооперированных (контроль) хомячков выявил существенные отличия в уровне активности протеиназ и амилаз между этими группами (табл. 12.3). У прооперированных особой достоверно более низкий уровень амилолитической активности в слюнных железах и в желудке по сравнению с контрольными животными ($P < 0.001$). В то же время у них активность этих ферментов в поджелудочной железе выше ($P < 0.001$) (табл. 12.3), возможно из-за компенсаторных механизмов.

Уровень протеолитической активности у оперированных животных несколько снижался в слюнных железах и в поджелудочной железе (табл. 12.3), что не было статистически достоверным по отношению к контролю.

Целлюлазная активность была обнаружена только в слепой кишке (12.4 ± 2.6 ед.).

Полученные результаты дают основания предположить, что удаление ДМ и лишение взрослых животных секрета этих структур приводит к резко негативным последствиям. Оперированные животные делятся по характеру ответа на неустойчивых — не справляющихся с создавшейся ситуацией, приводящей к их гибели, и устойчивых, у которых, очевидно, за счет наличия и/или большего совершенства компенсаторных механизмов, происходит нормализация физиологических процессов и при отсутствии секрета ДМ. Но при этом у всех прооперированных животных отмечается ряд серьезных нарушений, прежде всего, явный дисбактериоз. Это доказывает, что секрет ДМ положительно влияет на состав кишечной флоры, оказывая нормализующее действие на пищеварение.

Оперативное удаление ДМ приводит так же к снижению количества лейкоцитов в крови, что, по-видимому, объясняется угнетением работы кроветворных органов и понижением резистентности организма. Пожелтение внутренних органов и особенно селезенки у погибающих зверьков, подтверждает нарушение работы кроветворной системы. Обнаружение в составе секрета ДМ значительного количества ферментов-протеиназ, а в бактериальной флоре — форм, продуциру-

Таблица 12.3. Активность пищеварительных ферментов (амилаз и протеаз, а.е.) в различных отделах желудочно-кишечного тракта у взрослых самцов хомячка Кэмпбелла с удаленными дополнительными мешочками и интактных ($X \pm S_x$)

Отделы ЖКТ	Оперированные животные	Ложнооперированные животные
Уровень активности амилаз		
Слюнные железы	xxx 0.08±0.001 x	0.92±0.04
Поджелудочная железа	xxx 1.4±0.03	0.73±0.14
Двенадцатиперстная кишка	1.3±0.03	0.94±0.2
Желудок	xx 0.7±0.26	2.8±0.1
Слепая кишка	0.46±0.03	0.71±0.15
Уровень активности протеиназ		
Слюнные железы	0.66±0.4	1.75±0.5
Поджелудочная железа	2.30±0.4	4.20±0.9
Двенадцатиперстная кишка	2.1±0.4	1.7±0.2
Желудок	2.1±0.8	1.6±0.1
Слепая кишка	3.6±0.5	3.1±0.5

x, xx, xxx (сверху) — достоверность отличий от контрольной группы ($P < 0.05$; 0.01; 0.001, соответственно)

x; xx; xxx (снизу) — достоверность отличий от значений группы В ($P < 0.05$; 0.01; 0.001, соответственно).

ющих витамины (в частности группы В), играющих крайне важную роль в процессах кроветворения, свидетельствуют в пользу предположения о возможном участии секрета ДМ в поддержании резистентности организма. С этим предположением хорошо согласуется также факт достоверного возрастания веса надпочечников у оперированных животных, что может быть следствием снижения общей сопротивляемости организма, как интенсивного фактора стресса.

Лишение хомячков возможности получать секрет ДМ ведет к существенному снижению доли углеводов в составе предпочитаемого

корма, что предполагает необходимость секрета ДМ для процессов переваривания и/или усвоения углеводных компонентов пищи. В пользу такого предположения свидетельствует и факт наличия в ДМ достаточно высокой протеолитической и амилалитической активности. Лишение животных возможности получать секрет ДМ ведет и к явному нарушению ферментативной активности в некоторых отделах пищеварительного тракта и, в частности, к достоверному снижению амилалитической активности в слюнных железах и желудке, что особенно хорошо согласуется со снижением уровня потребления углеводных кормов.

С этой точки зрения весьма интересно отсутствие специфических комплексов в углах рта у близкородственного вида — хомячка Роборовского (*Ph. roborovskii*), который экологически значительно меньше связан с потреблением кормов растительного происхождения (Мещерский, 1992а, б).

Хомячки Кэмпбелла, происходящие из западных, значительно более сухих и холодных участков ареала (Тува, «Западная» группа), характеризуются достоверно меньшей массой ДМ (4.4 ± 0.4 мг, $n=13$, особи в возрасте 1 мес.), чем особи того же возраста, из Восточной Монголии («Восточная группа») (7.4 ± 0.7 мг, $n=10$, $P < 0.001$). При этом, доля углеводных компонентов в предпочитаемом корме у хомячков Кэмпбелла из Тувы (30%, по: Мещерский, 1992) близка к значению, отмеченному в ходе наших экспериментов с животными из Восточной Монголии, лишенными ДМ оперативным путем. В то же время значение, полученное для независимой выборки интактных хомячков, происшедших из того же участка ареала — 37% углеводов в составе предпочитаемого корма (Мещерский, 1992а) — сходно с таковым у контрольной группы животных и в нашем эксперименте (Феоктистова, 1994б).

Масса ДМ (6.1 ± 0.6 мг, $n=10$) и доля углеводных компонентов в предпочитаемом корме (43% у джунгарского хомячка) близки к значениям, отмеченным для хомячка Кэмпбелла из Восточной Монголии и достоверно ($P < 0.05$) отличались от приведенных выше значений, характеризующих представителей *Ph. campbelli* из Тувы (относящихся к «Западной» группе). Сходство климатических характеристик Казахстана и Северо-Восточной Монголии при резком отличии в климате северо-западных районов Монголии (Климатический справочник..., 1974; Основные данные..., 1976) вполне могут обуславливать различия в доле кормов растительного происхождения в рационе обитающих там хо-

мячков. При допущении, что функционирование специфических комплексов в углах рта оказывает, помимо других воздействий на организм, влияние на усвоение углеводных компонентов пищи, различия в массе ДМ у животных, обитающих на этих территориях, получают вполне удовлетворительное объяснение.

12.2. Влияние секрета дополнительных мешочков в углах рта на рост и развитие детенышей хомячка Кэмпбелла

Результаты экспериментов, выполненных на взрослых особях хомячка Кэмпбелла, доказывают существенную роль содержимого ДМ в регуляции ряда жизненно важных процессов в организме, таких, как пищеварение, иммунитет и гормональный статус. Функциональная роль содержимого ДМ ярче проявляется у детенышей хомячков в возрасте формирования основных жизненно важных механизмов (Васильева, Феоктистова, 1993; Феоктистова, 1994; Феоктистова и др., 2004). У хомячков Кэмпбелла все наиболее важные системы органов, в том числе пищеварительная, иммунная и гормональная окончательно формируются к концу первого месяца жизни, в период наиболее активного роста (Мейер, 1967; Ross, Cameron, 1989; Ross, 1995). Если даже у взрослых животных мы отмечаем дисбактериоз после оперативного удаления ДМ, то очевидно, что у детенышей, в организме которых состав кишечной микрофлоры проходит стадию становления, воздействие подобного рода может оказаться еще более значимым. То же касается и явлений авитаминоза различной этиологии.

Неоспоримое влияние содержимого ДМ на процессы пищеварения подтверждается тем, что начало активного функционирования специфических комплексов в углах рта приходится у хомячков Кэмпбелла на 6–7 день постнатального онтогенеза, опережая на 1–2 дня начало употребления детенышами твердых кормов, т.е. перед переходом с питания только молоком матери на смешанное. Активность специфических комплексов в углах рта (СЖК) возрастает и у лактирующих самок (см. главу 9), что служит компенсаторным механизмом, обеспечивающим потребности в секрете как лактирующих самок, так и их детёнышей, у которых секреторная активность СБЖ в этом возрасте еще относительно невысока. Показатели активности СБЖ начинают полностью соответствовать значениям, характерным для взрослого организма только к 20-дн. возрасту. К этому же времени в основном заканчивается

и развитие структур СЖК и ДМ и складывается их специфическая микрофлора.

Нами выполнен ряд экспериментов по определению показателей выживаемости, роста и развития детенышей хомячка Кэмпбелла, лишенных в разной степени возможности получать секрет ДМ. А также проверен терапевтический эффект препарата «Бифидобактерин», предупреждающего появление признаков дисбактериоза.

Лишение детенышей секрета ДМ достигалось путем оперативного удаления ДМ как у самих детенышей, так и у их родителей. Наблюдения проводили в период от рождения до месячного возраста. Экспериментальные животные (семейные группы) содержались в стандартных условиях вивария.

В предварительной серии экспериментов исследовали показатели животных после оперативного удаления ДМ при и ложнооперированных животных (аналогично описанному выше). Для этого у половины детенышей в выводке удаляли оба ДМ (в 7-дн. возрасте) — группа А, а остальные (группа Б) подвергались ложной операции — удалению кусочка кожи верхней губы в непосредственной близости от ДМ. Результаты, характеризующие динамику массы тела и внутренних органов детенышей группы А, были в дальнейшем использованы в качестве контрольных значений при анализе результатов основного эксперимента.

Детеныши росли в стандартных семейных группах, состоящих из самца и самки. В целях устранения возможного влияния размера выводка на параметры соматического роста и развития половой системы (Соколов и др., 1989) в работе были использованы выводки, состоявшие из 4–6 детенышей.

Было исследовано 27 прооперированных и 21 ложнооперированных самцов и, соответственно, 20 и 18 самок из 17 выводков.

В основной части работы оценивались: выживаемость, общее развитие и степень зрелости репродуктивной системы у детенышей из четырех групп, подвергнутых различному экспериментальному воздействию. Всего использовано 223 детеныша из 46 выводков. Экспериментальную группу I составили детеныши, у которых в возрасте 7 сут. были удалены ДМ, но у одного детеныша в выводке был сохранен фрагмент ДМ. Родители также были прооперированы не позже, чем за месяц до рождения выводка. В этой группе проанализировано 65 детенышей (33 самца и 32 самки) из 11 выводков. В экспериментальную группу II вошли детеныши, прооперированные

в те же сроки, что и группа I, и содержащиеся с прооперированными родителями, но при этом половина детенышей в выводке (как самцы, так и самки) ежедневно получали перорально суспензию, приготовленную из секрета ДМ особей-доноров. Группа III состояла из детенышей тех же выводков, получавших в эквивалентных количествах воду. Всего проанализировано 19 выводков: 25 самцов и 30 самок составили II группу и 22 самца и 28 самок — III группу.

Суспензия для детенышей экспериментальной группы II готовилась следующим образом: у 3–4 самцов и 3–4 самок (взрослых интактных особей) собирали около 50 мг секрета ДМ, разводили его в 3 мл воды и размешивали до получения гомогенной суспензии. Сбор секрета и приготовление суспензии проводили непосредственно перед применением препарата.

Группа IV объединяла детенышей, получавших ежедневно перорально суспензию, приготовленную из сухого медицинского препарата «Бифидобактерин» (*Bifidobacterium bifidum*) с целью проверки возможного терапевтического действия этого лекарства в условиях полного лишения детенышей возможности получать естественный секрет ДМ. Группу образовали 53 детеныша (27 самцов и 26 самок) из 16 выводков.

Расчет терапевтических доз препарата для детенышей хомячков основывался на дозировках, применяемых для детей (Феоктистова и др., 2004). Общая продолжительность применения препарата составляла 28 сут.

При ежедневном осмотре детенышей всех экспериментальных групп отмечался характер их общего состояния, а также количество больных и погибших особей. Данные по смертности сравнивались с таковыми, полученными в результате наблюдения за 20 интактными выводками.

В возрасте одного месяца оставшихся в живых детенышей декапировали. У них определяли массу тела, половых органов (матки и яичника у самок, семенника и каудального отдела эпидидимиса у самцов), а также массу надпочечника, тимуса и селезенки.

В отдельной серии опытов у 6 детенышей обоего пола с удаленными ДМ, воспитывавшихся прооперированными родителями, в возрасте 8, 20 и 30 дн., при отсутствии явных признаков заболевания желудочно-кишечного тракта, были собраны мазки свежeweыделенного помёта для подсчета общего количества содержащихся в нем бактерий. Результаты сравнивали со значениями, полученными для такого же количества интактных детенышей того же возраста (Соколов и др., 1995).

При сравнении значений уровня заболевания и смертности детенышей в различных экспериментальных группах доля заболевших (погибших, выживших) рассчитывалась на основе данных о суммарном количестве детенышей с данной характеристикой по отношению к общему их числу во всех выводках в пределах одной экспериментальной группы (с учетом, при необходимости, периода развития и половой принадлежности).

Предварительная серия экспериментов с целью выяснения возможного влияния самой операции по удалению ДМ на выживаемость и развитие детенышей в выводках, показала, что смертность в группах прооперированных (группа А) и ложнооперированных (группа Б) дете-

Таблица 12.4. Масса тела (г) и органов (мг) у самцов хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца, с удаленными дополнительными мешочками в устье защечных мешков (группа А) и ложнооперированных (группа Б) ($X \pm S_x$)

Тело, орган	Абсолютная масса	
	группа А (n=27)	группа Б (n=21)
Тело	22.7±0.5	23.4±0.7
Семенник	392.6±29.0	398.1±31.1
Эпидидимис	8.1±0.6	7.3±0.7
Надпочечника	2.3±0.1	2.4±0.1
Тимус	27.4±2.1	33.3±2.3
Селезенка	63.5±3.6	74.5±3.6

Таблица 12.5. Масса тела (г) и органов (мг) у самок хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца, с удаленными дополнительными мешочками в устье защечных мешков (группа А) и ложнооперированных (группа Б) ($X \pm S_x$)

Тело, орган	Абсолютная масса	
	группа А (n=20)	группа Б (n=18)
Тело	22.5±0.5	21.3±0.8
Матка	60.0±4.4	51.1±3.0
Яичник	4.7±0.2	4.3±0.3
Надпочечник	2.7±0.1	2.6±0.1
Тимус	30.3±1.3	32.2±2.4
Селезенка	52.8±3.3	55.7±6.2

нышей имела сходно низкий уровень: $4.3 \pm 3.1\%$ и $2.6 \pm 2.5\%$ ($P > 0.05$), соответственно. Причем оба значения близки к величине уровня смертности в контрольной группе интактных животных ($2.8 \pm 1.6\%$, для 20 выводков). В этих экспериментах различия в абсолютной и относительной массе тела и отдельных органов у двух групп детенышей, отсутствуют (табл. 12.4–12.7). Таким образом, сама по себе операция по удалению ДМ не отражается на параметрах роста и развития детенышей обоих полов при том условии, что детеныши содержатся в группах с интактными родителями и ложнооперированными сибсами, т.е. при наличии возможности поступления секрета ДМ от других особей семейной группы.

Таблица 12.6. Относительная масса отдельных органов (к массе тела, мг/г $\times 100$) у самцов хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца, с удаленными дополнительными мешочками (группа А) и ложнооперированных (группа Б) ($X \pm S_x$)

Органы	Относительная масса	
	группа А ($n=27$)	группа Б ($n=21$)
Семенник	1732.0 \pm 119.1	1682.2 \pm 116.3
Эпидидимис	36.1 \pm 3.0	30.1 \pm 3.0
Надпочечник	10.0 \pm 0.1	10.1 \pm 1.0
Тимус	122.2 \pm 10.1	147.1 \pm 9.2
Селезенка	280.1 \pm 14.1	323.0 \pm 27.1

Таблица 12.7. Относительная масса отдельных органов (к массе тела, мг/г $\times 100$) у самок хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца с удаленными дополнительными мешочками в устье защечных мешков (группа А) и ложнооперированных (группа Б) ($X \pm S_x$)

Органы	Относительная масса	
	группа А ($n=20$)	группа Б ($n=18$)
Матка	264.0 \pm 15.0	51.1 \pm 3.0
Яичник	21.1 \pm 1.0	21.2 \pm 2.1
Надпочечник	12.0 \pm 0.1	12.0 \pm 0.1
Тимус	136.0 \pm 6.1	147.0 \pm 9.1
Селезенка	234.1 \pm 12.1	259.0 \pm 32.2

Анализ результатов основной части эксперимента показал, что смертность, а также характер роста и развития детенышей в четырех экспериментальных группах значительно различаются (табл. 12.8–12.13). Удаление ДМ у обоих родителей с сохранением фрагмента мешочка у детеныша (I группа) приводит к достоверному возрастанию смертности в выводках, достигающей $20.0 \pm 5.0\%$ к концу первого месяца жизни, что намного превышает значение этого показателя у прооперированных детенышей контрольной группы А ($P < 0.001$). Еще выше число погибших особей во II, III и IV группах, т.е. среди детенышей, полностью лишенных возможности получать секрет ДМ естественным путем, включая получавших суспензию секрета от особей-доноров или препарата бифидобактерин ($P < 0.05$, табл. 12.8). При этом количество погибших к моменту окончания эксперимента детенышей в III группе максимально и значительно превышает величину, отмеченную для I группы ($P < 0.05$). Гибель детенышей во II и IV группах имеет сходный уровень и по своим значениям занимает промежуточное положение между таковыми в I и III группах (табл. 12.8).

Интересную информацию предоставляет анализ смертности детенышей по декадам первого месяца жизни. В первые десять дней после рождения относительное количество погибших детенышей во всех четырех экспериментальных группах примерно одинаково (табл. 12.8), но значительно выше этого показателя для оперированных детенышей из семей с интактными родителями и ложнооперированными сибсами (контрольная группа А, $P < 0.001$). Но уже во второй декаде первого месяца жизни в I и III группах намечается тенденция к снижению уровня смертности, становящаяся очевидной для этих групп к концу эксперимента. Так, среди детенышей I группы в третью декаду вообще не было случаев гибели, а среди детенышей II группы смертность в этот период составила $5.4 \pm 3.7\%$, что достоверно ниже ($P < 0.05$) значения этого показателя для первой декады. Иная картина в IV группе, где проводилась терапия препаратом «Бифидобактерин». В этой группе максимальный уровень смертности, как самцов, так и самок отмечается во вторую декаду, хотя на протяжении третьей декады смертности в этой группе, как и в I группе, не было (табл. 12.8).

Характерно, что для III группы, состоявшей из детенышей, не имевших возможности получать секрет ДМ ни от членов семейной группы, ни какую-либо терапию, выявлена не только максимальная смертность, но и постоянство этого показателя по декадам (табл. 12.8).

Таблица 12.8. Процент гибели детенышей хомячка Кэмпбелла обоего пола в четырех экспериментальных группах в течение первого месяца жизни

Дни	Экспериментальные группы детенышей												
	I			II			III			IV			
	самцы	самки	самцы	самцы	самки	самцы	самцы	самки	самцы	самцы	самки	самцы	самки
1-10	15.1±6.2	15.6±6.4	24.0±8.5	20.0±7.3	18.2±8.2	33.3±11.1	12.5±6.8	14.3±6.6	6.4±4.4	0			
11-20	3.6±3.5	7.4±5.0	21.0±9.3	8.3±5.6	33.3±13.6	0	00 xx	35.7±9.2	21.6±10.5	14.3±8.1	0		
21-30	0	0	13.3±8.8	0	59.0±10.5	26.7±8.1	0	14.3±7.6	0	0			
1-30	18.2±6.7	21.9±7.3	48.0±2.1	26.7±8.1	35.7±9.2	25.6±9.8	14.3±8.1						

x, xx, xxx — достоверность отличий от I группы; 0,00 — достоверность отличий от IV группы ($P < 0.05$; 0.01 ; 0.001 , соответственно).

Что касается различий в преимущественной дифференциальной смертности детенышей какого-либо одного пола, то в I группе такие различия в смертности детенышей разного пола отсутствуют (табл. 12.8), а в II, III и IV группах число погибших самок несколько ниже, эти различия не являются статистически достоверными. В то же время, уровень смертности самцов остается постоянным (за исключением случая 100% выживаемости в течение третьей декады в IV группе), в то время как уровень смертности самок со временем значительно ($P < 0.001$) снижается (табл. 12.8). Анализ данных о числе погибших особей во II, III и IV группах выявляет значительно более низкую смертность самок, отмечаемую для каждой из этих групп. Так, если общее число погибших самцов составляет в III и IV группах вместе $55.3 \pm 7.3\%$, то самок — $31.0 \pm 6.1\%$, ($P < 0.05$). Смертность самок в I, II и III группах примерно одинакова (см. табл. 12.8) и достоверно превышает этот показатель у прооперированных особей того же пола в контрольной группе ($P < 0.001$). В IV груп-

пе смертность самок достоверно не отличалась от таковой в контрольной группе А.

Иная картина наблюдалась у детенышей — самцов. Минимальный уровень смертности был среди — I группы, несколько выше — в IV и значительно выше — во II ($P < 0.05$) и, тем более, в III группах ($P < 0.01$). Очевидно, что более высокий уровень смертности в целом в III группе по сравнению с I ($P < 0.001$) определяется, в первую очередь, количеством погибающих самцов.

Гибели детенышей предшествовало появление у них симптомов нарушения пищеварения в конце первой и в первые дни второй декад постнатального развития: вздутие живота и диарея. В таблице 12.9 приведены данные о количестве детенышей в экспериментальных группах, у которых отмечены данные явления, а также процент погибших из них. При одинаковом количестве заболевших особей наиболее высокий процент гибели отмечен в III группе (полное отсутствие возможности получать секрет ДМ) — отличия от значений, характеризующих все остальные группы высоко достоверны ($P < 0.001$). Напротив, наибольшее количество выживших из числа заболевших было в I группе (возможность поступления ограниченного количества секрета ДМ естественным путем). Промежуточные значения характерны соответственно для III и IV групп, (терапия детенышей донорским секретом ДМ или бифидобактерином).

Во всех группах, наряду с заболеваниями желудочно-кишечного тракта, отмечались также явления авитаминоза: шелушение кожи, ухудшение состояния шерсти (ее потускнение, сваливание и выпадение волос вплоть до полного облысения), заболевания глаз, сопровождающиеся нагноением век и залипанием глазной щели. Животные из основных групп отличались от контроля и по общему физическому раз-

Таблица 12.9. Относительное количество детенышей (% от общего числа детенышей) хомячка Кэмпбелла, у которых отмечены заболевания желудочно-кишечного тракта, и процент погибших из них (%)

Показатель	Экспериментальные группы детенышей			
	I	II	III	IV
Детеныши с симптомами	43.6±6.7	51.2±7.6	50.0±7.6	45.3±6.9
Из них погибших	12.5±10.2	36.3±10.2	6.6 ±10.3	41.7±10.3

витию — массе тела и внутренних органов, включая и репродуктивную систему (табл. 12.10–12.13).

Как видно из таблицы 12.10, масса тела самок во всех четырех группах была значительно ниже, чем в контроле (группа А: $P < 0.01$ при сравнении с I и II группами и $P < 0.001$ при сравнении с III и IV группами). При этом масса тела детенышей-самок, получавших тем или иным способом секрет ДМ или суспензию бифидобактерий была существенно выше, чем у самок в III экспериментальной группе ($P < 0.001$, табл. 12.10). Показатели степени развития репродуктивной системы также доказывали отставание полового развития во всех экспериментальных группах по сравнению с контролем (группой А). Это касалось не только абсолютных значений массы органов (табл. 12.10), но и более надежных относительных показателей (табл. 12.11). В то же время детеныши-самки, получавшие перорально суспензию секрета ДМ особей-доноров (II группа), не отличались по относительной массе матки от контрольной группы А, но достоверно превосходили по этому показателю детенышей, не получавших секрет вообще — III и IV группы ($P < 0.05$), в пределах которых значения этого показателя были сходными (табл. 12.11).

Следует отметить, что если масса яичника у самок всех групп (за исключением II) была ниже таковой в контрольной группе А (табл. 12.10, $P < 0.05$ для I группы и $P < 0.001$ для III и IV групп), то по относительной массе этого органа достоверные отличия отсутствуют.

Масса тимуса самок во всех группах достоверно не отличалась от таковой у детенышей в контрольной группе А, однако относительная масса этого органа был значительно выше во II ($P < 0.01$), III ($P < 0.001$) и IV экспериментальных группах (табл. 12.10, 12.11).

Достоверные отличия в массе селезенки у самок I, II и IV групп отсутствуют, значения этого показателя являются у них достоверно ($P < 0.05$ для I и $P < 0.01$ для II и III групп) более низкими, чем в контроле, в то время, как у самок IV группы среднее значение абсолютной массы селезенки, напротив, соответствовало значению, полученному для контроля. Относительные значения массы селезенки максимальны у самок III группы (табл. 12.11).

Масса надпочечника у детенышей, вообще не получавших секрет ДМ (III группа), значительно ($P < 0.05$) превышает значение в контроле, несмотря на существенные различия ($P < 0.001$) в общей массе тела. Что же касается относительной массы этого органа, то среднее значение, отмеченное для самок в III группе, достоверно превышает не только

Таблица 12.10. Абсолютная масса (г) тела и органов (мг) у оперированных самок хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца в четырех экспериментальных группах ($X \pm S_x$)

Тело, орган	Экспериментальные группы детенышей, абсолютная масса			
	I (n=25)	II (n=22)	III (n=18)	IV (n=23)
Тело	19.3±0.5 _{xx}	19.4±0.9 _{xx}	15.2±0.6 _{xxxz} ^{°°°***}	18.2±0.6 _{xxx}
Матка	43.5±3.0 _{xx}	44.3±5.0 _x	26.2±2.9 _{xxx} ^{°°°***}	27.5±3.1 _{xxx} ^{°°°***}
Яичник	4.1±0.2	4.3±0.2	3.3±0.3 _{xxx} ^{°**}	3.6±0.2 _{xxx} [*]
Надпочечник	2.8±0.1	2.8±0.1	3.0±0.1 _x	2.8±0.1
Тимус (мг)	29.8±1.7	35.0±2.4	28.9±1.3 [°]	32.3±2.3
Селезенка	42.3±3.0 _x	40.1±1.7 _{xx} ^{°°°}	40.2±2.2 _{xx} ^{°°°}	53.6±2.5

°, °°, °°° — достоверность отличий от группы I ($P < 0.05; 0.01; 0.001$, соответственно); *, **, *** — достоверность отличий от группы II ($P < 0.05, 0.01, 0.001$, соответственно); x, xx, xxx — достоверность отличий от контрольной группы A ($P < 0.05, 0.01, 0.001$, соответственно).

Таблица 12.11. Относительный вес отдельных органов (к массе тела, мг/г $\times 100$) у оперированных самок хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца в четырех экспериментальных группах ($X \pm S_x$)

Тело, орган	Экспериментальные группы детенышей, абсолютная масса			
	I (n=25)	II (n=22)	III (n=18)	IV (n=23)
Матка	207.0±16.1 _x	226.8±21.1	170.2±16.0 _{xxx} [*]	157.8±14.9 _{xxx} [*]
Яичник	20.5±1.2	21.5±0.6	21.3±1.2	21.3±1.0
Надпочечник	14.8±0.9 _{xx}	14.9±1.0 _{xx}	3.0±0.1 _{xxx} ^{°°°***}	15.5±0.9 _{xxx}
Тимус	153.4±9.9	183.0±12.6 _{xx}	191.5±7.9 _{xxx} ^{°°}	180.6±13.2 _{xxx}
Селезенка	211.7±14.3	225.2±18.3 _{xx}	270.1±18.4 _{xxx} ^{°°}	219.3±14.2 _{xx}

Обозначения как в таблице 12.10.

её значение у самок группы A (контроль), но также и значения, отмеченные для остальных групп. В пределах I, II, IV групп средние значения рассматриваемого параметра отличались несущественно, достоверно ($P < 0.01$ для I и II и $P < 0.001$ для IV) превышая контрольный уровень (табл. 12.11).

Экспериментальные условия оказывают ещё более сильное воздействие на рост и развитие детенышей-самцов. Оставшиеся в живых особи, имевшие возможность получать секрет ДМ естественным путем, но в ограниченных количествах (I группа), достоверно не отличались от контрольной группы детенышей массы тела (табл. 12.12). Детеныши, получавшие секрет ДМ в виде суспензии или в виде бифидобактерина, имели массу тела значительно ($P < 0.001$ для II и $P < 0.01$ для IV группы) более низкую, чем особи группы A и группы I ($P < 0.01$). К еще более сильному отставанию в росте приводило полное лишение детенышей-самцов возможности получать секрет ДМ при отсутствии вспомогательной терапии (III группа, табл. 12.12).

Достоверные отличия в значениях относительной массы селезенки у детенышей четырех групп и группы A отсутствуют (табл. 12.13.). В то же время, относительная масса тимуса у детенышей II и III групп оказывается достоверно ($P < 0.01$ и $P < 0.05$, соответственно) выше, чем в контроле.

Существенно, по сравнению с контролем (группа A), возрастает масса надпочечника у детенышей-самцов II ($P < 0.01$), III ($P < 0.05$) и IV ($P < 0.05$) групп (табл. 12.12). Еще ярче эти различия проявляются при анализе значений относительной массы надпочечника (табл. 12.13). У животных из II, III и IV групп средние значения этого показателя

Таблица 12.12. Абсолютная масса (г) тела и органов (мг) у оперированных самцов хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца в четырех экспериментальных группах ($\bar{X} \pm S_x$)

Тело, орган	Экспериментальные группы детенышей, абсолютная масса			
	I (n=27)	II (n=13)	III (n=9)	IV (n=17)
Тело	22.6±1.1	17.4±1.4xxx ^{oo}	15.2±1.3xxx ^{oo}	18.1±0.9xxx ^{oo}
Семенник	358.3±48.3	151.9±42.4xxx ^{oo}	141.5±28.3xxx ^{oo}	234.1±32.5xxx
Эпидидимис	6.6±2.1	2.4±0.7xxx	2.2±0.6xxx	2.4±0.6xxx
Надпочечник	2.4±0.1	2.7±0.1xx	2.6±0.1x	2.6±0.1x
Тимус	31.5±3.0	30.9±2.8	31.3±4.8	30.6±1.3
Селезенка	53.9±4.6	51.3±6.0	43.9±7.3x	58.1±4.3

Условные обозначения как в таблице 12.10

достоверно превышали не только величину, отмеченную в контроле (группа А, $P < 0.01$ для III группы и $P < 0.001$ для II и IV групп), но и значения, характерные для детенышей самцов I группы ($P < 0.05$ для III и $P < 0.01$ для II и IV экспериментальных групп).

Экспериментальная ситуация приводила к явному отставанию в развитии половой системы детенышей-самцов. Если значения абсолютной и относительной массы семенников и каудального отдела эпидидимиса у особей из I группы достоверно не отличались от контроля, то у самцов, входивших в состав трех остальных групп, значения как абсолютной, так и относительной массы этих органов были достоверно ниже, чем в группе А ($P < 0.001$ для II и III групп, $P < 0.01$ для IV группы), и даже ниже, чем в I группе ($P < 0.01$ для II и III групп), (табл. 12.12; 12.13).

Данные об общем количестве бактерий в мазках кала оперированных детенышей, содержащихся с прооперированными родителями (т.е. в условиях, аналогичных условиям III группы) говорят о достоверно ($P < 0.001$) большей величине этого показателя по сравнению с интактными детенышами того же возраста (табл. 12.14). В мазках кала детенышей, лишенных возможности получать секрет ДМ, преобладают палочковые формы бактерий (точная диагностика не проводилась) по сравнению с обычным соотношением палочек и кокков, у интактных детенышей. В мазках кала прооперированных детенышей также обнаружено значительное количество лейкоцитов.

Таблица 12.13. Относительная масса органов (к массе тела, мг/г $\times 100$) у оперированных самцов хомячка Кэмпбелла в возрасте одного месяца в четырех экспериментальных группах ($\bar{X} \pm S_x$)

Тело, орган	Экспериментальные группы детенышей, относительный вес органов			
	I (n=25)	II (n=22)	III (n=18)	IV (n=23)
Семенник	1564.3 \pm 169.4	790.7 \pm 181.7xxx ^{oo}	857.7 \pm 141.5xxx ^{oo}	1189.2 \pm 153.0xx
Эпидидимис	26.8 \pm 7.5	13.8 \pm 3.0xxx	13.6 \pm 3.1xxx	12.4 \pm 3.2xxx
Надпочечник	10.7 \pm 0.7	16.1 \pm 1.6xxx ^{oo}	17.8 \pm 2.5xx ^o	16.1 \pm 2.0xxx ^{oo}
Тимус	146.2 \pm 17.6	184.0 \pm 17.8xx	191.8 \pm 28.3x	167.0 \pm 12.7
Селезенка	243.8 \pm 19.4	302.5 \pm 35.4	246.6 \pm 22.3	326.3 \pm 23.8

Обозначения как в табл. 12.10.

Таблица 12.14. Относительное количество бактерий в кале у оперированных и интактных детенышей хомячка Кэмпбелла в течении первого месяца жизни (подсчитано на $S=0.005 \text{ мм}^2$)

Возраст детенышей, дни	Группы детенышей	
	Интактные ($n=10$)	Прооперированные ($n=6$)
8	115.0±6.8	177.8±19.4***
20	80.5±2.7	188.9±5.1***
30	67.7±7.3	145.2±8.2***

*** — достоверность отличий от интактных детенышей ($P < 0.001$).

На основе полученных экспериментальных данных можно сделать следующие заключения. Оперативное удаление ДМ у детенышей в возрасте 7 дней, т.е. в период, когда эти структуры начинают функционировать, не отражается сколько-нибудь существенным образом на выживании, росте и развитии детенышей обоих полов при том, однако, обязательном условии, что родители и половина детенышей в выводке остаются интактными. Напротив, условия при которых возможность поступления секрета ДМ в организм ограничена или полностью исключена, особенно в первую половину первого месяца жизни детенышей, приводят к в разной степени выраженным негативным последствиям: возрастанию смертности, нарушениям роста и развития на фоне явлений, сходных с описанными для некоторых видов млекопитающих как симптомы острого некротизирующего энтероколита (Sweet, 1980; Egan, 1981; Moltz, 1984; Jones, 1987; Wasteson et al., 1988). Интересно что даже небольшие количества секрета, поступающего в организм естественным путем, восстанавливают процессы роста и развития детенышей достаточно быстро: значительная гибель детенышей в I экспериментальной группе, достоверно превышающая значение в контроле, приходится на первую декаду первого месяца жизни, т.е. до того момента, когда фрагмент ДМ, оставленный у одного или нескольких sibсов не начнет функционировать. После этого смертность детенышей обоих полов резко сокращается и уже не отличается от контрольного уровня, так же, как и степень развития репродуктивной системы.

Вторая декада первого месяца жизни детенышей характеризуется, помимо возрастания секреторной активности ДМ, также учащением контактов, инициируемых детенышами и в том числе, груминга оральной



Рис. 12.1. Вылизывание детенышами джунгарского хомячка ДМ самки-матери.

области родителей (особенно матери) (рис. 12.1) и сибсов, что, очевидно, способствует поступлению в организм секрета ДМ от других членов семейной группы. Бактериальная флора ДМ, попадая в желудочно-кишечный тракт, может частично выделяться с помётом. Во второй же декаде первого месяца жизни у детенышей нами отмечена капрофагия, что предполагает поступление флоры ДМ от унилатерально оперированного сибса к остальным детенышам через помёт.

Полное лишение детенышей возможности получать секрет ДМ естественным путем (II и III экспериментальные

группы) ведет к значительному возрастанию смертности и негативно сказывается на росте и развитии детенышей обоих полов. Однако чувствительность самцов к лишению секрета значительно выше. Так, если для самок пероральное введение суспензии из содержимого ДМ особей-доноров дает положительный терапевтический эффект, приводящий к снижению уровня смертности и некоторой нормализации роста и развития, то для самцов эта процедура не эффективна. В этом случае процент гибели и отставание в развитии сходно у них с показателями, для самцов, полностью лишенных секрета ДМ. Различия самцов и самок к искусственному введению донорского секрета ДМ могут определяться несколькими причинами: 1) более высокой неспецифической устойчивостью самок к разного рода стрессовым воздействиям, в том числе, и к недостатку естественного поступления в организм секрета ДМ; 2) разной потребностью в секрете самцов и самок. Возможно, вводимое нами количество суспензии секрета физиологически не отвечало естественным потребностям самцов. Последнее предположение подтверждается, в частности, большей (в норме) функциональной активностью ДМ у детенышей-самцов.

Проведенные эксперименты выявили и некоторые адаптивные особенности поведения детенышей, а также характеристики развития функциональной активности СЖК у всех членов семейной группы. Наиболее интенсивный рост ДМ при еще низких количествах продуцируемого секрета у детенышей приходится на первую декаду первого месяца жизни, т.е. на возраст, в котором они в норме могут потреблять секрет ДМ родителей и особенно матери. Именно в этот период возрастает функциональная активность ДМ лактирующих самок и отмечаются изменения состава бактериальной флоры ДМ кормящих особей (глава 11). В этом возрасте начинает складываться естественная композиция бактериальной флоры ДМ детенышей (глава 11), что, вероятно, происходит при участии микрофлоры родителей (Ушакова, 2006). В этом же возрасте детеныши активно привлекаются запахом секрета ДМ матери. Вот почему высока смертность у детенышей в I экспериментальной группе в первые 10 дней жизни, в течение которых фрагмент ДМ сибса еще не начал нормально функционировать. Композиция бактериальной флоры ДМ, характерная для взрослых особей, складывается у детенышей только во второй декаде первого месяца жизни. Причем у детенышей, выращиваемых прооперированными родителями, отмечается, например, достоверно более низкое относительное количество палочек — одного из основных компонентов микрофлоры ДМ (глава 11). Таким образом, можно говорить лишь об относительном благополучии и некоторой нормализации роста и развития детенышей I группы, так как, вследствие отсутствия нормальных условий для формирования микрофлоры ДМ, впоследствии у них можно ожидать определенных нарушений ряда важных физиологических процессов. Действительно, несмотря на отмеченную выше большую устойчивость к дефициту секрета ДМ, у детенышей самок в этой экспериментальной группе определены достоверно более низкие при сравнении с контролем значения относительной массы матки и более высокие — относительной массы надпочечников, что может свидетельствовать о наличии физиологического стресса. Видимо, даже смягченный вариант лишения детенышей секрета ДМ в раннем возрасте, в дальнейшем может отразиться на репродуктивных способностях самок.

Появление симптомов нарушения пищеварения наблюдается в самом конце первой — начале второй декад развития, в период перехода с чисто молочного на смешанное питание (начало употребления твердой пищи приходится на возраст 8 дней, а к 14–15 дням переход на самостоятельное питание завершается практически полностью). В этом

же возрасте (вторая декада жизни) у детенышей в норме вырабатывается достаточное (соизмеримое с таковым у взрослых особей) количество секрета, и в 15 по 20 дни складывается характерная для взрослых особей бактериальная флора ДМ (глава 11).

Особый интерес представляют данные, полученные в экспериментах с терапией бифидобактерином (IV группа). Известно, что бифидобактерии, сбраживающие углеводы с образованием молочной и уксусной кислот, составляют 80–90% нормальной кишечной флоры детей, детенышей сельскохозяйственных животных и крысят (Smith, Crabb, 1961) в период молочного вскармливания. Эти бактерии подавляют развитие гнилостных и болезнетворных микроорганизмов, синтезируют витамины группы В и К, способствуют перевариванию углеводов (Bergey's Manual., 1984).

Применение бифидобактерина приводит к изменению показателя смертности детенышей по декадам. Уровень смертности в первую декаду жизни практически не отличается от контроля, однако на протяжении второй декады смертность резко возрастает. Такая картина противоположна наблюдаемой во II, I и III группах (табл. 12.8) и доказывает, что бифидобактерин проявляет ярко выраженные терапевтические свойства, но только в период молочного вскармливания детенышей. Можно полагать, что в этот период у хомячков в кишечнике в норме должно присутствовать значительное количество бифидо- и лактобактерий (как это известно для крыс, Smith, Crabb, 1961), которые предотвращают желудочно-кишечные заболевания. Однако у прооперированных детенышей хомячков, вскармливаемых родителями с удаленными ДМ, отмечаются явные признаки дисбактериоза (табл. 12.9), и в этом случае введение бифидобактерина оказывает нормализующее действие на кишечную флору. В конце первой — начале второй декад детеныши переходят на самостоятельное питание. В этот период, как было установлено на крысах (Lee, Moltz, 1980), рН содержимого кишечника и состав бактериальной флоры подвергаются существенному изменению. *Bifidobacterium* и *Lactobacillus* уступают доминирующее положение другим формам типа *Escherichia coli*. По нашим данным, у детенышей хомячков после 8-дн. возраста наблюдается снижение кислотности помёта с 6.2–6.4 до 7.2 к 14-дн. возрасту, что совпадает со значениями рН помёта у взрослых особей. Эти наблюдения хорошо согласуются с тем, что у детенышей IV группы во второй декаде жизни учащаются заболевания желудочно-кишечного тракта, а показатели смертности детенышей (табл. 12.9) становятся сопоставимыми со значениями, отмеченными для II и III групп. Бифидобакте-

рин в этот период уже не оказывает защитного воздействия. Снижение смертности детенышей IV группы в третью декаду жизни можно объяснить тем, что более слабые особи в выводках уже погибли в первые две декады; или большей общей устойчивостью детенышей в старшем возрасте, особенно при положительном эффекте терапии, проведенной в первой декаде жизни — периоде, когда складываются многие функциональные механизмы, в частности, механизм иммунной защиты.

Следует отметить, что, несмотря на явное снижение уровня смертности, терапия бифидобактерином не приводит к нормализации процессов роста и развития детенышей.

Требуется особого объяснения увеличение как абсолютных, так и относительных показателей массы надпочечников у самок I, II, III и IV групп, а так же у самцов II, III и IV групп. Само по себе оперативное вмешательство по удалению ДМ не отражается ни на массе тела прооперированных особей, ни на массе других внутренних органов, включая надпочечники, при условии, что прооперированные детеныши содержатся с интактными родителями и сибсами, т.е. что увеличение абсолютной и относительной массы надпочечников в указанных группах связано с экспериментальной ситуацией и является следствием отсутствия или недостатка секрета ДМ. Такой недостаток может вызывать глубокий физиологический стресс, приводящий, в конечном итоге, к стойкому увеличению надпочечников. Однако, гипотезе стресса противоречит отсутствие инволюции тимуса, всегда сопровождающее эту физиологическую реакцию (Киршенблат, 1971). Не исключено, что в данном случае мы имеем дело со специфической реакцией растущего организма (так как все исследования по воздействию стрессирующих факторов проводились на взрослых животных). Если принять во внимание это допущение, то увеличение массы надпочечников у детенышей обоего пола в вышеуказанных экспериментальных группах не вызывает недоумения.

Проведенные эксперименты с очевидностью демонстрируют важность присутствия секрета ДМ для обеспечения нормального выживания, роста и развития детенышей хомячка Кэмпбелла. Можно сделать некоторые предположения о механизмах действия этого секрета как многокомпонентной биологической смеси.

Прежде всего, следует отметить некоторое подобие роли секрета ДМ для детенышей хомячков «материнскому феромону» в жизни крысят.

Этот феромон был всесторонне изучен за 28 лет работы двух лабораторий: Х. Мольца (США) и М. Леона (Канада) и по этому вопросу

опубликовано значительное количество работ (Leon, Moltz, 1971, 1972; Moltz et al., 1974; Lee, Moltz, 1980, 1984 a, b; Moltz, Lee, 1981; Kilpatrick et al, 1983; Moltz, 1984; Leon, 1974, 1975, 1983; и др.).

В результате сформулированы два главных вывода. Материнский феромон: 1) регулирует иммунорезистентность и 2) определяет характер миелинизации центральной нервной системы (ЦНС) крысят.

Первый вывод хорошо согласуется с полученными нами результатами. Для крысят 14–27 дн. возраста привлекателен запах помёта матери, и они активно поедают его. В случае лишения детенышей возможности потреблять помёт матери, у них развивается тяжелая форма энтероколита, часто приводящая к смертельному исходу (Moltz, 1984). Подобные явления отмечались также у щенят и котят (Hard, Powell, 1990; Wasteson et al., 1988). Некротизирующий энтероколит (НЭК), хотя и описан для детей еще около века назад, однако только в последние годы стал настоящей клинической проблемой (Moltz, 1984). В группу наибольшего риска попадают ослабленные и недоношенные дети (Lake, Walker, 1977), которых по целому ряду причин (социальных и экологических) становится все больше.

Механизм возникновения некротизирующего энтероколита (НЭК) до сих пор не ясен (Bishop et al., 1976; Neter, 1976). Предполагают, что это заболевание вызывают бактерии *Escherichia coli* и *Klebsiella pneumoniae*, которые, активно размножаясь при определенных благоприятных для них условиях, выделяют токсины, приводящие к заболеванию и, в большинстве случаев, к гибели заболевшего. Симптомы НЭК следующие: сильное расширение брюшной полости газами, гастритные нарушения, понос (на последних стадиях с кровотечениями), перфорация кишечника и общий сепсис. Различные формы стресса (холод, гипоксия, низкий вес при рождении, общее ослабление организма) способствуют развитию НЭК. Крысята заболевают НЭК в случае лишения их возможности потреблять помёт самки-матери в период перехода на самостоятельное питание твердыми кормами. Заболевание протекает более остро при воздействии стрессирующих факторов, например, низкой температуры. В таких случаях смертность у детенышей в выводке превышает 40% (Lee, Moltz, 1980). Если же крысят подвергли холодовому стрессу, но не лишали возможности потреблять помёт самки-матери, смертность среди них оставалась на уровне контрольной группы, а заболеваний желудочно-кишечного тракта не наблюдалось. Каков же механизм, предохраняющий крысят от заболевания, и почему последние возникают именно с 14 по 27 дни постнатального онтоге-

неза? Именно с 14-дн. возраста детеныши крыс начинают переходить с чисто молочной диеты на смешанное питание. Этот переход влечет за собой увеличение разнообразия поступающих в организм питательных веществ и изменение состава экскретируемых продуктов (Lee, Moltz, 1980), что неразрывно связано с изменениями в микрофлоре кишечника детенышей. До 14-дн. возраста в микрофлоре кишечника крысят доминируют *Lactobacillus* и *Bifidobacterium* (Smith, Crabb, 1961), которые способствуют поддержанию высокой кислотности в среде за счет продукции молочной и уксусной кислот, поддерживая рН содержимого кишечника детенышей на уровне 4.91 ± 0.21 (Lee, Moltz, 1980) и сдерживая развитие патогенной флоры. При переходе к питанию немолочной пищей значение рН начинает сдвигаться в нейтральную область (у 15–17-дн. крысят рН 6.99 ± 0.17). При этом изменяется состав бактериальной флоры кишечника, *появляются* формы типа *Escherichia coli*, которые при определенных условиях способны вызывать НЭК.

Защитой против НЭК в этот период жизни крысенка, предположительно служит дезоксихолиевая кислота, в значительных количествах содержащаяся в помёте самки-матери (Kilpatrick et al., 1983). Экзогенный источник кислоты необходим детенышам этого возраста в связи с тем, что концентрация кислоты в организме детенышей достигает дефицитных значений только к 28 дню жизни (Kilpatrick et al., 1983). Уровень других холиевых кислот (холиевой и дезоксихолиевой) достигает значений, характерных для взрослого организма, уже к 24-дн. возрасту. Предполагается, что низкое содержание дезоксихолиевой кислоты до 28 дня постнатального онтогенеза связано с еще недостаточно развитой в этот период микрофлорой слепой кишки, участвующей в метаболизме холиевой кислоты и превращении ее в дезоксихолиевую (Kilpatrick et al., 1983). Высокое содержание холиевых кислот в помёте лактирующих самок контролируется гормоном пролактина, вырабатываемым аденогипофизом. Выработка материнского феромона на прямую зависит от рН фекалий детенышей (Lee, Moltz, 1980). У детенышей, лишенных возможности получать фекалии самки-матери, отмечаются аномалии развития ЦНС (Moltz, Lee, 1983; Lee, Moltz, 1984a, b).

Обнаружение защитных свойств холиевых кислот (в частности, дезоксихолиевой кислоты) в отношении эндотоксина, вырабатываемого *E. coli*, навело исследователей на мысль об их использовании для борьбы с НЭК у детей. Однако не только крысу можно использовать в качестве удобной модели для проведения исследований по изучению энтероколитов, с успехом могут использоваться и хомячки рода *Phodopus*

(Schulz, 1986). У хомячков, как и у крыс, смешанный тип питания, более короткий срок беременности (всего 18 дней), а средняя величина выводка составляет 5–7 детенышей. Хомячки становятся самостоятельными уже к 20-дн. возрасту и приступают к размножению в возрасте 45–60 дней. Наши эксперименты выявили несомненное сходство симптомов заболевания, развивающегося у детенышей хомячков при лишении их возможности получать секрет ДМ, с симптомами, отмеченными у крысят, что позволяет предложить мохноногих хомячков для использования в исследованиях по проблеме НЭЖ.

У детей и крысят стресс приводит к увеличению риска заболеваемости НЭЖ (Moltz, 1984). В наших экспериментах у детенышей хомячков всех экспериментальных групп наблюдается увеличение как абсолютной, так и относительной массы надпочечников, что свидетельствует о глубоком физиологическом стрессе. При этом, значения показателей заболеваемости и смертности хомячков, полностью лишенных возможности получать секрет ДМ, сходны с аналогичными показателями у крысят, лишенных возможности получать помёт самки-матери и подвергнутых холодовому стрессу.

В проявлениях воздействия «материнского феромона» крыс и секрета ДМ у хомячков Кэмпбелла роль важного, если не основного действующего фактора, играет микрофлора. Однако если в случае с крысами речь идет только об участии микрофлоры кишечника, то в нашем случае следует говорить о взаимодействии флоры кишечника и флоры ДМ хомячков. Содержимое ДМ из ротовой полости неизбежно должно попадать в пищеварительный тракт хомячков.

У крысят при переходе на самостоятельное питание в связи с бедной микрофлорой слепой кишки затруднено превращение холиевой кислоты в дезоксихолиевую (отвечающую за гидролиз длинноцепочечных жирных кислот) под действием липаз и всасывание стенками кишечника (Fernando-Warhakulasuriya et al., 1981). Наличие этой желчной кислоты в растущем организме во многом определяет процесс синтеза миелина, а кроме того, дезоксихолиевая кислота может участвовать в обезвреживании эндотоксина, вырабатываемого *E.coli*.

В содержимом ДМ хомячков в результате деятельности микрофлоры вырабатывается большое количество ферментов (см. главу 12), принимающих участие в процессах обмена веществ и нормального усвоения пищи. Полученные экспериментальные данные позволяют предположить, что в результате деятельности микрофлоры ДМ могут образовываться продукты, способствующие регуляции и нормализации ки-

шечной флоры, предотвращающие дисбактериозы и, как следствие, энтероколит. Однако эти вещества имеют природу отличную от желчных кислот, выполняющих подобную функцию у крыс. Вероятно, защитные функции секрета ДМ можно объяснить вырабатываемыми бактериями антибиотиками, способными тормозить развитие патогенной флоры кишечника. У детенышей хомячков, лишенных возможности получать содержимое ДМ, анализ помёта позволяет делать заключение о явном дисбактериозе. В составе экскрементов появляются клостридии (*Clostridium*), причем они присутствуют у детенышей, выкармливаемых прооперированными родителями, даже в возрасте 5–6 дней, когда в норме в кишечнике существует высокая кислотность среды, не позволяющая развиваться подобной флоре. Развитие клостридий отмечается только при значениях рН, соответствующих нейтральной или слабощелочной реакции среды (Bergey's Manual., 1974). Это позволяет констатировать, что удаление ДМ у родителей хомячков влияет на кислотно-щелочное равновесие в кишечнике детенышей. У прооперированных детенышей, вскармливаемых прооперированными родителями, определено измененное (по сравнению с нормой) соотношение палочко-кокковой флоры кишечника: доминирующую роль играют палочки и среди них, возможно, *E.coli*, способная вызывать НЭК. При этом у детенышей наблюдается сильное отставание в росте и развитии, а также проявления алиментарной недостаточности, выражающейся в облысении, шелушении кожного покрова, заболеваниях глаз и пр.

Таким образом, содержимое ДМ обладает способностью нормализовать флору кишечника детенышей хомячков. Возможно, секрет начинает «работать» еще в ротовой полости. Известно, что детеныши млекопитающих рождаются со стерильным кишечником (Hart, Powell, 1990) и получают флору от матери в первые несколько часов после рождения, подвергаясь при этом опасности получить и патогенную флору, например, ту же *E.coli* (Broes et al., 1988). Антибактериальными свойствами обладает слюна матери, которая вылизывает новорожденных, свои соски и тем самым до некоторой степени, предохраняет детенышей от заражения патогенной микрофлорой (Hart, Powell, 1990). В то же время слюна сама по себе не является гарантом полного уничтожения патогенной микрофлоры и, в частности *E.coli*, а только в определенной степени снижает ее численность (Hart, Powell, 1990). Можно допустить, что у хомячков секрет ДМ в сочетании со слюной оказывает соответствующее воздействие и принимает участие в регуляции флоры кишечника как детенышей, так и взрослых.

Общим для хомячков и крыс является наличие у самки-матери компенсаторного механизма с регуляцией по типу обратной связи. Пока кишечная флора крысят еще недостаточно развита, в организме матери под воздействием гормона пролактина и при регулирующей роли состава (рН) поедаемых самкой экскрементов детенышей вырабатывается большое количество так необходимой детенышам дезоксихолиевой кислоты. Это вещество выводится в составе кала, который поедается детенышами. То же самое происходит с хомячками. В период перехода детенышей на самостоятельное питание, когда их собственные ДМ еще недостаточно развиты, дефицит секрета ДМ восполняется за счет матери, у которой в этот период активность СЖК существенно возрастает. При этом у детенышей развивается характерная форма поведения, состоящая в вылизывании области углов рта самки. Нами также установлено, что с 5-го и вплоть до 11-го дня после рождения детеныши хомячков привлекаются запахом секрета ДМ самки-матери (глава 13). В этот период жизни у детенышей проявляются такие формы поведения, как слизывание секрета ДМ матери, нанесенного на нейтральный субстрат. Также и крысята, пока флора их кишечника не окончательно сформирована, и они испытывают нужду в экзогенном источнике дезоксихолиевой кислоты, привлекаются запахом фекалий матери, содержащих это необходимое им вещество.

Функциональная активность ДМ хомячков, так же как и выделение желчных кислот у самок крыс, вероятно, находится под контролем пролактина, так как кастрация, изменяющая уровень половых стероидов, не влияет на уровень этой активности.

Общим в проявлении действия «материнского феромона» крыс и содержащего ДМ мохноногих хомячков является также то, что дополнительное стрессирующее воздействие на фоне дефицита данных веществ увеличивает количество заболеваний энтероколитом. В экспериментах с крысами в качестве отдельного стрессирующего фактора было использовано воздействие низких температур (Moltz, Lee, 1981). В наших условиях стойкое увеличение массы надпочечников детенышей хомячков позволяет заключить, что экспериментальная ситуация сама по себе является сильным стрессирующим фактором. В случае максимального проявления стресса (III экспериментальная группа), уровень смертности детенышей в выводах составил более 40% — величина, аналогичная полученной для крыс в наиболее жестких условиях эксперимента. Следует подчеркнуть, что у хомячков мы наблюдали вполне объяснимое отставание в росте и развитии, усиливающееся по мере

возрастания степени воздействия, а также авитаминоз, что может быть результатом дефицита секрета ДМ, в состав микрофлоры которого входят бактерии, продуцирующие все витамины группы В, а также специфических ферментов и незаменимых аминокислот.

Продемонстрирована роль секрета ДМ в выживаемости и развитии детенышей джунгарских хомячков (Хруцова, 2007). Проанализированы четыре группы: в первой детеныши получали секрет ДМ от родителей и сибсов; во второй — секрет ДМ только от родителей; в третьей — секрет ДМ только от сибсов; в четвертой — вообще не получали секрета (ДМ были удалены у родителей за 1–1.5 мес. до рождения выводка, а у детенышей — в возрасте 7–8 дн.).

Результаты экспериментов показали, что в отличие от хомячка Кэмпбелла, у которого полный дефицит секрета ДМ приводит к отставанию в росте и развитии детенышей обоих полов, к массовой диспепсии и гибели детенышей, у джунгарского хомячка подобная ситуация не отражается на выживаемости детенышей и не вызывает у них диспепсии, но ведет к отставанию в росте и развитии. Наиболее ярко эти явления демонстрируют детеныши, вообще не получавшие секрета (группа 4) и не получавшие его от сибсов (группа 2) (Хруцова, Васильева, 2004; Хруцова, 2007). В целом, полученные результаты свидетельствуют о большей устойчивости джунгарских хомячков по сравнению с хомячками Кэмпбелла к такому стрессирующему фактору, как дефицит секрета ДМ.

Подобный вывод подтверждает общую тенденцию, прослеживающуюся в группе и свидетельствующую о более широких адаптивных возможностях эволюционно более молодого вида — джунгарского хомячка.

12.3. Влияние биологически значимых экскретов взрослых особей хомячка Кэмпбелла и джунгарского на половое созревание их детенышей

Участие секретов специфических кожных желез родителей в регуляции полового созревания детенышей показано для ряда видов грызунов. В частности, на хомячке Кэмпбелла продемонстрировано, что секрет среднебрюшной железы (СБЖ) половозрелых самцов ускоряет половое созревание самок, но тормозит его у самцов (Соколов и др., 1989, 1991; Васильева, 1990). Аналогичное влияние на созревание молодняка оказывает секрет СБЖ монгольской песчанки (*Meriones unguiculatus*) (Vasilieva, 1995, 2000) и боковых желез сирийского хомяка (*Mesocricetus*

auratus) (Sokolov et al., 1992). Последний вид, как известно, является строго одиночным, и влияние запаха секретов самцов на детенышей в раннем постнатальном онтогенезе возможно только в лабораторных условиях, но никак не в природных популяциях. И, соответственно, его роль в регуляции развития молодняка в природе весьма сомнительна. На хомячках *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* исследовано влияние секрета дополнительных мешочков (ДМ) в устье защечных мешков на рост и развитие детенышей обоего пола (Кузнецова, Васильева, 2003; Хрущова и др. 2006; Хрущова, 2007). На хомячке Кэмпбелла работа была проведена на детенышах, отсаженных от родителей в возрасте 11 дней и содержащихся в однополых группах на специальном рационе (Кузнецова, Васильева, 2003). Ежедневно экспериментальным животным перорально давали секрет ДМ самцов-доноров, а контрольным детенышам — воду. В возрасте 30 дней у экспериментальных и контрольных животных определяли массу тела и половых органов (семенника и эпидидимиса у самцов и рога матки и яичника у самок). Анализ полученных результатов позволил авторам сделать вывод, что секрет ДМ самцов ускоряет половое развитие детенышей-самок и подавляет развитие самцов, а также приводит к возрастанию вариабельности молодых особей по уровню развития половой системы.

Эксперименты на джунгарских хомячках проведены по иной методике, чем на хомячках Кэмпбелла (Хрущова, Васильева, 2004; Хрущова и др., 2006; Хрущова, 2007). Детеныши содержались до 30 дн. возраста в выводках с обоими родителями, которые были: 1) ложнооперированы (контроль); 2) у обеих родителей ДМ были удалены (группа II); 3) ДМ были удалены только у самца, а самка ложно оперирована (группа III); 4) ДМ были удалены только у самки, а самец был ложно оперирован (группа IV). В возрасте 30-дн. у животных всех экспериментальных групп и контрольных определяли массу тела и половых органов (семенника и эпидидимиса у самцов и рога матки и яичника у самок). На основании полученных данных авторы делают вывод, что запах секрета ДМ самцов приводит к ускорению полового созревания детенышей-самок, а секрет ДМ самок подавляет созревание не только особей своего пола, но и особей противоположного. Таким образом, обнаруженный эффект влияния запаха секрета ДМ самцов на созревание детенышей-самцов и самок у хомячка Кэмпбелла и джунгарского сходны и аналогичны результатам, полученным для секрета СБЖ монгольских песчанок и секрета боковых желез самцов сирийских хомячков.

Что же касается тормозящего влияния запаха секрета ДМ самки-матери на созревание детенышей самцов и самок джунгарских хомячков, то этот факт не получил должного объяснения авторами работы (Хрущова и др., 2006; Хрущова, 2007). По нашим данным, экспозиция секрета ДМ самок джунгарских хомячков взрослым самцам своего вида вызывала достоверное снижение у последних уровня тестостерона — гормона, связанного как с репродукцией, так и с агрессивным поведением (см. главу 13). Подобный эффект направлен на снижение агрессивности взрослых самцов по отношению к самке и ее детенышам, так как в природе самцы этого вида достаточно регулярно посещают свои «семьи» и проводят время с детенышами (Телицына, 1993). Можно предположить, что эффект подавления репродуктивного созревания детенышей-самцов секретом ДМ самки-матери является просто побочным результатом эффективного влияния запаха этого секрета на взрослых самцов. Тем более, что в природных условиях влияние запаха самки на потомство прекращается после 18-го дня жизни детенышей, с уходом самки в другую нору для следующих родов (см. главу 20).

Глава 13. Роль секретов специфических кожных желез и других естественных метаболитов в химической коммуникации каждого из исследуемых видов

Широко известен факт привлекательности для детенышей млекопитающих запаха гнезда и тела матери (Leon, 1983). Это явление продемонстрировано и на целом ряде грызунов: мышах (*Mus musculus*) (Breen, Lenschner, 1977), крысах (*Rattus norvegicus*) (Leon, 1975), сирийских хомяках (*Mesocricetus auratus*) (Devor, Schneider, 1974), монгольской песчанке (*Meriones unguiculatus*) (Gerling, Yahr, 1982) и некоторых других. Обычно детеныши предпочитают материнский запах (или запах гнезда) запаху нелактирующих самок, самцов или нейтральному фону. Лишь у нескольких видов грызунов показано предпочтение детенышами запахов отдельных экскретов самки-матери. Например, детенышей сирийского хомяка в возрасте с 7-го по 14-й дни привлекает запах вагинального секрета самки-матери (Johnston, Colpin, 1979), а детенышей крыс в период с 14-го по 27-й дни постнатального онтогенеза — запах помета самки-матери (открытие материнского феромона связано именно с этим интересным фактом) (Leon, Moltz, 1971).

Нами была проверена привлекательность запаха секрета ДМ специфических комплексов в углах рта самки-матери для детенышей хомячка Кэмпбелла и джунгарского в период с 4-го по 18-й дни постнатального онтогенеза.

В экспериментах были использованы 300 детенышей мохноногих хомячков (*Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*) (по 150 особей обоих полов каждого из исследуемых видов), начиная с 4-дн. возраста, так как в более раннем возрасте у них еще недостаточно развиты локомоторные функции. Предельный возраст для исследуемых детенышей — 18 дней, связан с тем, что в природе молодые хомячки, как правило, именно в этом возрасте покидают самку-матерью (Васильева, 1990; Телицына, 1993).

Детенышам предлагался альтернативный выбор между субстратом (ватой) с запахом секрета ДМ самки-матери и чистой ватой (Соколов, Феоктистова, 1999). В течение трехминутного теста учитывали время, которое требовалось детенышу, чтобы найти обе ватки, и время, которое детеныш проводил в вате с запахом и без, а также некоторые поведенческие реакции детенышей: лизание ватки, вокализацию, дефекацию около или на ватке.

Полученные результаты представлены в таблицах 13.1 и 13.2 и на рисунках 13.1 а, б, и 13.2 а, б. Анализ полученных данных свидетельствует, что количество детенышей, находивших вату с запахом, быстро растет с 25% у 4-дн. детенышей до 30% у 6-дн. детенышей хомячка Кэмпбелла и 7-дн. детенышей джунгарского хомячка. Нахождение ваты с запахом в 100% случаев отмечается у хомячков Кэмпбелла в возрасте 11 дней, а у джунгарских — в возрасте 9 дн. (рис. 13.1а, б).

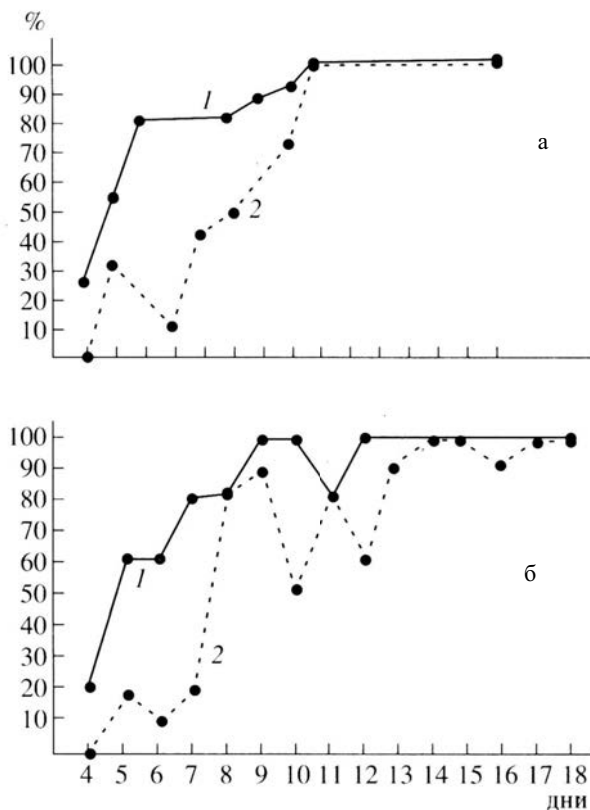


Рис. 13. 1. Частота (в % от общего количества тестов) обнаружения детенышами хомячка Кэмпбелла (а) и джунгарского (б) ваты с запахом секрета ДМ самки-матери (1) и чистой (2). По оси ординат — процент обнаружения; по оси абсцисс — возраст детенышей, дни.

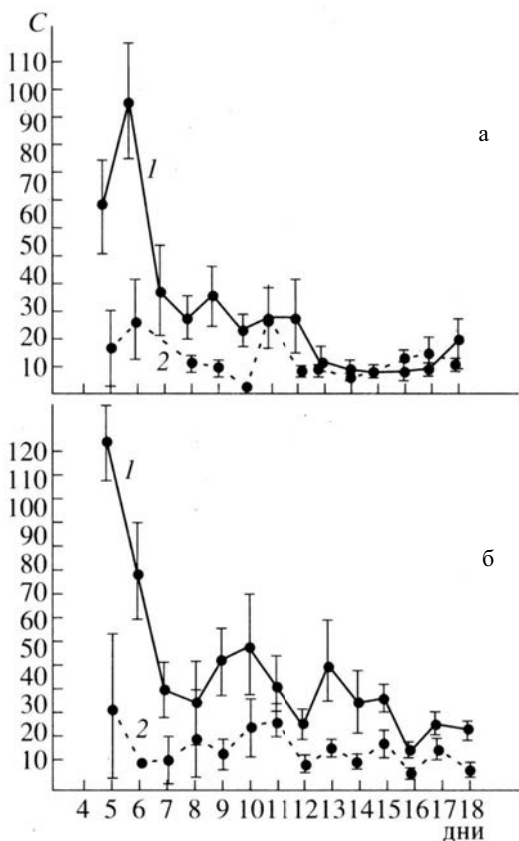


Рис. 13.2. Время, проводимое детенышами хомячка Кэмпбелла (а) и джунгарского (б) в вате с запахом секрета ДМ самки-матери (1) и чистой вате (2). По оси ординат — время, с; по оси абсцисс — возраст детенышей, дни.

Интересную информацию дает анализ бюджета времени, проводимого детенышами обоих видов в вате с запахом ДМ самки-матери и в чистой вате (рис. 13.2а, б).

До 11-дн. возраста детеныши обоих видов проводят в вате с запахом ДМ самки достоверно больше времени, чем в чистой вате ($P < 0.001$, табл. 13.1, 13.2). На 6-й день у детенышей обоих видов проявляются такие формы поведения, как активное обнюхивание и лизание

Таблица 13.1. Реакция детенышей хомячка Кэмпбелла на запах секрета ДМ самки-матери

Возраст детенышей (дни)	Время (с)			
	нахождения ваты		пребывания в вате	
	с запахом	без запаха	с запахом	без запаха
4	105.0±45.0	—	там и сидят	—
5	61.7±18.4	60.0±29.1	64.8±15.3*	15.0±14.0
6	52.1±12.5	59.0±20.0	102.0±19.1*	25.0±15.0
7	73.6±13.6	—	34.3±14.9*	—
8	87.1±15.7	—	25.9±7.7*	10.6±3.7
9	106.9±14.3	101.0±18.2	33.6±9.6*	8.6±2.9
10	75.3±18.3	—	21.8±5.0*	—
11	75.1±16.7	66.8±12.6	25.0±13.7	26.1±11.8
12	24.6±4.6	51.5±11.2	25.6±13.1	7.4±1.3
13	38.5±11.3	57.4±11.3	11.0±4.4	8.9±2.3
14	59.1±12.8	87.0±12.4	7.7±2.3*	1.0±0.2
15	44.8±15.7	31.1±5.9	6.4±2.2	6.3±1.9
16	45.1±9.7	53.3±11.6	7.6±1.5	11.2±6.7
17	18.7±3.3	28.5±6.4	8.6±1.6	15.1±5.3
18	20.1±5.5	34.0±6.8	18.7±6.1	10.0±2.3

* — достоверность отличий от времени пребывания в вате без запаха ($P < 0.05$).

ватки с секретом, вокализация и дефекация около этой ватки. На 11-й день детеныши обоих видов перестают демонстрировать предпочтение ватки с запахом (день начала созревания у хомячка Кэмпбелла и перед началом созревания у джунгарского хомячка). Это, вероятно, связано с тем, что с этого дня более важными для детёнышей становятся зрительные стимулы. После 11-го дня у детенышей хомячка Кэмпбелла ослабевает интерес к запаху ДМ самки-матери, и они проводят одинаковое время как в вате с запахом, так и без него (табл. 13.1). Детеныши же джунгарского хомячка проводят одинаковое время как в вате с запахом, так и в чистой вате только на 11-й день постнатального онтогенеза, а затем, вплоть до 15-го дня вновь демонстрируют достоверно большее предпочтение ваты с запахом ДМ самки-матери (табл. 13.2).

Таблица 13.2. Реакция детенышей джунгарского хомячка на запах секрета ДМ самки-матери

Возраст детенышей (дни)	Время (с)			
	нахождения ваты		пребывания в вате	
	с запахом	без запаха	с запахом	без запаха
5	54.5±13.7	—	126.0±13.8	
6	59.5±17.9	—	78.7±16.7*	10.0±9.0
7	73.7±23.9	84.5±38.5	34.9±10.5*	11.0±9.0
8	31.3±7.3	59.8±14.2	31.0±15.6	18.8±15.2
9	54.0±10.0	47.6±12.5	46.3±12.3*	13.3±5.1
10	59.1±17.9	57.0±27.8	51.3±19.6	23.2±10.4
11	58.1±17.0	89.9±17.2	39.1±9.4	27.5±6.1
12	47.6±6.4	66.3±14.3	23.4±5.8*	7.6±2.5
13	36.1±9.7	40.4±10.5	46.3±15.3	15.0±2.3
14	49.0±9.0	60.2±12.6	32.1±11.5*	10.6±2.9
15	49.6±10.2	41.0±7.6	33.0±4.7*	17.0±4.4
16	31.4±6.9	49.9±13.2	13.6±1.9	7.3±1.8
17	15.7±3.8	19.0±4.2	25.2±3.7	17.3±4.5
18	19.6±4.4	25.0±5.3	21.6±3.0*	7.8±1.6

Обозначения как в табл. 13.1

Наиболее сильное привлечение запахом ДМ самки-матери у детенышей обоих исследуемых видов наблюдается с 5-го по 11-й дни постнатального онтогенеза. Этот факт хорошо согласуется с данными по формированию ДМ в онтогенезе (глава 7). Именно в указанный период детеныши испытывают явный недостаток в секрете ДМ, особенно необходимый им в период перехода на самостоятельное питание. Тот факт, что детеныши, начиная с 6-дн. (для хомячка Кэмпбелла) и 8-дн. (для джунгарского хомячка) возраста начинают не только обнюхивать, но и активно лизать ватку с секретом, подтверждает, что этим они восполняют недостающее количество секрета ДМ за счет самки (рис. 12.1). Такое вылизывание способствует передаче бактериальной флоры секрета ДМ от матери к детенышам, что приводит к ее нормальному формированию (Феоктистова, 1994; Ушакова, 2006).

Различия в поведении детенышей двух исследуемых видов, отмеченные при хронометраже свидетельствуют о видовых особенностях постнатального онтогенеза детенышей. В частности, они выражаются в более медленном развитии ДМ у детенышей джунгарского хомячка, по сравнению с детенышами хомячка Кэмпбелла. Это хорошо совпадает с морфологическими данными о формировании этих структур у исследуемых видов (см. главу 7) и позволяет сделать вывод о более длительной временной зависимости детенышей джунгарского хомячка от внешних источников секрета ДМ.

13.1. Значение различных естественных экскретов для распознавания пола

Естественные экскреты играют важную роль в разных аспектах химической коммуникации, в частности, в распознавании пола.

Способность животных распознавать пол по запаху мочи, вагинальных выделений, общему запаху тела, слюны и помёту показана для разных таксономических групп млекопитающих: копытных, хищных, низших и человекообразных обезьян (Aron, 1979; Adams, 1980; Феромоны и поведение, 1982; Химические сигналы, 1982; Brown, 1985; Doty, 1986; Новиков, 1988; Суров, 2006 и др.). Но наибольший интерес в контексте наших исследований представляют работы, проведенные на представителях отряда грызунов и, в частности, на хомячках рода *Phodopus*. *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* продемонстрировали принципиальную способность распознавать пол конспецификов по общему запаху тела в поведенческих тестах (Heisler, 1984; Reasner, Johnston, 1987). Для хомячка Кэмпбелла была показана высокая социальная значимость мочи, запаха секрета среднебрюшной железы (СБЖ) конспецификов. Самцы данного вида привлекаются запахом секрета этой железы как самцов, так и самок, а самки — запахом секрета СБЖ только особей противоположного пола (Васильева, 1990; Lai et al., 1996).

Мы исследовали способности самцов всех трех видов рода *Phodopus* распознавать пол конспецификов по запаху мочи, кала, секретов СБЖ и ДМ (последнее для хомячков Кэмпбелла и джунгарских).

Для установления принципиальной возможности участия исследуемых запахов в распознавании пола мы использовали: 1) метод регистрации времени исследования пары одновременно предъявляемых запаховых стимулов, отличающихся по какому-либо параметру; 2) метод регистрации поведенческих ответов подопытных особей на территории

ях с разным запаховым фоном.

При первом методе нами был использован тест, который часто применяют для изучения химической коммуникации млекопитающих, — регистрация продолжительности исследовательской реакции на различные запаховые стимулы (Doty, 1975). По разнице во времени исследования каждого из предлагаемых веществ определяют способность животных различать эти сигналы. Вопрос о том, почему одни пахучие вещества исследуются дольше, чем другие, и какие физиологические реакции происходят в организме особи-реципиента во время экспозиции обонятельного сигнала поднимался в литературе многократно, однако целенаправленно не изучался. В работе А.В. Сурова (2006) на сирийских хомяках показана зависимость между продолжительностью исследовательской реакции и информационным содержанием источника запаха, и было высказано предположение о том, что если продолжительность исследования одного и того же типа образца достоверно не зависит от типа альтернативного сигнала, то это, скорее всего, можно интерпретировать как время, необходимое для считывания информации. Если же время, проводимое около образца, зависит от условий предъявления (одиночное, групповое или парное воздействие), то это иной тип воздействия — возбуждение, пусковой механизм для разворачивания других форм поведения, изменение гормонального статуса (Суоров, 2006).

На опознавание образца требуется несколько секунд. Сам же обонятельный сигнал, видимо, служит для достижения определенного порога возбуждения, вслед за которым возможна реализация соответствующих форм поведения. Продолжительность исследовательской реакции позволяет оценить степень воздействия сигналов на поведение реципиента, а следовательно, сравнить их биологическую значимость (Суоров, 2006).

Процедура предъявления запаховых стимулов и их сбора при работе с хомячками рода *Phodopus* описана в статьях (Феоктистова, 1994; Феоктистова, Васильева, 1995; Соколов, Феоктистова, 1996). Всего в работе в качестве подопытных особей было использовано 30 взрослых, сексуально опытных самцов (по 10 животных каждого вида).

За месяц до начала экспериментов животные были переведены в условия естественного освещения (конец июля — начало августа), т.е. хомячки демонстрировали свои предпочтения в период, соответствующий летнему световому режиму и пику размножения в природе.

За 5 дней до начала наблюдений подопытных особей для облегчения работы помещали поодиночке в ванночки с площадью дна 24×12 см. Наблюдения проводили во время максимальной активности животных — с 22 до 24 часов.

Второй методический подход основан на регистрации поведенческих ответов животных на территориях с различным запаховым фоном. Данная методика хорошо зарекомендовала себя в работе с мохноногими хомячками, так как у них имеются специфические формы маркировочного поведения. Так были обнаружены различия в поведенческом ответе на общий запах тела у хомячка Кэмпбелла (Reasner, Johnston, 1987) и у джунгарского хомячка (Heisler, 1984).

Техника проведения эксперимента была следующей. В чистую пластиковую ванночку, размером 44×27×19 см, насыпали слой чистых стружек (обычной подстилки при содержании животных) толщиной 2–3 см. Затем в центр арены наносили около 0.25 мл тестируемого пахучего вещества (мочи, раствора секрета СБЖ, ДМ) и выпускали тестируемого хомячка. В течение 10 мин регистрировали следующие элементы поведения (по: Соколов и др. 1988; Васильева, 1990): мечение СБЖ; мечение ано-генитальной областью; расчесывание боков тела и брюшка задней лапой; раскапывание субстрата; купание; умывание мордочки; чистки; вертикальная активность (стойки на задних лапах с упором на стенку); позы внимания (стойки на задних лапах без упора). Первые пять форм поведения входят в единый комплекс маркировочного поведения (КМП), выделенный на основании проведения ситуационного анализа. Умывания и чистки относятся к комфортному поведению, а стойки с упором на стенку и без — к исследовательской активности зверьков (Соколов и др., 1988; Васильева, 1990).

Было проведено 7 серий экспериментов: 1 — чистая территория; 2 — территория с запахом мочи самцов-доноров; 3 — территория с запахом мочи самок-доноров; 4 — территория с запахом СБЖ самцов-доноров; 5 — территория с запахом СБЖ самок-доноров. В отдельном тесте (с самостоятельным контролем) был исследован поведенческий ответ самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского на запах секрета ДМ самцов и самок-конспецификов.

В качестве подопытных особей использовали по 20 взрослых, сексуально опытных самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского и 10 самцов хомячка Роборовского. Животные участвовали в разных сериях экспериментов с интервалом в 3 дня. Все тестируемые хомячки до проведения экспериментальных серий содержались в

парах. Их возраст в период проведения экспериментов составлял 4–6 мес.

В качестве особей-доноров использовали по 28 взрослых, 4–7 мес. самцов и по 20 половозрелых самок каждого из исследуемых видов.

Экскреты от самок-доноров получали только в период, когда они находились в состоянии диэструса (д.э.). Физиологическое состояние самок определяли по картине вагинального мазка и в поведенческих тестах.

Секрет СБЖ и ДМ собирали непосредственно перед предъявлением подопытным хомячкам. Техника сбора была следующей: чистым ватным тампоном секрет собирали от 3–4 особей-доноров (такое количество животных было использовано в целях сведения к минимуму влияния индивидуальных особенности доноров на поведенческую реакцию реципиентов). Полученные 3–4 мг секрета разводили в 1 мл дистиллированной воды, а затем суспензию наносили с помощью пипетки на экспериментальную арену, покрытую слоем стружек. Мочу для предъявления собирали накануне проведения эксперимента и хранили в холодильнике. Для сбора мочи особей-доноров помещали в индивидуальные клеточки с сетчатым полом, под которым находились листы чистого полиэтилена. Мочу собирали автоматической пипеткой сразу после выделения. Для предъявления смешивали образцы, полученные от 3–4 доноров.

Таблица 13.3. Время исследования (с) различных экскретов самцами трех видов *Phodopus* ($X \pm Sx$)

Экскрет	<i>Ph. campbelli</i> (n=10)	<i>Ph. sungorus</i> (n=10)	<i>Ph. roborovskii</i> (n=10)
Моча самца	13.9±2.4	6.3±1.2	7.2±2.6
Моча самки	26.4±5.5*	15.5±2.9**	19.1±6.0*
Кал самца	9.7±2.3	4.9±0.9	13.6±3.9
Кал самки	21.7±6.7	8.7±1.6*	14.8±4.3
СБЖ самца	10.5±1.9*	9.5±0.9**	14.6±4.5*
СБЖ самки	5.4±1.3	4.6±0.3	9.7±3.9
ДМ самца	5.3±0.7	6.2±1.5	–
ДМ самки	5.6±0.9	5.2±1.0	–

*, ** — достоверность отличий от запаха экскрета особей противоположного пола ($P < 0.05, 0.01$, соответственно).

Результаты экспериментов по регистрации времени исследовательской реакции на пару одновременно предъявляемых обонятельных стимулов представлены в таблице 13.3. По полученным данным самцы хомячков всех трех видов достоверно дольше исследуют запах мочи самок-конспецификов, по сравнению с аналогичным запахом самцов и запах секрета СБЖ самцов, по сравнению с аналогичным запахом самок. Что касается запаха кала, то только самцы джунгарского хомячка достоверно дольше исследуют этот запах от самок-конспецификов. Два других исследуемых вида аналогичной картины не демонстрируют. Время

Таблица 13.4. Суммарная частота проявления (за 10 мин) элементов поведения самцами хомячка Кэмпбелла на чистой территории (контроль) и на территориях с запахом самцов и самок (д.э.) своего вида ($X \pm S_x$)

Элементы поведения	Чистая территория (контроль)	Моча		СБЖ	
		самца	самки	самца	самки
↑	46.8±9.7	40.3±12.4	31.7±11.0	46.3±10.6	40.1±7.9
Г	46.1±11.3	44.8±8.9	30.4±7.9	41.5±10.1	50.4±9.3
К	15.4±2.6	21.2±4.5	20.7±3.8	10.7±1.4	24.3±3.0*
о					о
v	5.5±1.9	6.2±2.9	5.6±1.8	4.6±1.1	7.0±2.5
У	3.5±0.5	4.9±0.8	3.1±0.6	4.2±0.7	4.1±0.3
Z	4.2±0.5	5.1±0.9	4.0±0.7	4.8±0.8	4.4±0.7
Купание	5.3±3.1	6.3±3.0	1.2±0.5	5.8±4.3	4.8±3.0
Марк.АГО	0.2±0.2	4.6±1.6	8.2±1.9	0.4±0.2	2.7±1.3*
		ooo	ooo		ooo
Марк. СБЖ	0.2±0.2	1.4±0.9	3.3±1.1	0.1±0.1	7.1±2.9**
			о		ooo

Условные обозначения: ↑ — стойки с упором на стенку; Г — стойки без упора на стенку; К — раскапывание субстрата; V — расчесывание брюха и боков тела; У — умывание мордочки; Z — чистка тела; Марк.АГО — маркирование территории ано-генитальной областью; Марк. СБЖ — маркирование территории секретом среднебрюшной железы.

о, oo, ooo — достоверность отличий от чистой территории ($P < 0.05, 0.01, 0.001$, соответственно); *,*** — достоверность отличий от запаха самца ($P < 0.05, 0.001$, соответственно).

Таблица 13.5. Суммарная частота проявления (за 10 мин) элементов поведения самцами джунгарского хомячка на чистой территории (контроль) и на территориях с запахом самцов и самок (д.э.) своего вида ($X \pm S_x$)

Элементы поведения	Чистая территория (контроль)	Моча		СБЖ	
		самца	самки	самца	самки
↑	72.2±21.3	76.8±12.1	67.8±11.5	74.4±13.9	124.3±14.7*
Г	17.2±3.1	40.1±5.9 oo	43.4±6.1 oo	43.1±8.1 oo	65.2±6.3* oo
К	23.2±2.6	15.9±2.6	13.8±2.3 o	11.2±2.4 oo	14.0±4.1
V	4.6±3.8	1.9±1.6	0.8±0.4	1.8±0.8	0.8±0.4
У	4.0±0.5	6.5±0.7	7.3±0.9	7.3±0.8	7.3±0.9
Z	2.8±0.6	3.8±0.8	3.3±0.3	4.7±0.6	2.3±0.4
Купание	0.1±0.1	0.3±0.2	0.2±0.1	0.1±0.1	0.2±0.1
Марк.АГО	0.2±0.1	0.7±0.6	7.3±1.8*** ooo	0.1±0.1	0.1±0.1
Марк..СБЖ	5.9±2.0	8.9±3.2	6.7±2.9	19.1±5.9 o	10.3±1.7

Условные обозначения как в табл. 13.4.

исследования запаха секрета ДМ самок- и самцов-конспецификов самцами хомячков Кэмпбелла и джунгарского не различается (табл. 13.3).

Результаты экспериментов по регистрации поведенческих ответов тестируемых самцов двух исследованных видов хомячков приведены в таблицах 13.4–13.8.

Самцы хомячка Кэмпбелла в ответ на запах мочи самок демонстрируют достоверное возрастание маркировки ано-генитальной областью (таблицах 13.4), по сравнению с аналогичным запахом самцов и контролем. В ответ на запах секрета СБЖ самок у этого вида отмечается достоверное возрастание маркировки СБЖ и такого поведенческого элемента, как раскапывание субстрата, по сравнению с контролем и аналогичным запахом самцов (табл. 13.4).

Самцы джунгарского хомячка в ответ на запах мочи самок также активнее метят ано-генитальной областью (табл. 13.5), по сравнению с реакцией на запах мочи самцов и с контролем.

При предъявлении самцам джунгарского хомячка запаха секрета СБЖ самок-доноров у них наблюдается лишь некоторое (статистически недостоверное) снижение уровня маркирования СБЖ, по сравнению с ответом на запах СБЖ от самцов-доноров. При этом, тестируемые самцы не метят ано-генитальной областью. Уровень исследовательской активности самцов при предъявлении им запаха секрета СБЖ самок-доноров достоверно выше таковой, отмеченной в ответ на запах СБЖ самцов своего вида (табл. 13.5).

Самцы хомячка Роборовского в ответ на запах мочи самок также демонстрируют достоверное возрастание маркировочной активности (ано-генитальной областью и секретом СБЖ суммарно) (табл. 13.6), по сравнению с аналогичным запахом самцов и с контролем. В ответ на запах СБЖ самок-доноров у самцов хомячка Роборовского наблюдается лишь некоторое (статистически недостоверное) снижение уровня маркирования СБЖ по сравнению с ответом на запах СБЖ от сам-

Таблица 13.6. Суммарная частота проявления (за 10 мин) элементов поведения самцами хомячка Роборовского на чистой территории (контроль) и на территориях с запахом самцов и самок (д.э.) своего вида ($X \pm S_x$)

Элементы поведения	Чистая территория (контроль)	Моча		СБЖ	
		самца	самки	самца	самки
↑	21.4±5.4	33.8±9.2	36.0±10.1	33.1±11.4	28.6±9.7
Г	15.6±3.1	17.4±2.6	21.7±2.7	16.3±2.4	14.3±3.3
К	4.2±2.0	4.5±1.4	7.3±2.1	4.1±1.2	4.0±1.5
V	0.8±0.6	0.2±0.1	0.8±0.5	1.1±0.4	1.7±0.8
У	19.0±4.9	10.8±2.6	15.3±4.6	13.2±3.2	9.3±2.6
Z	2.7±0.7	2.0±0.6	5.5±2.0	2.0±0.4	5.2±1.7
Марк. СБЖ и АГО	2.1±0.8	10.3±2.1	23.6±2.6***	13.5±2.0	8.5±1.7
		ooo	ooo	ooo	ooo

Условные обозначения как в табл. 13.4.

Таблица 13.7. Поведенческий ответ (за 10 мин) самцов хомячка Кэмпбелла на запах секрета ДМ, полученный от самцов- и самок-доноров своего вида ($X \pm S_x$)

Частота проявления по- допытных хомячками элементов поведения	Запах секрета ДМ от особей-доноров	
	самцов	самок
М сбж	0.8±0.4	0
М аго.	2.7±1.1	1.3±1.0
V	21.7±4.0	6.5±1.9*
К	9.0±2.4	8.9±2.2
У	8.7±0.7	9.6±1.2
Z	7.0±1.0	4.9±0.5
↑	33.6±10.1	51.3±12.1
Г	23.4±5.1	51.6±9.0*

Условные обозначения как в табл. 13.4. *, **, *** — достоверность отличий от частоты проявления соответствующего элемента поведения, отмечаемого на территории с запахом ДМ самцов—доноров ($P < 0.05, 0.01, 0.001$, соответственно).

Таблица 13.8. Поведенческий ответ (за 10 мин) самцов джунгарского хомячка на запах секрета ДМ, полученный от самцов и самок доноров своего вида ($X \pm S_x$).

Частота проявления тес- тируемыми хомячками элементов поведения	Запах секрета ДМ от особей-доноров	
	самцов	самок
М сбж	9.9±3.2	0.1±0.09**
М аго.	2.7±0.6	9.5±1.7***
V	2.0±1.4	3.5±2.4
К	13.1±1.5	10.8±1.8
У	7.4±0.9	4.7±0.5
Z	3.5±0.4	2.9±0.6
↑	81.6±16.2	96.3±18.1
Г	40.1±4.8	54.5±7.5

Условные обозначения как в табл. 13.4 и табл. 13.7.

цов-доноров. Повышение маркировочной активности на запах СБЖ самцов является достоверным по сравнению с контролем (табл. 13.6).

Следует подчеркнуть, что, хотя и можно выделить общие тенденции в поведенческом ответе всех трех видов хомячков на запахи разных экскретов особей-конспецификов обоих полов, каждый из предлагаемых стимулов вызывает особенные по характеру и силе ответы.

Поведение хомячков Кэмпбелла на территории с запахом ДМ от самцов-конспецификов отличается от поведения в ответ на запах ДМ от диэстральных самок-конспецификов (табл. 13.7). На территории с запахом секрета ДМ от самцов-доноров достоверно выше проявляется частота расчесываний боков тела и брюшка, входящих в КМП. В то же время на территории с запахом ДМ от диэстральных самок достоверно возрастает частота исследовательской активности, и, в частности, стоек без упора на стенку.

Подопытные самцы джунгарского хомячка также по-разному ведут себя на территориях с запахом ДМ от самцов и самок-доноров своего вида (табл. 13.8). Если на территории с запахом ДМ от самцов-доноров мечение СБЖ проявляется достоверно чаще, то на территории с запахом ДМ от самок-доноров достоверно возрастает проявление мечения ано-генитальной областью.

Полученные результаты наглядно демонстрируют, что самцы всех трех видов хомячков рода *Phodopus* распознают пол по запаху мочи, секрету СБЖ, запаху ДМ (последнее для хомячка Кэмпбелла и джунгарского) и по запаху кала (для джунгарского хомячка). Следует еще раз подчеркнуть, что эти предпочтения характерны для самцов в летний период. В другие сезоны года картина предпочтений будет иной (см. гл. 24).

Однако, распознавание пола особей-конспецификов — лишь первый необходимый «шаг» для осуществления самого главного жизненного процесса — репродукции. Следующим «шагом», необходимым для разворачивания характерного полового поведения, является распознавание физиологического состояния самок.

13.2. Роль различных естественных экскретов в распознавании физиологического состояния

В исследованиях химической коммуникации млекопитающих большое внимание уделяется проблеме распознавания самцами физиологического состояния самок, так как без этого невозможна реализация нормального полового поведения. Млекопитающие могут определять

физиологическое состояние особей по запаху различных экскретов — мочи, кала, запаха вагинального секрета, секретов специфических кожных желез. В экспериментах с хомячками Кэмпбелла была показана принципиальная способность самцов распознавать физиологическое состояние самок по запаху вагинального секрета (Телицына, 1993; Ушакова, 2006; Суров, 2006). В экспериментах с хомячком Кэмпбелла и джунгарским показано также, что самцы дольше исследуют запах секрета ДМ самок в послеродовом эструсе, чем у диэстральных самок (Феоктистова, 1994; Феоктистова, Васильева, 1995).

Однако, поведенческих и физиологических реакций млекопитающих на отдельные обонятельные сигналы, связанные с рецептивностью самок, описано немного, что скорее всего связано с тем, что даже такие «сильные» стимулы действуют в комплексе с сигналами других модальностей (Суров, 2006). В работах Захса (Sachs, 1997) например, показано, что у большинства самцов крыс, помещенных в воздушный поток, проходящий через клетку с эстральными самками-конспецификами, наблюдается эрекция. В то же время, помещение в клетку к самцу подстилки от эстральной самки хотя и вызывает у него более продолжительную исследовательскую реакцию, чем на подстилку диэстральной самки, но эрекция не возникает.

Для выявления характера изменения уровня тестостерона и кортизола в плазме крови самцов хомячков рода *Phodopus* в ответ на экспозицию экскретов самок-конспецификов, находящихся в состоянии послеродового эструса и в неэстральном, мы исследовали гормональный ответ самцов всех трех видов рода на запах мочи, секрета СБЖ и ДМ (последний для хомячков Кэмпбелла и джунгарских). Повышение уровня кортизола в плазме крови подопытных животных может свидетельствовать о стрессорирующей роли этих экскретов.

Все эксперименты были проведены на животных, содержащихся при световом режиме и температуре, соответствующих летнему сезону.

Во время проведения эксперимента в «домашнюю» клетку тестируемого самца помещали фильтровальную бумагу диаметром 40 мм, на которую дозатором было нанесено 100 мкл исследуемого экскрета. После 30 мин экспозиции у каждого самца брали 0.4–0.5 мл крови из подъязычной вены.

Кровь, собранную в гепаринизированные капилляры (Fisherbrand), переносили в одноразовые пробирки и центрифугировали 20 мин при 6000 об/мин. Плазму переносили автоматической пипеткой в новую одноразовую пробирку, замораживали и хранили при -18°C . Концен-

трацию тестостерона и кортизола определяли методом иммуноферментного анализа на твердых полистироловых пластинках с использованием наборов реагентов ИФА-тестостерон и ИФА-кортизол компании «Иммунотех» (Москва). Перекрестная реакция антител к тестостерону с другими стероидами составила 9% для 5-дигидротестостерона, 1% — для 11-гидрокситестостерона, 1% — для 5-андростан-3.17-диола, для всех остальных протестированных стероидов — менее 0.1%. Перекрестная реакция антител к кортизолу составила 6% для преднизолона, 0.9% — для 11-дезоксикортизола, 0.6% — для кортикостерона и менее 0.1% — для остальных стероидов. Все измерения проводили в парных вариантах для определения коэффициента вариации.

Экспозиции запахов проводили в одни и те же часы — с 8.30 до 9.30. В один день всем животным-реципиентам предъявляли только один экскрет или воду (контрольная экспозиция). Экскретыв собирали в течение суток перед предъявлением и использовали свежими. Образцы всех экскретов получали не менее чем от двух особей-доноров в целях сведения к минимуму влияния индивидуальных характеристик. Состояние самок определяли по картине вагинального мазка и по поведению подсаженных к ней самцов.

Результаты обрабатывали статистически с использованием пакета программ Statistica для Windows 4.3 (StatsSoft, Inc. 1993). Статистическую достоверность различий в уровне гормональных ответов оценивали с помощью критерия Вилкоксона (Wilcoxon match pairs test).

Полученные результаты по гормональному ответу самок всех трех видов хомячков представлены в таблице 13.9.

Самцы хомячков Роборовского и Кэмпбелла демонстрировали достоверное повышение уровня тестостерона на запах мочи диэстральных и эстральных самок. Однако подъем гормонального уровня на запах мочи самок в состоянии послеродового эструса достоверно более значительный у хомячка Роборовского, а у хомячка Кэмпбелла отмечается лишь как тенденция. Самцы же джунгарского хомячка не демонстрируют подъема уровня тестостерона в ответ на запах мочи диэстральных самок, в отличие от реакции на мочу самок в послеродовом эструсе.

Анализ гормонального ответа самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского на запах секрета СБЖ и ДМ самок в состоянии диэструса и послеродовом эструсе показывает отсутствие какого-либо подъема уровня тестостерона на экспозицию этих запахов у самцов обоих исследуемых видов (табл. 13.10). Более того, у самцов джунгарского

Таблица 13.9. Изменение уровня тестостерона (нг/мл) у самцов хомячков рода *Phodopus* на экспозицию (30 мин) запаха мочи самок своего вида в разном физиологическом состоянии ($X \pm S_x$)

Экскрет	Уровень тестостерона		
	<i>Ph. roborovskii</i> (n=10)	<i>Ph. campbelli</i> (n=10)	<i>Ph. sungorus</i> (n=10)
Контроль	5.6±1.7	3.9±0.9	2.7±0.7
Моча самки в д.э.	15.8±3.0 oo	8.4±2.1 o	2.5±0.7
Моча самки в п.р.э.	23.1±3.2* ooo	10.8±1.9 o	5.2±1.1* o

Обозначения: д.э. — состояние диэструса; п.р.э. — состояние послеродового эструса; * — достоверность отличий от парного стимула самки ($P < 0.05$); o, oo, ooo — достоверность отличий от контроля ($P < 0.05, 0.01, 0.001$, соответственно).

Таблица 13.10. Гормональный ответ самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского на экспозицию (30 мин) запаха секрета СБЖ и ДМ от самок своего вида в разном физиологическом состоянии ($X \pm S_x$)

Экскрет	<i>Ph. campbelli</i> (n=10)		<i>Ph. sungorus</i> (n=10)	
	тестостерон (нг/мл)	кортизол (нг/мл)	тестостерон (нг/мл)	кортизол (нг/мл)
Контроль	3.7±1.1	19.7±6.4	3.2±1.2	90.3±23.0
СБЖ самки в п.р.э.	3.1±0.6	28.3±4.6	2.5±1.2	63.5±9.1
СБЖ самки д.э.	2.4±0.9	41.5±6.6*	2.6±1.6	46.8±7.1
ДМ самки в п.р.э.	3.9±0.8	31.3±10.1	0.6±0.1*	45.4±7.3
ДМ самки д.э.	3.5±0.7	47.8±13.5*	0.8±0.2*	30.7±8.0

Обозначения, как в табл. 13.9. * — достоверность отличий от контроля ($P < 0.05$).

хомячка происходит достоверное снижение уровня этого гормона (по сравнению с контролем), и на запах самки в послеродовом эструсе, и на запах диэстральной самки. Отмечается некоторый подъем уровня кортизола на запахи секрета СБЖ и ДМ диэстральных самок (по сравнению с контролем) у хомячка Кэмпбелла. У самцов джунгарского хомячка обнаружено достоверное снижение уровня кортизола (по сравнению с контрольными значениями) в ответ на запах ДМ самок в состоянии диэструса.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что гормональный ответ, выражающийся в повышении уровня полового гормона тестостерона у самцов всех трех видов рода *Phodopus* наблюдается только на запах мочи. Причем, если у самцов хомячков Роборовского и Кэмпбелла повышение уровня этого гормона в ответ на запах мочи самок в разном физиологическом состоянии выражено в разной степени (т.е. он выше на запах мочи самок в послеродовом эструсе), то у самцов джунгарского хомячка повышение уровня тестостерона обнаруживается только в ответ на запах мочи эстральных самок, но не самок в состоянии диэструса.

Запахи секретов СБЖ и ДМ не вызывают какого-либо повышения уровня тестостерона. Более того, отмечалось достоверное снижение уровня тестостерона (по сравнению с контролем) у самцов джунгарского хомячка на запахи ДМ самок в любом физиологическом состоянии, это позволяет предположить специфическую роль этого экскрета - «блокатора» не только полового, но и агрессивного поведения. Подобное предположение подтверждается тем, что секрет ДМ взрослых самок тормозит половое созревание детенышей-самцов (т.е. действует так же, как и на взрослых самцов) (Хрущова и др, 2006; Хрущова, 2007). Этот очень интересный феномен, обнаруженный только у самцов джунгарского хомячка, можно объяснить иными взаимоотношениями между самцом и самкой у данного вида. В частности, более значимой ролью самца в воспитании детенышей, которая непосредственно связана со снижением стероидных гормонов (см. главу 21).

13.3. Роль запахов различных экскретов в индивидуальном распознавании

Запахи, продуцируемые животными, могут нести информацию не только о виде, поле, возрасте, физиологическом и эмоциональном состоянии, социальном статусе особей и прочее, но и выполнять функ-

ции, связанные с индивидуальным распознаванием (Halpin, 1980, 1986).

Распознавание индивидуальности особи лежит в основе многих форм социального поведения. Запаховая характеристика особи, безусловно, не является единственным критерием в процессах индивидуального распознавания. Однако в общем комплексе характеристик особи, включающих визуальные, звуковые, тактильные сигналы, запах играет весьма важную роль (Guhl, Ortman, 1953; White et al., 1970). Роль запахов особенно важна у социальных видов (Wilson, 1970).

Индивидуальные запахи играют большую роль в регуляции взаимоотношений между половыми партнерами (Rasa, 1973; Epple, 1974; Brown, 1979; 1985; Johnston, 1983; 1986; Johnston et al., 1992), между родителями и детенышами (Halpin, 1980, 1986; Brown, 1985). Насыщая территорию обитания своим собственным запахом, как с помощью специфического маркировочного поведения, так и пассивно, животное не только создает для себя комфортную запаховую обстановку, но и формирует единое информационное поле для совместно обитающих особей (Ewer, 1968; Eisenberg, Kleiman, 1972; Rasa, 1973; Наумов, 1975; Соколов, 1975; Brown, 1985). Являясь основой для организации социальных взаимоотношений между членами группы у высокосоциальных видов, индивидуальные запахи имеют важное значение для снижения числа агрессивных контактов (Brown, 1985).

В качестве источников индивидуального запаха обычно рассматривают общий запах тела и гнездовой подстилки животного, мочу и помет, а также секреты специфических кожных желез.

Роль запахов секретов специфических кожных желез в индивидуальном распознавании показана для млекопитающих разных таксономических групп и, в частности, для представителей отряда грызунов. У хомячков рода *Phodopus*, в том числе и у хомячка Кэмпбелла, выявлена принципиальная возможность индивидуального распознавания особей по секрету СБЖ (Васильева, 1990). Самцы этого вида не демонстрируют различения ольфакторных стимулов от разных особей, если в качестве источников хемосигнала использованы оппечатки подошв лап, шерсть околушного региона и ано-генитальной области (Lai et al., 1996).

В индивидуальном распознавании у этого вида участвуют только некоторые экскреты, вероятно, продуцируемые в относительно больших количествах. Таким источником, безусловно, является секрет дополнительных мешочков (ДМ) специфических железистых комплексов в углах рта, имеющих как у хомячка Кэмпбелла, так и у его ближайшего родственника — джунгарского хомячка. В поведенчес-

ком репертуаре хомячков Кэмпбелла и джунгарского значительное место занимают назо-оральные контакты как при встречах незнакомых между собой особей, так и при общении особей в семейной группе (Pellis, Pellis, 1989) (рис. 13.3), что говорит в пользу участия запаха секрета специфических комплексов в углах рта в индивидуальном распознавании.

Для экспериментального подтверждения возможности участия запаха секрета ДМ в индивидуальном распознавании у двух видов мохноногих хомячков, нами была использована методика, основанная на угасании исследовательского поведения на неоднократно предъявляемый («знакомый») запаховый стимул и восстановлении его в ответ на предъявление нового («незнакомого») запаха (методика «habituation-discrimination») (Halpin, 1974).

В эксперименте было использовано 10 самцов и 10 самок *Ph. campbelli* и 10 самцов *Ph. sungorus* (участвовали только сексуально опытные взрослые животные в возрасте 4–6 мес. к началу эксперимента).

Подробная процедура проведения теста опубликована (Феоктистова, 1994; Соколов, Феоктистова, Васильева, 1994).

За сутки до начала эксперимента, а также ежедневно при проведении опыта у подопытных самок определяли фазу эстрального цикла по картине вагинального мазка. Все самки, использованные в эксперименте, имели регулярные 4-дн. циклы. В целях сведения к минимуму возможного влияния физиологического состояния самок на картину исследовательской реакции, зверьки были подобраны так:

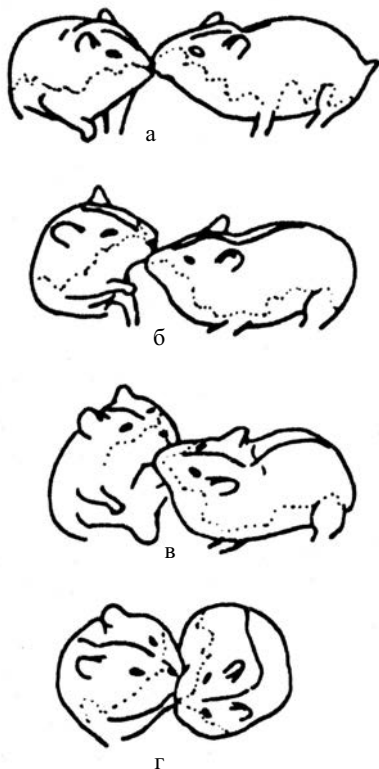


Рис. 13.3. Назо-назальные (а, б) и назо-оральные (в, г) контакты, отмечаемые при встречах самца и самки хомячка Кэмпбелла (по: Pellis, Pellis, 1989).

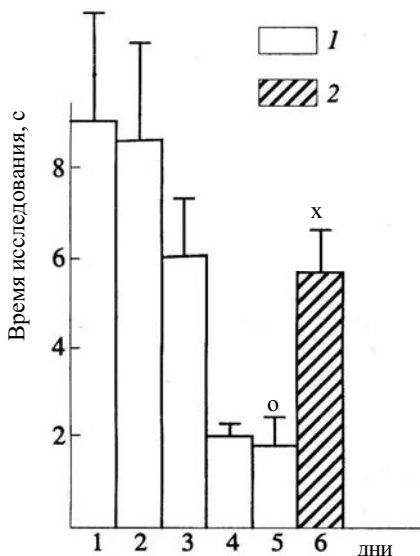


Рис. 13.4. Время исследовательской реакции знакомого (1) и незнакомого (2) запахов секрета ДМ своего вида самцами хомячка Кэмпбелла. х — достоверность отличий от предыдущего дня ($P < 0.05$); о — достоверность отличий от первого дня ($P < 0.001$).

исследования стимула на пятые сутки его предъявления ($P < 0.001$) и восстановление времени обнюхивания при предъявлении нового стимула ($P < 0.05$). Однако максимальное время исследования первого запаха отмечалось не на первые, а на вторые сутки эксперимента. Указанная картина, возможно, связана с тем, что в первый день животные могли быть испуганы самой экспериментальной процедурой и проявить максимальный исследовательский интерес к стимулу только на второй день, после привыкания к обстановке опыта. Этот факт хорошо согласуется с имеющимися у нас данными о более высокой, по сравнению с хомячком Кэмпбелла, эмоциональной возбудимостью джунгарского хомячка.

Таким образом, нами экспериментально установлен факт принципиальной возможности участия запаха секрета ДМ специфических же-

на день начала эксперимента две самки находились в эструсе; две — в состоянии проэструса; три — в фазах I и II диэструса.

Самцы хомячка Кэмпбелла демонстрировали высокодостоверное ($P < 0.001$) снижение времени исследовательской реакции в течение фазы привыкания и резкое ($P < 0.05$) возрастание этого показателя при предложении незнакомого (нового) запаха в фазе восстановления (рис. 13.4).

Аналогично и самки хомячка Кэмпбелла демонстрировали достоверное ($P < 0.001$) снижение исследовательской активности в фазу привыкания и восстановление ее ($P < 0.001$) при предъявлении нового стимула (рис. 13.5).

Самцы джунгарского хомячка (рис. 13.6) так же показывали снижение времени исследования стимула на пятые

лезистых комплексов в углах рта в процессах индивидуального распознавания у двух видов хомячков рода *Phodopus*. Самцы обоих исследованных видов и самки хомячка Кэмпбелла могут различать запах содержимого ДМ знакомых и незнакомых особей.

Использование запаха секрета ДМ в индивидуальном распознавании у мохноногих хомячков подтверждается наблюдениями характера индивидуальных контактов и социальных взаимоотношений у представителей двух рассматриваемых видов, как в лаборатории, так и в природе. Как указывалось выше, в репертуаре поведения хомячков значительное место занимают назо-назальные и назо-оральные контакты (Суров, 1986; Pellis, Pellis, 1989; наши наблюдения). Они часто являются первым шагом для развертывания дальнейшей картины поведения: атаки или мирного контакта, избегания или полового поведения. Причем, фактор предварительного знакомства с запахом может иметь решающее значение при развитии контакта.

Фактор знакомства становится особенно важным при выборе полового партнера, как продемонстрировано на ряде других видов грызунов.

Одним из факторов, определяющих индивидуальную характеристику запаха содержимого ДМ у мохноногих хомячков, возможно, являются состав и продукты деятельности богато представленной в ДМ микрофлоры, что обсуждается в целом ряде работ (Leon, 1974, 1975; Gorman, 1976; Albone, Perry, 1976). При этом неоднократно подчеркивалась стабильность бактериальной композиции в кожных железах. Так, авторами последней из упомянутых работ показано, что очень трудно

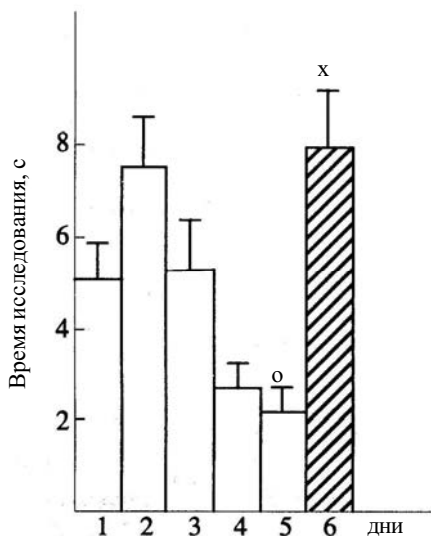


Рис. 13.5. Время исследовательской реакции знакомого (1) и незнакомого (2) запахов секрета ДМ своего вида самками хомячка Кэмпбелла. (Обозначения как на рис. 13.4)

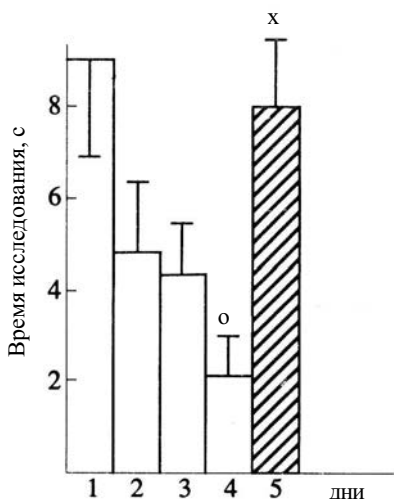


Рис. 13.6. Время исследовательской реакции знакомого (1) и незнакомого (2) запахов секрета ДМ своего вида самцами джунгарского хомячка. (Обозначения как на рис. 13.4)

характеристики запаха содержимого ДМ. Более того, анализ химического состава секрета ДМ у джунгарских хомячков косвенно подтверждает это предположение (Burger et al., 2001) (см. главу 10).

В более поздних работах (Литвинова, Васильева, 2004а, б), проведенных на самцах джунгарского хомячка, подтверждено участие секрета ДМ в индивидуальном распознавании особей своего вида. Используя указанный выше тест «habituation-discrimination», авторы показали, что самцы *Ph. sungorus* способны распознавать индивидуальную принадлежность особи по запаху мочи, секрета СБЖ, помёту, содержимому ротовой полости, экстракту шерсти загривка и смыву с подошв лап. Характер поведенческого ответа на все ольфакторные стимулы был сходным: после угасания интереса к одному и тому же стимулу наблюдалось значительное возрастание времени исследования образца экскрета от нового донора.

Не вызывает сомнения тот факт, что вклад различных экскретов в индивидуальные характеристики особи различаются. И, вероятно, боль-

удачно интродуцировать новые микроорганизмы в сложившийся бактериальный комплекс анального мешка лисы. В то же время в химической композиции бактериальной продукции анальных желез присутствуют индивидуальные вариации, которые вполне могут быть использованы в качестве индивидуальных меток.

В ходе проводимых нами исследований мы также убедились в стабильности основного бактериального состава в содержимом ДМ у хомячков (см. главу 11), что не исключает, однако, индивидуальных вариаций, как в общем числе бактерий, так и в соотношении минорных компонентов бактериальной флоры. Именно такие вариации могут быть одним из основных компонентов, определяющих индивидуальные харак-

шую роль в создании «запахового портрета» все-таки играют экскре-ты, вырабатываемые организмом животных в большем количестве. Та-ковыми, безусловно, является моча, кал и секреты наиболее крупных кожных желез. У двух видов хомячков рода *Phodopus* это — СБЖ и секрет ДМ специфических железистых комплексов в углах рта.

ЧАСТЬ IV

Физиология мохноногих хомячков

Глава 14. Энергетический обмен и терморегуляция

Уровень энергетического обмена мохноногих хомячков изучался целым рядом авторов с различными целями и использованием разных методов.

1. Метод подсчета энергетической ценности суточного рациона основан на определении количества потребления животным кормов с известной энергетической ценностью и степенью их переваримости. Определение проводится в течение достаточно длительного срока (от 3 до 30 сут.) в условиях, соответствующих нормальному уровню активности животного при содержании в лабораторных условиях. Экстраполяция полученных результатов на естественные условия заведомо условна, так как «оставляет за скобками» уровень двигательной активности животного в природе и температурный режим при его пребывании на поверхности или в норе. Тем не менее, с этой условностью приходится мириться.

В экспериментах, проведенных нами для стандартных условий лаборатории (18–22 °С, световой режим 14С:10Т, неограниченный доступ к корму и питьевой воде,) энергетическая ценность потребляемого корма (за 3 сут. для 10 зверьков каждого вида) составила: для *Ph. sungorus*, отловленных в Новосибирской области, — 1.42 ± 0.15 кДж на 1 г массы тела в сутки; для *Ph. campbelli*, отловленных в Туве, — 1.41 ± 0.08 кДж/г-сут; для *Ph. roborovskii* из Тувы — 1.93 ± 0.08 кДж/г-сут, для *Ph. campbelli* из лабораторной популяции, происходивших от особей, отловленных в Восточной Монголии (окрестности г. Чойбалсан), — 1.75 ± 0.13 кДж/г-сут (Соколов, Мещерский, 1989, 1990; Мещерский, 1992).

В повторной серии опытов для 10 джунгарских хомячков из лабораторной колонии ИПЭЭ РАН, содержавшихся в аналогичных условиях, энергетическая ценность суточного рациона, определенная за 7 сут. составила — 1.76 ± 0.05 кДж/г-сут (Соколов и др., 1994).

В аналогичных экспериментах, проводимых в стандартных условиях лаборатории другими авторами, для *Ph. sungorus* (*Ph. sungorus sungorus*) получены значения около 1.6 кДж/г-сут (Shierwater, Klingel, 1984; Weiner, Heldmaier, 1987); примерно 1.9 кДж/г-сут (Wade, Bartness, 1984; Masuda, Oishi, 1988), а для *Ph. roborovskii* — 2.18 кДж/г-сут

(энергия усвоенной части корма) (Zhan, Wang, 2004).

Сходство результатов позволяет предположить, что они отражают реальные потребности мохноногих хомячков в энергии при содержании в условиях лаборатории, а их разброс — индивидуальные вариации и варьирование, вызванное отличиями в условиях содержания.

2. Другим косвенным методом определения энергетических потребностей является измерение количества потребляемого животным кислорода. Подобные эксперименты используются для оценки так называемого основного (минимального) обмена — при оптимальной температуре и минимальной двигательной активности. Также этот метод применяется для определения самой «оптимальной» температуры (термонейтральной зоны) и изменений уровня энергетического обмена при отклонении внешней температуры от «оптимальной» в ту или иную сторону (т.е. оценки энергетических затрат на терморегуляцию). Для оценки собственно энергетических потребностей в этом случае используется коэффициент, основанный на допущении, что расход 1 мл O_2 (объем приводится к стандартным условиям) на окисление имеющихся в организме питательных веществ в среднем соответствует выделению 20.1 Дж энергии. Следует иметь в виду, что измерения потребления кислорода, как правило, проводятся за ограниченный период времени и сопровождаются помещением животного в специальную камеру, условия пребывания в которой имеют мало общего с обычной активностью зверька.

В экспериментах участвовали те же особи, для которых проводили определение энергетической ценности потребляемого корма, содержащиеся в указанных выше условиях лаборатории. Определяли уровень потребляемого кислорода на протяжении одного часа (второго после помещения в камеру). Он составил для *Ph. sungorus* из Новосибирской области — 3.35 ± 0.15 мл O_2 /г-час (что примерно соответствует 1.62 кДж на 1 г массы тела в сутки); для *Ph. campbelli* из Тувы — 3.10 ± 0.15 мл O_2 /г-час (1.50 кДж/г-сут); для *Ph. roborovskii* из Тувы — 4.44 ± 0.18 мл O_2 /г-час (2.15 кДж/г-сут); для *Ph. campbelli*, происходивших из Восточной Монголии, — 4.55 ± 0.26 мл O_2 /г-час (2.20 кДж/г-сут) (табл. 14.1).

Для всех четырех указанных групп особей наблюдается высокое сходство значений энергопотребления, определенных в наших экспериментах двумя принципиально разными методами. Повышение (в среднем на 6–26%) значений, определяемых при непосредственном измерении потребления кислорода, могло быть связано как с краткостью пребывания животных в камере (волны суточного цикла), так и

со стрессирующими условиями эксперимента, по-разному воздействующими на виды с разным уровнем эмоциональности (Феоктистова, Мещерский, 2003).

В работах других авторов приводятся следующие средние величины потребления кислорода мохноногими хомячками при сходных значениях температуры воздуха. Для *Ph. sungorus* — около 2.5 мл O_2 /г-ч (Trojan, 1979; Weiner, Heldmaier, 1987); 3.0 мл O_2 /г-ч (Schlenker, 1985; Walsberg et al., 1997); 2.72 мл O_2 /г-час (Heldmaier, 1975). От 2 до 4 мл O_2 /г-ч — для *Ph. sungorus*, от 2 до 5 мл O_2 /г-ч — для *Ph. campbelli* (Weiner, Heldmaier, 1987). 3.1 мл O_2 /г-ч — для *Ph. roborovskii* (Zhan, Wang, 2004). Близость полученных значений и в данном случае позволяет предполагать, что они отражают реальную картину.

Особенности **терморегуляторных процессов** определяются в первую очередь по энергозатратам на них (изменение уровня потребления кислорода), а также по поведению и состоянию животных (тепловой стресс, торпор и проч.) при различной температуре.

Внешняя температура, при которой энергозатраты хомячков на терморегуляцию минимальны, обозначается понятием термонеutralной зоны.

Проводилось определение величины потребления кислорода и уровня испарительных водопотерь (последний — измерением возрастания влажности воздуха в замкнутом объеме камеры) при внешних температурах, соответствовавших температуре постоянного содержания и более высоких (Мещерский, 1992, 1993) (табл. 14.1).

В интервале внешних температур 20–31°C у всех исследованных форм наблюдалось существенное снижение интенсивности потребления кислорода. Достоверность отличий ($P < 0.05$, $P < 0.001$) средних значений, полученных для 26 и 31°C, свидетельствует, что температура 26°C заведомо ниже границы термонеutralной зоны для данных видов. Однако и в интервале температур 31–36°C у хомячков Роборовского и джунгарского в наших опытах наблюдалось либо достоверное снижение ($P < 0.05$) количества потребляемого кислорода, либо сохранение величины этого показателя на примерно одинаковом уровне (с некоторой тенденцией к снижению). Аналогичная картина отмечена и для хомячков Кэмпбелла, происходивших из Восточной Монголии. Это позволяет сделать вывод, что внешняя температура 36°C находится в пределах термонеutralной зоны указанных форм или, в крайнем случае, лишь ненамного выходит за верхнюю границу.

Таблица 14.1. Величина потребления кислорода, уровня испарительных водопотерь и процент рассеиваемого тепла у хомячков рода *Phodopus* при разных температурах и свободном доступе к питьевой воде

Температура °С	Значения	<i>Ph.rob.</i>	<i>Ph. camp.</i> (Тува)	<i>Ph. camp.</i> (Вост. Монголия)	<i>Ph.sungorus</i> (Тува)
20	Величина потребления кислорода (мл O ₂ /г-ч)	4.44±0.18 (с,s)	3.10±0.15 (г,m)	4.55±0.26 (с,s)	3.35±0.15 (г,m)
	Уровень испарит. водопотерь (мг H ₂ O/г-ч)	4.04±0.18 (с)	3.21±0.21 (г,s)	3.56±0.25	4.08±0.34 (с)
	Процент рассеиваемого с испарением тепла	11	12	10	15
26	Величина потребления кислорода (мл O ₂ /г-ч)	2.94±0.13 (m)	2.43±0.16 (m)	3.60±0.24 (г,s,c)	2.49±0.14 (m)
	Уровень испарит. водопотерь (мг H ₂ O/г-ч)	6.95±0.91 (с,c)	4.02±0.54 (г)	-	3.32±0.31 (г)
	Процент рассеиваемого с испарением тепла	28	20	-	16
31	Величина потребления кислорода (мл O ₂ /г-ч)	2.08±0.12 (m)	1.94±0.09 (с,m)	2.95±0.25 (г,s,c)	2.28±0.10 (с,m)
	Уровень испарит. водопотерь (мг H ₂ O/г-ч)	8.78±1.18 (с,c)	4.93±0.66 (г)	-	3.99±0.42 (г)

Таблица 14.1. (окончание)

Температура °С	Значения	<i>Ph.rob.</i>	<i>Ph. camp.</i> (Тува)	<i>Ph. camp.</i> (Вост. Монголия)	<i>Ph.sungorus</i> (Тува)
	Процент рассеиваемого с испарением тепла	50	30	-	21
36	Величина потребления кислорода (мл O ₂ /г-ч)	1.84±0.11 (с,m)	2.29±0.09 (r,s,m)	2.85±0.20 (r,s,c)	1.98±0.09 (с,m)
	Уровень испарит. водопотерь (мг H ₂ O/г-ч)	11.09±1.25 (s)	9.55±0.89 (s)	-	5.78±0.93 (r,c)
	Процент рассеиваемого с испарением тепла	72	50	-	35

Примечание: буквенные индексы соответствуют статистически достоверным ($P < 0.05$, $P < 0.01$) отличиям средних значений от аналогичных, полученных для других групп, соответственно: r — от *Ph. roborovskii*, c — от *Ph. campbelli* из Тувы, m — от *Ph. campbelli* из Восточной Монголии, s — от *Ph. sungorus* из Новосибирской области. При расчете рассеиваемой теплопродукции принято, что испарение 1 г воды соответствует рассеиванию 2.43 кДж тепловой энергии. Хомячки Кэмпбелла из лабораторной («восточно-монгольской») популяции не участвовали в экспериментах по определению уровня испарительной влагоотдачи при повышенных значениях температуры воздуха.

Напротив, в опытах с хомячками Кэмпбелла, отловленными в Туве, определено достоверное ($P < 0.05$) увеличение интенсивности потребления кислорода в интервале температур 31–36 °С. Это доказывает, что температура 36 °С превышает верхнюю границу термонейтральной зоны данной формы, т.е. хомячки Кэмпбелла из Тувы характеризуются значительно меньшей теплоустойчивостью, чем остальные исследованные формы. После двухчасового пребывания при 36 °С у ряда этих живот-

ных наблюдались явные признаки теплового стресса — вялость, нарушение координации движений, обильная саливация. У представителей всех других исследованных форм подобных явлений отмечено не было.

В условиях повышающихся значений температуры воздуха у хомячков Роборовского при свободном доступе к воде происходило значительное и равномерное нарастание испарительной водоотдачи (ИВО) (табл. 14.1). При каждом значении температуры воздуха уровень ИВО у хомячков Роборовского оказывался достоверно (от $P < 0.05$ до $P < 0.01$) выше, чему у джунгарских хомячков и хомячков Кэмпбелла из Тувы. На фоне снижения уровня потребления кислорода количество тепла, теряемого организмом через испарение, составило для хомячков Роборовского, в среднем, при температуре $31\text{ }^{\circ}\text{C}$ — 60%, а при $36\text{ }^{\circ}\text{C}$ — 72% от общей теплопродукции.

У джунгарских хомячков, также характеризовавшихся снижением потребления кислорода на всем исследованном интервале температур, уровень ИВО, напротив, возрастал очень незначительно, и лишь в интервале $31\text{--}36\text{ }^{\circ}\text{C}$ отмечено его существенное ($P < 0.05$) увеличение. Однако измеренная величина была в 2,2 раза меньше, чем у хомячков Роборовского, а доля испарительной теплоотдачи при $36\text{ }^{\circ}\text{C}$ составила у *Ph. sungorus* только 36% от общей теплопродукции.

У хомячков Кэмпбелла из Тувы интенсивность возрастания уровня ИВО в интервале температур $20\text{--}31\text{ }^{\circ}\text{C}$ при свободном доступе к воде носила промежуточный, по сравнению с двумя другими видами, характер. Доля тепла, рассеиваемого через испарение, при $31\text{ }^{\circ}\text{C}$ составила у них около 30%. Однако в интервале $31\text{--}36\text{ }^{\circ}\text{C}$ у хомячков Кэмпбелла наблюдалось скачкообразное увеличение уровня ИВО, происходившее, как уже было сказано, на фоне увеличения потребления кислорода, в условиях развивающегося теплового стресса. Значительный, если не основной, вклад в это увеличение вносила обильная саливация. Расчетное значение доли тепла, рассеиваемого с испарением в этих условиях (табл. 14.1) могло быть завышенным, так как испарение с поверхности шерсти не является столь эффективным средством теплоотдачи, как испарение непосредственно с поверхности дыхательных путей. Но и в этом случае доля рассеиваемого тепла (50% теплопродукции) была ниже величины, характеризовавшей при данной температуре хомячков Роборовского, у которых саливация не наблюдалась.

Можно отметить, что между видами мохноногих хомячков имеются различия в характере терморегуляторных процессов. Хомячки Роборовского характеризуются высокими значениями испарительной водо-

отдачи при повышенных значениях температуры воздуха, в то время как джунгарские хомячки отличаются хорошей теплоустойчивостью при значительно более низком уровне испарения. Хомячкам Кэмпбелла из Тувы присущи промежуточные значения уровня ИВО в пределах 20–31 °С, однако при увеличении температуры до 36 °С уровень испарения у них оказывается недостаточным, и даже использование слюны для увеличения уровня испарительной теплоотдачи не способно предотвратить развитие теплового стресса после 1–2 ч пребывания животных при данной температуре.

Итак, для хомячков Кэмпбелла из Тувы температура 36 °С заведомо выше верхнего предела термонейтральной зоны, в то время как для джунгарских хомячков, хомячков Кэмпбелла из восточной Монголии и хомячков Роборовского при этой температуре отмечены минимальные значения потребления кислорода, а верхний предел температурной устойчивости определен не был.

В работе Трояна (Trojan, 1979), использовавшего особей «*Ph. sungorus*», приобретенных в зоомагазинах Германии (конкретная видовая принадлежность — *Ph. sungorus* или *Ph. campbelli*, остается неизвестной), при свободном доступе их к воде, получены следующие результаты: для 22 °С — потребление кислорода 2.31 млО₂/г-час, ИВО — 3.29 мг Н₂О/г-час (доля рассеиваемой теплопродукции около 17%); при 25 °С — около 1.8 млО₂/г-час, и ИВО около 3.8 мг Н₂О/г-час (25%); при 30 °С — 1.25 млО₂/г-час и около 4.0 мгН₂О/г-час (38%); при 35 °С — около 1.6 млО₂/г-час и 7.5 мг Н₂О/г-час (57%).

В работах Хельдмайера (Heldmaier, 1975), использовавшего для опытов джунгарских хомячков лабораторного разведения, привезенных из Западной Сибири (см. главу 1), и измерившего аналогичные показатели потребления кислорода и ИВО в камере в течение 1.5 ч получилось, что для 20 °С — потребление кислорода около 2.7 млО₂/г-час, ИВО — 5.9 мгН₂О/г-час, что соответствовало рассеиванию около 25% теплопродукции; при 25 °С — около 1.93 млО₂/г-час, и ИВО примерно 5.17 мг Н₂О/г-час (27% теплопродукции). Минимальное значение потребления кислорода (1.7) отмечено при 27 °С, а при 34 °С наблюдалось существенное возрастание данной величины до среднего уровня 2.4 млО₂/г-час при уровне ИВО около 11 мгН₂О/г-час (рассеивание около 45% теплопродукции). При этом, при температуре выше 30 °С у участвовавших в опыте животных наблюдались те же признаки теплового стресса, включая и обильную саливацию, что и у хомячков Кэмпбелла из Тувы в наших опытах.

В работах обоих авторов была зафиксирована несколько меньшая интенсивность энергетического обмена и более высокий уровень ИВО, чем в наших экспериментах. Общий характер динамики потребления кислорода и испарительной водоотдачи в большей степени соответствовали значениям, полученным в наших экспериментах для хомячков Кэмпбелла из Тувы, чем для джунгарских хомячков, так же как и гипертермия, наблюдавшаяся при внешней температуре выше 30 °С. Тем не менее, зверьки, использованные в опытах Хельдмайера, безусловно, были джунгарскими хомячками, а не хомячками Кэмпбелла. В исследовании, посвященном сравнительному анализу терморегуляции двух данных видов (Weiner, Heldmaier, 1987), возрастание потребления кислорода при температуре свыше 32 °С определено как для джунгарского хомячка, как и для хомячка Кэмпбелла, хотя минимальные значения, соответствующие термонеutralной зоне (около 30 °С), 2.12 млО₂/г-час для *Ph. sungorus* и 1.88 млО₂/г-час для *Ph. campbelli*, сходны с полученными нами.

Поскольку в этих экспериментах были использованы животные, полученные путем длительного разведения в лабораторных условиях, меньшая теплоустойчивость джунгарского хомячка могла быть связана с низким генетическим разнообразием (см. главу 5). Последнее было обусловлено ограниченным числом особей-основателей и преимущественным размножением отдельных особей в условиях неволи.

Повышение уровня потребляемого кислорода в интервале от 31 °С (около 2.6 мл О₂/г-ч) до 35 °С (около 3.4 мл О₂/г-ч) показано и для хомячков Роборовского (Zhan, Wang, 2004). Термонеutralная зона у этого вида располагалась в пределах от 25 до 33 °С. (В нашем же случае никаких признаков перегрева у хомячков Роборовского при 36 °С не наблюдалось.)

Устойчивость мохноногих (Кэмпбелла и джунгарского) хомячков к низким температурам достаточно подробно изучалась в лаборатории Хельдмайера и позже рядом его коллег. В уже упомянутой работе (Heldmaier, 1975) отмечено, что джунгарские хомячки хорошо переносят длительное пребывание при -35 °С (уровень потребления кислорода 11.8 мл О₂/г-ч). Минимальная температура, при которой джунгарские хомячки могли поддерживать положительный тепловой баланс составляла менее -50...-53 °С, в то время как у хомячков Кэмпбелла переохлаждение организма начинало развиваться при -45 °С (Weiner, Heldmaier, 1987). При этом величина максимального уровня потребления кислорода (13.82 летом и 14.33 зимой — для джунгарского

хомячка и 12.93 летом и 14.56 мл O_2 /г·ч зимой — для хомячка Кэмпбелла) была сходной у обоих видов.

Известно, что джунгарские хомячки обладают выраженной круглогодичной активностью, в то время как сведения о встречах в зимнее время хомячков Кэмпбелла скудны и противоречивы. По нашим данным (см. главу 24), представители *Ph. campbelli*, принадлежащие к «Западной» группе, зимой скорее всего впадают в торпор, тогда как животные из «Восточной» группы в условиях зимнего фотопериода и низких температур остаются активными и даже способны размножаться. К сожалению, место происхождения основателей лабораторных колоний двух видов, использованных в опытах не указывается (Weiner, Heldmaier, 1987).

Сведения о характере терморегуляции хомячка Роборовского при существенно низких (менее 0...–10 °С) температурах в известной нам литературе отсутствуют. Нами подобные исследования не проводилось, однако было показано, что при содержании в полуестественных условиях эти зверьки не только остаются активными при весьма низких температурах (до –40 °С), но и способны размножаться в зимний период (см. главу 24).

Энергетическая ценность суточного рациона, определенная нами для двух активных в полуестественных условиях видов, — джунгарского хомячка и хомячка Роборовского — за 5 дней в середине января (средняя температура воздуха около –30 °С), составила соответственно 2.70 ± 0.20 кДж/г·сут для *Ph. sungorus* и 1.76 ± 0.20 кДж/г·сут для *Ph. roborovskii* (выборки по 5 особей каждого вида).

При потреблении питьевой воды в ограниченном, определенном в течение 1.5–2-мес. адаптации как минимально-необходимое, количестве (см. главу 15), выраженных тенденций к изменению величины энергетического обмена у мохноногих хомячков опытах отмечено не было. Калорийность суточного рациона в целом незначительно уменьшалась, составив для *Ph. roborovskii* — 1.66 ± 0.11 (86% от контрольных условий); для *Ph. campbelli* из Тувы — 1.40 ± 0.09 (99%); для *Ph. sungorus* из Новосибирской области — 1.88 ± 0.12 (130%) и для джунгарских хомячков из лабораторной колонии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН в повторной серии опытов — 1.65 ± 0.77 кДж/г·сут (94% от первоначального уровня). Прямые измерения уровня потребляемого кислорода в этих условиях в ряде случаев показали несколько более высокие (на 10–30%) величины, чем в контроле (табл.14.2). Последнее могло быть связано с более выраженной стрессовой реакцией на условия опыта

при постоянном воздействии другого стрессирующего фактора — дефицита влаги. Уровень испарительной водоотдачи и, соответственно, доля рассеиваемой с испарением теплопродукции после акклимации к режиму ограниченной доступности влаги у хомячков Роборовского снизились почти вдвое, у хомячков Кэмпбелла — до 75–85% от контроля, а у джунгарских хомячков — остались на исходном уровне (табл. 14.2). Факт сокращения уровня испарительной водоотдачи в условиях дефицита влаги для млекопитающих известен. В опытах Трояна (Trojan, 1979), например, у «джунгарских» хомячков после недельного содержания исключительно на воздушно-сухом корме уровень испарительных водопотерь сократился с 3.31 до 1.9 мг $H_2O/g\cdot ч$, т.е. более чем на 40%.

В наших экспериментах условия дефицита воды не привели к изменению общего характера теплоустойчивости животных. По-прежнему, наименьшие в исследуемом интервале температур значения уровня потребления кислорода отмечались для хомячков Роборовского и джунгарского при 36 °С, а для хомячков Кэмпбелла — при более низкой температуре (31 °С). Пребывание при 36 °С вызывало у представителей *Ph. campbelli* столь же обильную саливацию, что и в контрольных условиях при развитии аналогичных признаков теплового стресса. Это подтверждает, что представители этого вида, обитающие в Туве, отличаются относительно низкой теплоустойчивостью — повышение внешней температуры до 36 °С является для них более стрессирующим фактором, нежели перманентный дефицит доступной влаги.

Для хомячков Роборовского, напротив, высокая внешняя температура оказалась менее значимым фактором, чем недостаток поступающей в организм воды. Это кажется удивительным на фоне данных о резком повышении уровня испарительной теплоотдачи в контрольных условиях, относительно меньшей теплоустойчивости, отмеченной у этого вида в опытах коллег (Zhan, Wang, 2004). Кроме того, многочисленные наблюдения над хомячками Роборовского, оказавшимися в замкнутом нагреваемом пространстве (плохо вентилируемой клетке под прямыми солнечными лучами или в багаже), показали, что эти животные быстро перегреваются и погибают (наши данные) — явление, не свойственное представителям двух других видов рода. Возможно, длительная активизация физиологических механизмов, направленных на преодоление дефицита влаги приводит у *Ph. roborovskii* к способности лучше переносить повышение температуры тела, по крайней мере, не слишком продолжительное. В природных условиях обитания хомячков жара и сухость являются достаточно связанными явлениями, и суще-

Таблица 14.2. Величина потребления кислорода (млО₂/г-час), уровня испарительных водопотерь (мг Н₂О/г-час) и доля рассеиваемого тепла (%) у хомячков рода *Phodopus* при разных температурах и предложения минимально-необходимого количества питьевой воды

Т °С	Значения	<i>Ph.roborovskii</i>	<i>Ph.campbelli</i> (Тува)	<i>Ph.sungorus</i> (Тува)
20	Величина потребления кислорода (млО ₂ /г-час)	4.34±0.13 (с)	3.72±0.10 (r)	4.05±0.25
	Уровень испарительных водопотерь (мг Н ₂ О/г-час)	2.40±0.10 (s) 59.4%*	2.59±0.11 79.8%*	4.01±0.21(r,c) 98.2%
	Доля рассеиваемого с испарением тепла (%)	7	8	12
26	Величина потребления кислорода (млО ₂ /г-час)	3.87±0.12	2.74±0.11	2.76±0.12
	Уровень испарительных водопотерь (мг Н ₂ О/г-час)	3.60±0.45 51.8%*	3.37±0.22 83.8%	3.67±0.46 110.5%
	Доля рассеиваемого с испарением тепла (%)	11	15	16
31	Величина потребления кислорода (млО ₂ /г-час)	3.14±0.11 (s,c)	2.32±0.15 (r)	2.21±0.11 (r)
	Уровень испарительных водопотерь (мг Н ₂ О/г-час)	3.95±0.68 45.0%*	3.66±0.24 74.2%	4.31±0.27 108%
	Доля рассеиваемого с испарением тепла (%)	15	19	23
36	Величина потребления кислорода (млО ₂ /г-час)	2.44±0.14	2.60±0.09 (s)	2.18±0.08 (с)
	Уровень испарительных водопотерь (мг Н ₂ О/г-час)	6.45±0.70 58.2%*	10.58±2.19 (s) 110.8%	5.83±0.99 (с) 100.9%
	Доля рассеиваемого с испарением тепла (%)	32	47	32

Примечание: буквенные индексы соответствуют статистически достоверным ($P < 0.05-0.01$) отличиям средних значений от аналогичных, полученных для других групп, соответственно: r — от *Ph. roborovskii*, c — от *Ph. campbelli* из Тувы m — от *Ph. campbelli* из Восточной Монголии, s — от *Ph. sungorus* из Новосибирской области. Для уровня испарительных водопотерь второй строкой указана средняя величина изменения данного показателя по сравнению с контрольными (свободный доступ к питьевой воде) условиями. Индекс «*» соответствует статистически достоверным отличиям значений, полученных на двух этапах эксперимента.

ствование такого механизма выглядит логичным. Однако активизация и работа этого механизма, видимо, обходится организму достаточно «дорого», так как при отсутствии дефицита влаги хомячки активно используют для охлаждения испарение. Косвенным образом в пользу существования у хомячков Роборовского довольно сложных механизмов терморегуляции, требующих длительной активации, может служить еще одно случайно сделанное наблюдение. Во время постановки опыта по сбору мочи у животных, акклиматизированных к дефициту влаги, во время которого животные на сутки помещались в обменные клетки с сетчатым полом без какой-либо подстилки и гнездового материала, в помещении было отключено отопление. В результате температура в лаборатории понизилась со стандартных 20 °С до 12 °С, что привело к развитию у значительной части особей холодового стресса — они пребывали в позе наименьшей теплоотдачи, у них наблюдался сократительный термогенез, за несколько часов они сильно потеряли в весе и у них выделилось значительное количество сильно разбавленной мочи — при том, что при отсутствии дополнительных стрессирующих воздействий этому виду свойствен необычайно эффективный механизм экономии ренальных водопотерь (см. главу 15), а в целом хомячки Роборовского хорошо переносят даже сорокоградусные морозы. Однако при акклиматизации организма к условиям дефицита влаги в тепле, система терморегуляции у этого вида, видимо, «перенастраивается» и не обеспечивает защиты уже не от теплового, а от холодового воздействия.

Интересно, что другой представитель рода — джунгарский хомячок, характеризовался в наших опытах высокой теплоустойчивостью, изначально не связанной с высоким уровнем испарительной водоотдачи. Возможно, механизмы, направленные на постоянную экономию дыхательных водопотерь связаны у этого вида с высокой поверхностной активностью и в зимнее время — когда дыхательные водопотери неизбежно велики за счет большой разницы температуры вдыхаемого и выдыхаемого воздуха, а использование в качестве источника воды снега чревато существенными потерями тепла.

Таким образом, в наших экспериментах показана более высокая, чем по литературным данным, теплоустойчивость мохноногих хомячков. Все три вида исследуемого рода (для *Ph. campbelli* — особи, происходившие из Восточной Монголии) снижали потребление кислорода в температурном интервале 31–36 °С и могли спокойно переносить пребывание при 36 °С, по крайней мере, в течение двух часов. Для

джунгарского хомячка и хомячка Роборовского эта способность подтверждена и для условий дефицита доступной влаги, хотя особенности терморегуляторных процессов последнего, видимо, требуют значительного времени для функциональной перестройки.

Глава 15. Потребность в воде и азоте

Все представители рода *Phodopus* — обитатели более или менее засушливых территорий, и, соответственно, должны быть адаптированы к существованию в условиях дефицита влаги. Комплекс этих адаптаций складывается из механизмов, помогающих снижать потери воды из организма (концентрирующие способности почек, абсорбция воды из каловых масс в заднем отделе кишечника, способность снижать влаготери при дыхании за счет осаждения воды в дыхательных путях), механизмов, позволяющих переносить и/или избегать повышения температуры тела при возрастании температуры среды без усиления легочной водоотдачи и адаптаций к потреблению оптимальных, с точки зрения водного баланса, кормов. С этой точки зрения различают богатые влагой, но низкокалорийные зеленые корма, высококалорийные, но содержащие мало воды семена и животную пищу — калорийную, богатую влагой, но содержащую значительное количество белкового азота, продукты метаболизма которого удаляются с большим количеством мочи. Разумеется, способность к потреблению тех или иных видов корма и устойчивость к перегреву являются частью ряда других адаптивных комплексов организма, а функционирование всех перечисленных морфофизиологических адаптаций корректируется поведенческими механизмами — суточной активностью, строением нор, особенностями пищедобывательного поведения и т.п.

Из трех видов рода *Phodopus* в наиболее засушливых биотопах (включая пустыни крайнеаридного характера, настоящие пустыни, полупустыни и опустыненные степи) встречается хомячок Роборовского. Хомячки Кэмпбелла также обитают в опустыненных и сухих степях, однако на востоке ареала эти животные часто тяготеют к более увлажненным степным сообществам. Джунгарские хомячки широко распространены в зоне настоящих степей, в сухих и полупустынных сообществах на юге ареала они встречаются в небольшом количестве, в то время как на севере, напротив, широко проникают в зону лесостепи (хотя и придерживаясь при этом преимущественно редкотравных участков). Климатические особенности ряда точек в пределах ареала рода (см. рис. 3.1; табл. 3.1).

Можно ожидать, что представители разных групп отличаются и по характеру своих адаптаций к дефициту доступной влаги.

Особенности водного обмена мохноногих хомячков, описываемые в данной главе, в первую очередь основаны на результатах эксперимен-

тальных исследований, выполненных в ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН. Основу этих исследований составило количественное определение каждой из составляющих водного баланса животных — поступления свободной (питьевой воды и влаги, содержащейся в корме) и расчета количества метаболической (образующейся в клетках в результате окисления питательных веществ корма) воды с одной стороны и количества выделяемой мочи, влаги, теряемой в составе кала, и уровня дыхательных водопотерь с другой (Соколов, Мещерский, 1989, 1990; Соколов и др., 1994)

Для опытов было использовано по 10 животных, отловленных в природе (хомячки Роборовского (Тува), хомячки Кэмпбелла (Тува) и джунгарские хомячки (Новосибирская область) или полученных при разведении в лаборатории (хомячки Кэмпбелла, происходившие из окрестностей Чойбалсана, Восточная Монголия и джунгарские хомячки в повторной серии опытов). Животные содержались в стандартных условиях лаборатории (температура воздуха 18–21 °С, световой режим 14С:10Т), поодиночке, в клетках, имеющих подстилочный и гнездовой материал (стружки и хлопковая вата) и снабженных градуированными поилками, конструкция которых препятствовала испарению или случайному проливу воды. В качестве корма в неограниченном количестве предлагалась воздушно-сухая (7–9% влажности) смесь из очищенных семян проса (преобладание углеводных компонентов), семян подсолнечника (повышенное содержание жира), гранул высушенного творога (повышенное содержание белка) и высушенной моркови (корм, богатый клетчаткой).

На контрольном этапе эксперимента животные получали воду в неограниченном количестве. Определение уровня ее потребления и взвешивание каждой особи проводили ежедневно.

В период адаптации количество предлагаемой питьевой воды ограничивали до 1/2 от контрольного уровня для каждого животного. В течение 3–5 дней определяли динамику массы тела хомячков, после чего количество питьевой воды вновь уменьшали или, при необходимости, увеличивали — с последующим контролем динамики массы тела и т.д. Общая продолжительность периода адаптации к ограниченному предложению влаги составляла 40–60 суток.

В опыте животные получали количество воды, определенное на предыдущем этапе, как минимально-необходимое для поддержания стабильной массы тела у данной особи (контролировали ежедневным взвешиванием).

Для хомячков Кэмпбелла, происходивших из Восточной Монголии, были проведены только измерения на контрольном (неограниченное предложение воды) этапе. Потребление каждого вида корма (для подсолнечника — семян без оболочек) определяли для каждой особи индивидуально на контрольном и опытном этапах за 3-сут. период (для контрольного этапа — после не менее, чем 30 сут. содержания в указанных условиях). В повторной серии опытов для джунгарских хомячков (Соколов и др., 1994) потребление кормов проводили за 7 сут.

Химический состав (белковый азот и белок, липиды, безазотистые экстрактивные вещества (углеводы), клетчатка, зола и содержание влаги) в образцах кормов и навесках воздушно-сухого кала определяли в специализированной лаборатории. На основе полученных данных, а также данных о количестве и влажности кала, рассчитывали энергетическую ценность суточного рациона, количество метаболической воды и усвоенного азота.

Для определения количества и концентрации выделяемой мочи животных на сутки помещали в метаболические клетки с сетчатым полом, под которым находились кюветы с минеральным маслом. Клетки были снабжены непроливающими поилками и кормушками с обычной кормовой смесью. По окончании суток капли мочи собирали из-под слоя масла пипеткой, определяли ее объем и (на криоскопическом осмометре) — общую концентрацию осмотически активных веществ. В повторной серии опытов джунгарских хомячков помещали в клетки, под которыми находилась полиэтиленовая пленка, на несколько часов. Мочу в этом случае собирали немедленно после выделения, суточный диурез не определяли.

На животных второго-четвертого лабораторных поколений (по 20 особей хомячков Кэмпбелла и джунгарских и 15 особей хомячка Роборовского) были проведены опыты по определению динамики массы тела при предложении только воздушно-сухих кормов (сухоедение).

Кроме того, определяли реакцию организма хомячков, содержащихся в тех же условиях и имевших свободный доступ к питьевой воде, на введение водной и солевой нагрузок (в эксперименте использовано по 10 особей хомячков Роборовского и джунгарских и 15 особей хомячка Кэмпбелла второго-четвертого лабораторных поколений (Мещерский, Клишин, 1990).

Основные результаты балансовых экспериментов приведены в таблице 15.1 Влажность выделяемого кала хомячков варьировала в пределах 55–65%, а доля потерь влаги с калом не превышала 10%.

Даже при свободном доступе к питьевой воде средняя величина интенсивности водного обмена у мохноногих хомячков оказывается весьма низкой. Полученные значения (100–150 мг H_2O /г-сут, или 60–80 мг воды на 1 кДж обменной энергии) хотя и превышают величины, известные для ряда пустынных грызунов, вообще не употребляющих питьевой воды и влажного корма (некоторые виды родов *Dipodomys* и *Perognathus* — 50–70 H_2O /г-сут, 16–20 мг H_2O /кДж), зачастую оказы-

Таблица. 15.1. Основные показатели водного обмена хомячков рода *Phodopus*

Показатель*	<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. campbelli</i> (Тува)	<i>Ph. campbelli</i> (В. Монголия)	<i>Ph. sungorus</i> (Новосиб. обл)	<i>Ph. sungorus</i> (лаб. поп-я)
Питьевая вода, мг/г-сут	52.1±1.4 12.9±0.6 (s,c) 24.8%*	55.5±3.2 21.6±2.5 (r) 38.9%*	92.8±0.8	66.3±11.2 28.8±3.2 (r) 43.4%*	48.3±3.1 19.0±1.8 39.3%*
Суммарное поступление воды в организм, мг/г-сут	111±6.0 66.0±5.0 (s) 60%*	99±12.0 65.0±3.0 (s) 65.7%*	147.0±24.0	111.0±15.0 88.0±6.0 (r, c) 79.3%	101.3±4.8 70.4±3.7 69.5%*
Отношение поступления воды и энергии, мг H_2O /кДж	57.4±1.8 (s,m) 39.9±1.1 (s,c) 65.6%*	65.9±5.8 47.0±2.7 (r) 71.3%*	79.1±9.2 (r)	74.2±5.6 (r) 47.0±1.6 (r) 63.3%*	58.8±2.1 42.7±0.8 72.6.%*
Доля питьевой воды в общем поступлении, %	45.0±2.0 (s,m) 19.0±2.0 (s, c) 42.7%* 29.8±1.4	49.0±3.0 32.0±4.0 (r) 66.0%*	60.0±6.0 (r)	60.0±4.0 (r) 33.0±2.0 (r) 55.0%*	48.0 27.0 56.3% 24.6
Массовая доля белка в предпочитаемом корме, %	(s) 19.7±0.7 (s, c) 66.1%*	33.4±1.6 (s,m) 24.4±1.1 (r) 73.1%*	29.1±1.2 (s, c)	24.8±1.2 (r,c,m) 22.5±1.0 (r) 90.7%	22.6

Показатель*	<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. campbelli</i> (Тува)	<i>Ph. campbelli</i> (В. Монголия)	<i>Ph. sungorus</i> (Новосиб.-обл)	<i>Ph. sungorus</i> (лаб. поп-я)
Отношение поступления азота и воды, мкг N/мг Н ₂ O	36.4±1.3 (s,m) 35.6±1.0 97.8%	34.9±3.1 (s) 34.5±1.8 98.9%	27.9±3.7 (r)	24.3±2.0 (r, c) 33.7±2.0 138.7%*	27.6 35.8 130%
Диурез, мкл/г-сут	9.5±0.8 (s,c,m) 5.1±0.6 (s, c) 53.7%*	30.4±5.4 (r, s) 15.1±1.3 (r, s) 49.7%*	49.1±11.6 (r, s)	15.9±1.7 (r,c,m) 11.2±1.2 (r, c) 70.4%*	
Доля диуреза в общих водопотерях, %	10.0±1.0 (s,c,m) 9.0±2.0 (c) 90%	31.0±2.0 (r, s) 25.0±3.0 (r, s) 80.6%	30.0±7.0 (r)	15.0±2.0 (r,c) 13.0±2.0 (c) 86.7%	
Концентрация осмотически активных веществ в моче, мосмоль/кг	3471±233 (c,m) 4278±289 (c) 123.2%*	2593±217 (r,s) 3408±124 (r,s) 131.4%*	2573±226 (r, s)	3388±135 (c,m) 4148±110 (c) 122.4%*	3294±273 4469±232 136%

Примечание: первая строка — значения показателя в условиях неограниченного; вторая — минимально-необходимого предложения питьевой воды. Для *Ph. campbelli* из Восточной Монголии определение второго значения не проводилось. Буквенные индексы соответствуют статистически достоверным (от $P < 0.05$ до $P < 0.01$) отличиям средних значений от аналогичных, полученных для других групп, соответственно: r — от *Ph. roborovskii*, c — от *Ph. campbelli* из Тувы, m — от *Ph. campbelli* из Восточной Монголии, s — от *Ph. sungorus* из Новосибирской области. Сравнение статистической достоверности отличий значений, полученных для *Ph. sungorus* из лабораторной популяции не проводилось. Третья строка — процентное отношение средних значений, полученных в контрольных и опытных условиях. Индекс * соответствует статистически достоверным (от $P < 0.05$ до $P < 0.01$) отличиям средних значений от аналогичных, полученных для данной группы в контрольных и опытных условиях. Для *Ph. sungorus* из лабораторной популяции определение величины суточного диуреза, а также расчета индивидуальных значений ряда индексов не проводилось.

ваются более низкими или соответствуют известным для мелких ксерофильных (в том числе пустынных) видов со смешанным типом питания — представителей родов *Meriones*, *Gerbillus*, *Gerbillurus*, *Citellus*, *Onychomys*, *Notomys*, *Pseudomys*, *Allactaga*, *Acomys*, *Peromyscus*, в сходных условиях (80–250 мг H₂O/г-сут, 60–200 мг H₂O/кДж).

Помимо низкой интенсивности водного обмена, существенной специфической особенностью рода *Phodopus* следует считать весьма низкий уровень диуреза и очень высокие значения концентрации выделяемой мочи в условиях свободного доступа к источнику влаги. Большинство даже хорошо адаптированных к засушливым условиям форм мелких грызунов при наличии питьевой воды или влажного корма продуцируют мочу со средней концентрацией 1500–2500 мосмоль (и лишь у немногих видов величина этого показателя приближается 3000 мосмоль) при величине суточного диуреза от 25 до 100 и более мкл/г-сут или 25–40% от общего водного баланса. Величины 10–15 мкл мочи на 1 г массы тела в сутки при концентрации около 3500 мосмоль, отмеченные в наших экспериментах для *Ph. roborovskii* и *Ph. sungorus*, ранее были известны только для некоторых видов семейства Heteromyidae, способных неограниченно долго существовать, потребляя исключительно воздушно-сухой корм (семена).

В то же время ни один из исследованных видов мохноногих хомячков в целом не оказался способным поддерживать постоянную массу тела при отсутствии источников свободной влаги. В наших опытах стабилизировать вес на протяжении 21 дня сухоедения оказались способными 4 из 15 особей хомячка Роборовского — при среднем для выборки уровне снижения массы тела — 2.2% в сут. и 1 из 20 особей джунгарского хомячка (средняя потеря массы в выборке — 2.9% в сут.). Что касается хомячков Кэмпбелла, терявших в среднем — 3.2% массы тела в сут., то все 20 участвующих в опыте животных потеряли более 25% начальной массы тела уже к 18 дню сухоедения, а две особи погибли.

В контрольных же условиях средний уровень расхода влаги организмом был сходным у всех трех видов, за исключением хомячков Кэмпбелла, происходящих из Восточной Монголии. У последних величина этого показателя почти в полтора раза выше (хотя вследствие значительного разброса индивидуальных значений отмеченные отличия не могли быть оценены, как статистически достоверные).

Поскольку водный и энергетический обмен связаны между собой не только косвенно, но и напрямую (образование метаболической воды

при окислительных процессах и неизбежные испарительные водопотери при вентиляции легких), помимо абсолютной величины водного баланса корректно использовать уже упоминавшийся показатель отношения этой величины к количеству усвоенной организмом энергии. В условиях свободного доступа к питьевой воде величина этого показателя (пропорционального также доле свободной воды в общем поступлении) возрастала в ряду *Ph. roborovskii* — *Ph. campbelli* — *Ph. sungorus*, притом, что статистически достоверными были отличия между первым и третьим видом — хомячками Роборовского и джунгарским. Сходным с джунгарскими хомячками из Новосибирской области значением этого показателя отличались и хомячки Кэмпбелла из Восточной Монголии. Напротив, в повторных экспериментах с *Ph. sungorus* определено более низкое среднее значение отношения поступления/расхода воды и энергии, практически соответствующее уровню *Ph. roborovskii*. Таким образом, хотя определенная корреляция между потреблением воды и степенью засушливости территорий обитания и может быть отмечена, в целом уровень водного обмена у всех видов рода оказывается сходным.

В естественных условиях источником влаги может служить животная пища — при адаптации организма к потреблению заметного ее количества. Все виды рода *Phodopus* известны как всеядные грызуны, охотно поедающие как семена, так и насекомых, и других беспозвоночных. В контрольных условиях эксперимента для всех видов было характерно потребление значительного количества белка, в наибольшей степени — хомячками Роборовского и Кэмпбелла и в меньшей — джунгарским. В еще большей степени различия между этими видами выявлялись при сопоставлении отношений азотистого и водного обменов — у джунгарских хомячков, потребляющих больше влаги, показатель «поступление азота/поступление воды» был достоверно ниже, чем у *Ph. roborovskii* и *Ph. campbelli* из Тувы. Сходной с *Ph. sungorus* величиной этого показателя отличались и хомячки Кэмпбелла, отловленные в Восточной Монголии и также потребляющие много влаги.

Однако по показателям концентрирующих способностей почек две формы хомячка Кэмпбелла существенно не отличались. Для *Ph. campbelli* в целом концентрация мочи была достоверно ниже, а доля диуреза в общем расходе — достоверно выше, чем для двух других видов. Соответственно, при сходном уровне водного обмена, уровень испарительных водопотерь у хомячков Кэмпбелла обеих групп был ниже, чем у *Ph. roborovskii* и *Ph. sungorus* (табл. 14.1). В свою очередь, джунгарские

хомячки продуцировали достоверно большее количество мочи, чем хомячки Роборовского. По сравнению с другими грызунами даже у хомячка Кэмпбелла развит весьма мощный концентрирующий механизм почек (см. главу 9).

Несмотря на неспособность существовать в условиях полного сухоудения, представители всех трех видов рода могли существенно сокращать потребности в свободной влаге, поддерживая при этом стабильную массу тела. В наибольшей степени эта способность проявлялась у хомячков Роборовского, для которых количество питьевой воды могло быть снижено до 25%, а суммарное поступление воды в организм — до 60% от предпочитаемого уровня (табл. 15.1). У представителей этого вида было определено и самое низкое отношение величины водного баланса к количеству обменной энергии, достаточное для поддержания массы тела стабильной — 40 мг H_2O /кДж. У хомячков Кэмпбелла из Тувы и джунгарских, отловленных в Новосибирской области, эта величина была достоверно выше — 47 мг H_2O /кДж. В повторной серии опытов с джунгарскими хомячками было получено практически такое же среднее значение показателя «поступление воды/уровень обмена», что и для *Ph. roborovskii*. (Для хомячков Кэмпбелла, происходящих из Восточной Монголии, эти эксперименты проведены не были).

Значения интенсивности водного обмена, полученные в наших экспериментах для видов рода *Phodopus* (65–90 мг H_2O /г-сут, 40–47 мг H_2O /кДж) в условиях дефицита доступной влаги, вполне укладываются в диапазон, известный для аналогичных условий у других видов мелких млекопитающих, адаптированных к существованию в аридных сообществах: 25–100 мг H_2O /г-сут, 30–90 мг H_2O /кДж (*Meriones*, *Ammospermophilus*, *Onychomys*, *Gerbillus*, *Notomys*, *Pseudomys*, *Acomys*, *Peromyscus*). Сходным у большинства изученных видов оказывается в этих условиях и структура водного баланса (доля диуреза в общем расходе воды — 10–25%), и значения осмотической концентрации выделяемой мочи (3000–4500 мосмоль). Таким образом, отличительной чертой рода *Phodopus* следует считать не столько приспособленность к существованию в условиях выраженного дефицита свободной влаги, сколько эффективную работу механизмов снижения водопотерь (в первую очередь — концентрирующей способности почек) даже в условиях отсутствия такого дефицита. При свободном доступе к питьевой воде интенсивность водного обмена мохноногих хомячков превышает минимально необходимый уровень в 1.2–1.7 раза, в то время как у других ксерофильных видов (*Meriones*, *Gerbillus*, *Notomys*, *Pseudomys*, *Acomys*) — в 2–3.3 раза.

Следует подчеркнуть, что концентрация мочи, продуцируемой хомячками в условиях полного сухоедения, свидетельствует о крайне высокой эффективности механизмов экономии ренальных потерь воды. На момент потери животными более 25% первоначальной массы (при полном отсутствии питьевой воды) или 21-е сут. сухоедения (если потери были меньше) на были отмечены средние значения концентрации мочи 6381 ± 987 , 5904 ± 374 и 5550 ± 485 мосмоль для *Ph. roborovskii*, *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* соответственно, что приближается к максимальным средним величинам, известным для млекопитающих. В повторной серии опытов с джунгарским хомячком при немедленном сборе выделяемой мочи было получено среднее значение 4853 ± 287 мосмоль (на 10-е сут. сухоедения, средняя потеря массы тела — около 16% от первоначального уровня). Тем не менее, наличие столь эффективного концентрирующего механизма почек само по себе не позволяет мохноногим хомячкам обходиться без поступления в организм свободной влаги.

Экспериментальные условия ограниченной доступности свободной влаги привели к достоверному снижению доли белка в предпочитаемом корме у хомячков Роборовского и Кэмпбелла, в то время как у джунгарских хомячков, отличавшихся более низким потреблением белка при свободном доступе к воде, подобного снижения отмечено не было. В итоге, в условиях напряженного водного баланса, у всех трех видов наблюдалось удивительно сходное значение отношения потребления азота к количеству получаемой организмом воды — около 35 мкг N/мг H₂O. Это значение, примерно соответствующее усредненному составу животной пищи (насекомые с неутолщенным типом хитинового покрова), видимо, можно считать для всех мохноногих хомячков величиной, определяющей возможности варьирования поведенческих и физиологических реакций на преодоление дефицита влаги при свойственном этим животным типе питания.

Выраженных тенденций к изменению величины энергетического обмена, характеру теплоустойчивости и температуры термонеutralной зоны в условиях ограниченного предложения питьевой воды у мохноногих хомячков найдено не было. Величина испарительных водопотерь, определяемая прямым измерением за короткий интервал времени в замкнутой камере при температурах, не превышающих значение термонеutralной зоны, у хомячков Роборовского снизилась пропорционально снижению общей интенсивности водного обмена (45–60%), у хомячков Кэмпбелла уменьшилась в меньшей степени (75–85% от

значений, отмеченных при свободном доступе к воде), а у джунгарских хомячков осталась на примерно первоначальном уровне. В итоге в условиях дефицита влаги, все три вида характеризовались сходным уровнем испарительных водопотерь (3.7–4.3 мг H₂O/г·час) — при том, что при свободном доступе к питьевой воде между ними имелись выраженные различия.

В опытах с введением в желудок водной нагрузки (3% от массы тела животного в течение 4 ч) хомячки Роборовского экскретировали с мочой в среднем 43% введенной жидкости — величина, характерная для специализированных пустынных форм (представители семейства *Heteromyidae*), свидетельствующая о значительной редукции способностей почек удалять избыток жидкости из организма. Хомячки Кэмпбелла за тот же интервал времени экскретировали 70% и джунгарские хомячки — 87% введенной жидкости (последнее значение сопоставимо с величинами, характерными для влаголюбивого вида *Arvicola terrestris*).

Данные об уровне экскреции ионов натрия и калия при солевой нагрузке и их средних концентрациях в моче мохноногих хомячков (440–630 ммоль/л Na⁺ и 300–440 ммоль/л K⁺) сопоставимы со значениями, известными для многих ксерофильных форм грызунов, и свидетельствуют о хороших способностях почек представителей рода *Phodopus* к экскреции минеральных солей, что коррелирует с общей высокой эффективностью механизма снижения ренальных водопотерь. В то же время значения, присущие мохноногим хомячкам, избегающим в естественных условиях засоленных биотопов, являются более низкими, чем у специализированных грызунов-галофитофагов (как, например, *Psammomys obesus*).

Сведения о водном обмене мохноногих хомячков, представленные в литературе, крайне скудны. Детальное исследование водного обмена четырех видов палеарктических хомячков, в том числе и одного представителя рода мохноногих хомячков, «*Phodopus sungorus*», было проведено Трояном (Троян, 1979). Животные для этих экспериментов были приобретены в зоомагазине, и установить точную видовую принадлежность (*Ph. sungorus* или *Ph. campbelli*), не говоря уже о месте происхождения основателей, не представляется возможным. Очевидно лишь то, что они являлись потомками животных, длительное время разводимых в неволе. Тем не менее, большинство представленных в этой работе данных вполне сопоставимо с результатами, полученными нами для хомячков Кэмпбелла и джунгарских: средняя величина диуреза в

условиях отсутствия дефицита влаги — 18.4 мкл/г-сут, доля ренальных потерь в общем балансе — 18%, общий уровень водного обмена — около 100 мкл/г-сут, уровень испарительной водоотдачи при прямом определении в замкнутой камере — 3.31 мг H_2O /г-ч. После недельного содержания исключительно на воздушно-сухом корме, сопровождавшемся потерей массы тела, средняя величина диуреза составила 6.1 мкл/г-сут (около 11% общего расхода), общая интенсивность водного обмена — около 55 мг H_2O /г-сут, уровень испарительных водопотерь — 1.9 мг H_2O /г-ч. Существенным оказалось значительное уменьшение концентрации мочи, продуцируемой зверьками при свободном доступе к воде, — в среднем 1520 мосмоль. Средняя величина этого показателя (в условиях питания исключительно воздушно-сухим комбикормом с содержанием белка 23.5%) составила в экспериментах Трояна 3500 мосмоль, а при повышении содержания белка в корме до 40% (соевый шрот) — в среднем не более 4000 мосмоль. Эти величины сопоставимы с полученными нами для хомячка Кэмпбелла в условиях напряженного, но отнюдь не отрицательного, как в указанной работе, водного баланса.

Другой работой, содержащей сведения о водном обмене *Ph. sungorus* (в этом случае речь, вероятно, идет именно о джунгарском хомячке, хотя место происхождения основателей лабораторной популяции не указывается) является исследование Ширвотера и Клингеля (Schierwater, Klingel, 1984). В этих экспериментах при отсутствии дефицита влаги и питании кормом с относительно низким содержанием белка (зерносмесь) средний уровень водного обмена «джунгарских» хомячков составил 122 мг H_2O /г-ч или 84 мг H_2O /кДж, количество потребляемой питьевой воды — 73 мг/г-сут, диурез — 40 мкл/г-сут (30% от общего расхода; концентрация выделяемой мочи, к сожалению, не приводится). Общее количество воды, минимально необходимое хомячкам для поддержания стабильной массы тела, было определено как 76 мг/г-сут. Эти значения также хорошо сопоставимы с полученными нами для джунгарских хомячков и хомячков Кэмпбелла. В этой работе приводятся также интересные данные о характере динамики массы тела хомячков, содержавшихся в условиях сухоедения, но раз в неделю получавших в качестве дополнительного источника влаги мучных червей. В таких условиях животные постоянно теряли в весе (в среднем, 0.6% массы тела в сутки), но оставались живыми на протяжении 92 дней опыта, потеряв к концу опыта около 50% начальной массы. Это свидетельствует о способности мохноногих хомячков

длительное время существовать в условиях крайне напряженного, в целом, отрицательного водного баланса и об адаптациях к использованию животной пищи в качестве единственного источника свободной влаги.

Подводя итог сказанному, можно констатировать, что мохноногие хомячки характеризуются наличием выраженных адаптаций к дефициту доступной влаги. Специфика группы заключается в относительно низком уровне водного обмена в условиях неограниченного предложения воды и наличии высокоэффективного, функционирующего даже при отсутствии дефицита влаги концентрирующего механизма почек. В то же время хомячки не способны поддерживать положительный водный баланс при полном отсутствии источников воды или влажной пищи. Потребление значительных количеств белкового азота показывает, что в естественных условиях важную роль в поддержании водного баланса играет животная пища (насекомые), что хорошо согласуется и с отмеченными особенностями водного обмена.

Среди трех видов наиболее устойчив к дефициту влаги хомячок Роборовского, заселяющий в естественных условиях и наиболее засушливые территории. Наименьшая среди трех видов величина отношения водного и энергетического баланса при свободном доступе к воде и редукция способности выводить избыток жидкости свидетельствуют о значительной степени специализации этого вида. Однако характер его терморегуляторных процессов позволяет предположить достаточно широкий спектр адаптивных возможностей, на активизацию которых требуется время, по-видимому, сопоставимое со временем сезонных изменений в естественных условиях. Джунгарские хомячки, также отличающиеся высокой устойчивостью к дегидратации и высокими концентрирующими способностями почек, справляются с экскрецией избытка жидкости на уровне влаголюбивых форм. Они способны поддерживать тепловой баланс в наиболее широком диапазоне внешних температур, при наличии источника свободной влаги тратят меньше воды на предотвращение перегрева и потребляют в этих условиях меньше белкового азота. В целом, физиологические адаптации джунгарского хомячка соответствуют его современному распространению на наименее засушливых территориях, однако ряд особенностей говорит о том, что в своей недавней эволюционной истории этот вид, вероятно, сталкивался с условиями высокой аридности. Приспособления джунгарских хомячков к дефициту влаги могут играть роль и в период поверхностной активности в зимнее время, когда низкое абсолютное со-

держание паров воды в холодном воздухе приводит к значительным дыхательным водопотерям, а восполнение их за счет поедания снега способно существенно повлиять на тепловой баланс организма. Этот, наиболее эволюционно молодой вид (см. главу 5), отличается в настоящее время и наибольшими адаптивными возможностями.

Хомячки Кэмпбелла, обитающие в северо-западной части ареала (Тува), обладают более узким адаптационным спектром, чем джунгарские хомячки, но они и менее специализированы, чем хомячки Роборовского. Возможно, присущие им особенности наиболее близки к таковым у изначальной, предковой для *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli*, а может быть и для рода в целом, форме, постепенно приспособившейся к обитанию на все более засушливых территориях.

Крайне интересен вопрос о различиях между Западной (тувинской) и Восточной (Восточная Монголия) формами этого вида. Анализ литературных данных и сообщения исследователей (в частности, А.В. Сурова, долгое время изучавшего хомячков на территории Монголии) позволяют предположить, что в восточной части ареала хомячки Кэмпбелла придерживаются более влажных (травянистая степь), чем на западе (сухие и опустыненные степи) местообитаний. Общий уровень увлажнения на востоке ареала *Ph. campbelli* также несколько выше. Для восточной части ареала известны сообщения о встречах хомячка Кэмпбелла в зимнее время, а зверьки, привезенные оттуда, демонстрируют заметное посветление окраски в зимний период и не впадают, в отличие от животных из Тувы, в торпор при пониженных температурах воздуха. Таким образом, по ряду экологических особенностей «Восточные» *Ph. campbelli* оказываются более близкими к джунгарским хомячкам, чем к представителям своего вида из Тувы. Как показал анализ митохондриальной ДНК (см. главу 5), между Восточной и Западной формами хомячка Кэмпбелла имеется значительная генетическая дистанция, и обнаруженные весьма существенные различия в характере водного и энергетического обмена и терморегуляции у восточной формы, во всяком случае в условиях свободного доступа к источнику влаги, очевидно, являются адаптивными особенностями, сформировавшимися за время независимой эволюции двух форм в разных условиях.

Отличия по ряду показателей (в первую очередь в общей интенсивности водного обмена и его отношению к обмену энергетическому) при практически полном совпадении по другим параметрам (концентрационные способности почек, доля белка в предпочитаемом корме и

отношение потребления азота и воды) отмечены нами и для двух выборок джунгарских хомячков, отловленных в Новосибирской области, и из лабораторной популяции, основатели которой происходили как из-под Новосибирска, так и из изолированного участка ареала — Минусинской котловины. Однако генетическая дистанция между формами, обитающими в Хакасии и в основной части ареала, значительно меньше, чем между «Восточной» и «Западной» формами хомячка Кэмпбелла, а климатические особенности и известные сведения об экологии *Ph. sungorus* из разных частей ареала не дают основания для интерпретации отмеченных отличий. В данном случае, по нашему мнению, речь скорее может идти об «эффекте основателя», проявляющемся при преимущественном размножении отдельных особей в условиях неволи. Этой же причиной, возможно, объясняются и отличия в данных, полученных в наших работах и в исследованиях коллег (Trojan, 1979; Heldmaier et al., 1987).

Глава 16. Радиорезистентность

Проблему радиорезистентности трех видов хомячков рода *Phodopus* исследовала в своей диссертационной работе Е.Б. Григоркина (1998). Работая на хомячках, полученных от разведения особей, завезенных из вивария ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, Е.Б. Григоркина определяла устойчивость зверьков каждого вида к воздействию разных доз α -излучения. Известно, что радиорезистентность является фундаментальной видовой характеристикой, детерминированной генотипически. Ионизирующее излучение — мощный повреждающий фактор, и его можно использовать как инструмент для исследования видовых дистанций.

По всем радиобиологическим признакам хомячки Роборовского и Кэмпбелла оказались более сходными между собой, нежели каждый из них с джунгарским хомячком (рис. 16.1; табл. 16.1). Аналогичное явление обнаружено по изменению массы тела облученных животных (рис. 16.2). Возрастные различия в постлучевой динамике массы тела у джунгарских хомячков оказались больше видовых (масса тела зверьков двухгодичного возраста к концу срока наблюдения не восстанавливалась), а при изучении межвидовой изменчивости радиобиологических реакций необходимо использовать одновозрастных животных. Результаты кластерного анализа методом UPGMA по шести признакам (% выживаемости, ЛД50/30, средняя продолжительность жизни и масса тела на 11-, 21- и 30-е сут. после облучения) также показали, что хомячки Кэмпбелла и Роборовского попали в один кластер, а джунгарский оказался удаленным от этой пары. Существует точка зрения о ландшафтной обусловленности радиорезистентности, согласно которой, животные, обитающие в аридных зонах,

Таблица 16.1. Видовые различия хомячков рода *Phodopus* по радиобиологическим характеристикам (по: Григоркина, 1998)

Вид	Число животных погибших/ облученных	Выживаемость, %	ЛД 50/30, Гр	Коэф. вар., %	Средн. продолжительность жизни (дни)
<i>Ph. roborovskii</i>	5/11	45.4	8.9±0.4	28	5.0±0.4
<i>Ph. campbelli</i>	5/12	42.0	9.6±0.3	23	7.5±1.0
<i>Ph. sungorus</i>	9/16	56.2	11.9±0.3	19	9.0±0.5

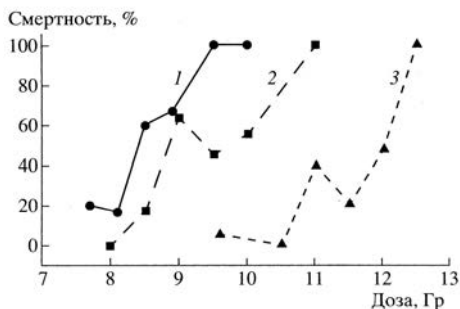


Рис. 16.1. Смертность хомячков рода *Phodopus* после тотального α — облучения разными дозами (% особей, погибших в течение 30 дн.) (по: Григоркина, 1998). 1 — *Ph. roborovskii*; 2 — *Ph. campbelli*; 3 — *Ph. sungorus*

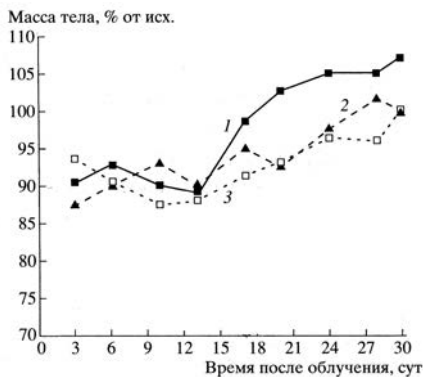


Рис. 16.2. Изменение массы тела (% от исходной) животных в течение 30 дн. после облучения (по: Григоркина, 1998). 1 — *Ph. roborovskii*; 2 — *Ph. campbelli*; 3 — *Ph. sungorus*

являются более устойчивыми к радиационному фактору. Однако среди трех видов мохноногих хомячков наиболее приспособленным к обитанию в условиях пустынь (в том числе экстрааридного характера) является хомячок Роборовского и, тем не менее, он наименее устойчив к радиационному фактору. А наиболее устойчивым оказался джунгарский хомячок — обитатель зоны степей и лесостепей.

Полученные результаты указывают на более высокую экологическую пластичность джунгарского хомячка, как вида эволюционно более молодого и проявляющего целый ряд специфических физиологических адаптаций.

Таким образом, по комплексу параметров хомячок Роборовского характеризуется большей радиочувствительностью, по сравнению с хомячком Кэмпбелла («Восточной группы»), а джунгарский хомячок значительно более радиорезистентен, по сравнению с двумя другими видами рода.

ЧАСТЬ V

Экология, поведение и химическая коммуникация мохноногих хомячков

Глава 17. Численность и продолжительность жизни

Показатель численности служит характеристикой вида и его приспособления к внешним условиям если считать, что эфемерный тип динамики численности с резкими колебаниями по сезонам и годам приводит к резкому усилению интенсивности отбора и повышению темпов эволюции. И наоборот, устойчивый тип динамики численности соответствует слабой интенсивности отбора и медленным темпам эволюции (Воронцов, 1982).

Многими исследователями неоднократно подчеркивалось, что численность хомячков рода *Phodopus* повсеместно невысокая и относительно устойчивая (Flint, 1966; Воронцов, 1982 и др.). Однако следует принять во внимание, что все три вида мохноногих хомячков плохо ловятся в давилки, живоловки, ловчие канавки и цилиндры и плохо идут на разные приманки, поэтому относительные данные по их численности, приводимые в литературе, могут быть сильно заниженными.

Невысокую численность джунгарского хомячка отмечала и М.Н. Мейер (1967). По ее данным, по разным биотопам процент попадания в ловушки в среднем составлял 6.2 на 100 ловушко/суток (л/сут.). Тем не менее, джунгарские хомячки охотно селятся по краям полей со злаковыми культурами, где могут достигать довольно существенной численности (Афанасьев и др., 1953; Карасева, 1961, 1963; Крыльцов, Шубин, 1964; Юдин и др., 1979 и др.) (табл. 17.1).

Считается, что численность джунгарских хомячков выше в сухих степях и по их границам (Млекопитающие Казахстана, 1977; Конева, 1983). В Восточном Казахстане в 1970-е гг. отмечалась довольно высокая численность джунгарского хомячка по правобережью р. Иртыш (несколько севернее г. Павлодар), которая составляла до 10–15% попаданий. Далее к северу численность этого вида снижалась, и в период отловов 1956 г. в 40–45 км южнее г. Петропавловск они вообще в ловушки не попадались. На южных окраинах ареала *Ph. sungorus* также довольно редки. За несколько лет сборов в горах Ерментау и Кошубай (Казахское нагорье) там было отловлено всего 3 особи (Млекопитающие

Таблица. 17.1. Процент попадания джунгарских хомячков в ловушки на полях и непаханой целине (по: Карасева, 1961; Юдин и др., 1979)

Литературный источник	Годы работы	Число л/ночей	% попадания животных	
			поля	непаханая целина
Карасева, 1961	1955	2800	0.5	0
— // —	1956	350	0.1	3.1
— // —	1957	2100	0.5	2.1
— // —	1958	500	1.0	0
— // —	1959	300	0	3.2
Юдин и др., 1979	1978	100	1.0	4.0

Казахстана, 1977). Несколько чаще они попадались к югу на правом берегу Иртыша. На плоскогорье у пос. Семиярский в 1970 г. число отловленных в давилки джунгарских хомячков составляло 10-12%. Но в тех же местах в 1974 г. не удалось поймать ни одной особи.

В книге Млекопитающие Казахстана (1977) отмечено, что джунгарский хомячок интенсивно расселяется к Западу. И за 30 лет (с конца 1950-х гг.) его ареал расширился на 200-300 км в указанном направлении. Авторы связывали подобное продвижение с интенсивным сельскохозяйственным освоением территории Северного Казахстана.

В 2007 г., во время полевых работ в Восточном Казахстане (район пос. Шидерта, Павлодарская область, в августе), в ковыльной степи нами было отловлено 5 особей на 370 л/ночей (т.е. процент попадания составлял 1.3). В районе пос. Теристанбалы (вблизи г. Семипалатинск) (также в ковыльной степи) нами были пойманы 4 хомячка на 450 л/ночей (0.8% попаданий).

В 2006 г. (конец июля) в окрестностях деревни Новониколаевка (Абаканский район Хакасии) в сухой степи нами было добыто 9 особей на 900 л/ночей (1.0%).

Что касается зимних учетов численности, то они были проведены на юге Новосибирской области и севере Казахстана в феврале 1986 г. на протяжении 1466 км. За 8 дней на этом маршруте встречено 83 джунгарских хомячка. Особенно много особей концентрировалось у обочины дороги, где скапливалось зерно, просыпавшееся с машин (Суров, Телицына, 1986).

Учет численности хомячка Кэмпбелла в южных районах Тувинской АССР проводился в 1958–1959 гг. (Флинт, Головкин, 1961). Авторы

показали, что в разных биотопах относительная численность этого вида (в % попадания) различна. Максимальная относительная численность хомячка Кэмпбелла наблюдалась в злаково-полынных комплексах, щебнистых степях с караганой и нанофитоно-лапчатковых комплексах с караганой и составляла от 1.2 до 4.5%. В слабозакрепленных песках, полузакрепленных песках с караганой, злаково-полынных степях с караганой и на останцах и выходах горных пород в степи относительная численность этого вида была гораздо более низкой — от 0.2 до 0.8%.

Учеты численности хомячка Кэмпбелла целенаправленно проводили летом 1986–1990 гг. в Эрзинском районе в окрестностях оз. Тере-Холь (Южная Тува). В 1986–1987 гг. наибольшее число зверьков было отловлено в ложбинах между дюнами, в которых росла карагана Бунге. Плотность зверьков составляла около одной особи на гектар (Суров и др., 1990). В 1988 и 1990 г. зверьки ловились в местах, где произрастала не только карагана (ее проективное покрытие равнялось 3–6%), но и лапчатка, дерновинные злаки и полынь (общее проекционное покрытие — около 30%).

В Забайкалье, в процессе наблюдений с 1944 по 1958 г., Н.В. Некипелов (1960) обнаружил очень невысокую и достаточно стабильную численность хомячка Кэмпбелла. Автор отмечал некоторое повышение численности этого вида в годы урожая семян ковыля и других степных трав, что свидетельствует о зависимости благополучия *Ph. campbelli*, в частности, и от этих видов кормов.

В 2006 г. нами проведены учеты численности хомячков Кэмпбелла в Кош-Агачском районе и в Курайской степи. В Кош-Агачском районе отловлено 5 особей на 450 л/ночей (процент попадания равен 1.1). В Курайской степи отловлен один зверек на 300 л/ночей (0.3%). Животные из Кош-Агачского района, Курайской степи, а также из Тувы относятся к «Западной группе» хомячков Кэмпбелла (см. главу 5). В Монголии, в районе оз. Угий-Нур (Центральная Монголия) в 2004 г. отловлено 14 особей на 210 л/ночей (процент попадания — 7.1). Аналогичная ситуация в этом же месте наблюдалась и в 2006 г., когда было добыто 6 экземпляров на 60 л/ночей (10% попаданий), что говорит о более высокой плотности поселения хомячков в этих местах и об их большей численности. В районе Баян-Унжула на 315 л/ночей было поймано три экземпляра (1% попаданий). Во всех указанных точках обитают представители (из Центральной Монголии) «Восточной группы» хомячков Кэмпбелла (см. главу 5).

Численность хомячка Роборовского, во всяком случае, в Казахстане меняется по годам. По данным Н.Н. Воронцова и Е.П. Крюковой (1969),

в 1961 г. в этих местах это был массовый вид (поймано 80 экземпляров); в 1965 г. в восточной части Зайсанской котловины, в песках Айгыркум в 4–10 км в северу от Улькен-Каратала на левом берегу Черного Иртыша местах удалось добыть всего 32 хомячка за 3.5 месяца работы, а в 1968 г. — три экземпляра за месяц наблюдений. В 1973–1974 гг. особи этого вида неоднократно ловились в 2–30 км от пос. Буран (Млекопитающие Казахстана, 1977). В годы депрессии численности на 10 км автомобильного учета встречалось в среднем 0.43 особи, в годы подъема — до 0.9–1.8 особей. Максимальная численность по учетам давилками — 6% на 100 л/ночей. По среднесноголетним данным по учету давилками — 0.2–0.3% на 100 л/ночей (Воронцов, Крюкова, 1969; Башенина, 1977; Млекопитающие Казахстана, 1977).

В августе 2007 г. в этих же местах, в слабозакрепленных песках, нами было поймано 7 хомячков Роборовского на 450 л/ночей (1.5%).

Учет численности хомячка Роборовского в южных районах Тувинской АССР проводился в 1958–1959 гг. (Флинт, Головкин, 1961). Авторами показано, что хомячки Роборовского ловились только в слабозакрепленных песках (относительная численность в 1959 г. составляла 6.0) и в полужакрепленных песках с караганой (относительная численность составляла в 1958 г. — 4.3 и 4.4 — в 1959 г.).

В июле-августе 1986–1987 гг. исследовались сообщества грызунов в степной зоне северо-востока Убсунурской котловины (окрестности оз. Тере-Холь). Плотность хомячков Роборовского в эти годы в среднем составляла 1 особь на гектар (Суров и др., 1990). По данным А.В. Сурова с соавторами (1990), в июле 2004 г. в западной Монголии численность хомячков Роборовского была весьма значительна — на 1 га приходилось 18 особей, из них 11 — половозрелых). В 2006 г. в Монголии (на западном берегу оз. Орог-Нур были отловлены 12 хомячков за 400 л/ночей (т.е. процент попадания равен 3.0%), т.е. численность также была относительно высокой.

Однако в целом, представленные данные подтверждают высказанный в начале настоящей главы вывод о стабильной численности всех трех видов мохноногих хомячков в разных частях ареала.

Средняя продолжительность жизни представителей рода *Phodopus* — около года, и лишь немногие переживают вторую зиму и принимают участие во втором сезоне размножения. Однако потенциальный срок их жизни (в условиях неволи) — до трех лет (что фактически в 2–3 раза превышает срок жизни в природе).

Глава 18. Убежища и запасание корма

Все три вида хомячков рода *Phodopus* — типичные норники, обитающие на открытых пространствах. На поверхность они выходят только в ночные часы, а дневные проводят в убежище (основной норе). Тип строения нор у хомячков Кэмпбелла и джунгарского очень сходен (рис. 18.1; 18.2). Типичная жилая летняя нора хомячка Кэмпбелла имеет несколько (от 2 до 6) входов. От входов идут вертикальные ходы, как правило, объединяющиеся в один основной ход, который довольно круто уходит вниз на глубину от 15–20 см (Телицына, 1993) до 20–40 см (Соколов, Орлов, 1980) (рис. 18.1). Ход оканчивается гнездовой камерой, где зверек устраивает гнездо из сухой травы, листьев, шерсти животных и даже из их помёта (Некипелов, 1960). В гнездах хомячков Кэмпбелла, обитающих в Монголии, отмечали присутствие растительной ваты (Банников, 1950).

Для хомячков Кэмпбелла характерно запасание корма (Некипелов, 1941, 1960). Зверек строит отдельную камеру в жилой норе или устраивает специальные временные кладовые. Кладовые могут располагаться в 200–300 м от жилой норы и представляют собой простую нору с одним входом и вертикальным ходом, уходящим в глубину на 40–100 см и заканчивающимся камерой, в которой, собственно, и помещаются запасы. Вероятно, хомячкам удобнее не возвращаться каждый раз к основной норе, а пользоваться для складирования временными норами, которые они располагают ближе к месту сбора корма (Некипелов, 1960; Flint, 1966). Некоторые авторы отмечают наличие у хомячка Кэмпбелла временных кладовок-кучек, к которым зверек возвращается несколько раз в течение ночи. Временные кладовые представляют собой небольшие кучки корма,

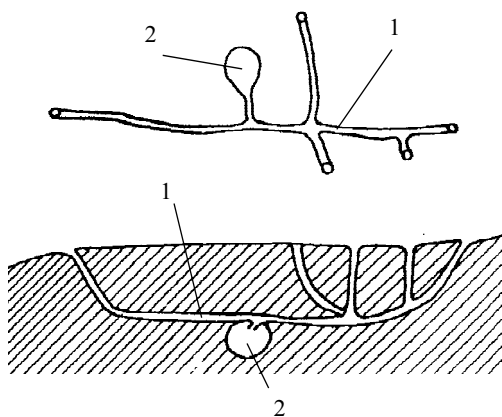


Рис. 18.1. Схема строения норы хомячка Кэмпбелла. 1 — ход; 2 — гнездовая камера.

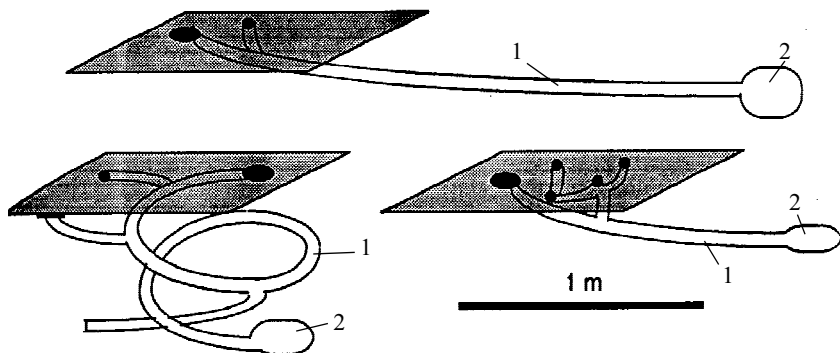


Рис. 18.2. Схема разных вариантов строения норы джунгарского хомячка. 1 — ход; 2 — гнездовая камера.

присыпанные песком. Причем зверек легко находит эти запасы даже через несколько дней после того, как они оставлены, вероятно, благодаря особым запаховым меткам, которыми кучки маркированы (Васильева, 1990).

У джунгарского хомячка норы также имеют несколько входов (от 2 до 6). От входов идут вертикальные ходы, как правило объединяющиеся в один основной ход, круто уходящий вниз на глубину от 20–30 см (Рейхард, 1923; Млекопитающие Казахстана, 1977) до 100 см (Афанасьев, 1949; Афанасьев и др., 1953; Телицына, 1993). Ход, который может иметь весьма значительную длину (от 60 до 300 см) (Телицына, 1993), оканчивается гнездовой камерой диаметром 10–15 см (рис. 18.2), в которой находится гнездо, изготовленное из «подручного материала»: сухой травы (Рейхард, 1923), коровьей шерсти (Афанасьев и др., 1953), летучек сложноцветных (Крыльцов, Шубин, 1964) или размочаленных листьев злаков и шерсти (Млекопитающие Казахстана, 1977).

Настоящих нор — временных кладовых, джунгарский хомячок не устраивает, зато для него, как и для хомячка Кэмпбелла, отмечено запасание корма во временных кладовках-кучках, к которым зверек постоянно возвращается (Крыльцов, Шубин, 1964).

И хомячок Кэмпбелла и джунгарский обычно устраивают норы открыто, но иногда роют нору под каким-либо укрытием.

Помимо нор, хомячки находят себе убежища под камнями (наши наблюдения), в трещинах земли, под пластами перевернутого дерна и в ку-

чах сена (Млекопитающие Казахстана, 1977). *Ph. campbelli* и *Ph. sungorus* часто собственных нор не строят, а занимают норы других грызунов (Некипелов, 1960, 1966 и др.) и зайцеобразных (по нашим наблюдениям, норы пищух). Иногда хомячки Кэмпбелла живут в колониях полевок Брандта (Скалон, 1949).

Информация об устройстве зимних убежищ у хомячка Кэмпбелла отсутствует. Для джунгарского хомячка отмечено более глубокое расположение камер (до 1 м) от поверхности (Млекопитающие Казахстана, 1977). В зимней норе сокращается число входных отверстий (до одного, и редко бывает два-три) (Крыльцов, 1955). Подобное уменьшение количества входных отверстий, безусловно, адаптивно.

По мнению А.И. Крыльцова (1955), зимой джунгарские хомячки живут в подземных норах и никогда не делают подснежных. Возможно, в подземных норах более успешно сохраняется тепло. Запасов корма на зиму обнаружить не удалось в связи с тем, что нор в осенний период не раскапывали. Однако в начале лета в норах джунгарских хомячков находили значительное количество запасенного зерна (Телицына, 1993).

Среди представителей рода *Phodopus* самые простые норы строит хомячок Роборовского. Ходы в нору у него сравнительно короткие и довольно круто уходят в глубину песка. Длина хода составляет от 50 см до 1 м. Он кончается или сразу гнездом или разветвляется на два коротких отнорка. Пещерообразное расширение норы, в которой помещается гнездо, невелико, около 10 см в диаметре (Формозов, 1929; Flint, 1966) (рис. 18.3). Вход в нору малозаметен снаружи, так как ветер заносит его песком. В гнезде находится гнездовой материал — клочки верблюжьей шерсти, а также остатки насекомых, которыми питаются хомячки.

Информация по устройству зимних убежищ у хомячка Роборовского отсутствует.

Итак, наиболее просты норы у хомячка Роборовского. У хомячков Кэмпбелла и джунгарского они несколько более сложные, но устроенны сходным образом. Качественное отличие состоит в наличии у хомячка Кэмпбелла специальных временных кладовых вне основной норы (хотя запасы корма бывают и в жилой норе), джунгарские же хомячки запасают корм в своих основных норах.

В своей книге А.Н. Формозов (1929) отмечал «...роль млекопитающих, как агентов почвообразования, как элементов, регулирующих отношения в среде растительных сообществ и т.д., весьма велика...». И

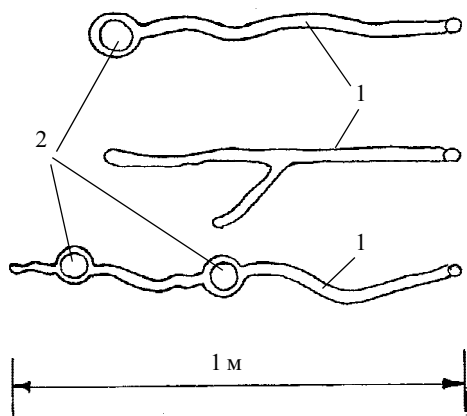


Рис. 18.3. Схема строения норы хомячка Роборовского (по: Формозов, 1929). 1 — ход; 2 — гнездовая камера.

от остатков предшествующего сообщества, но продолжающееся влияние в том же направлении начинает затем уже быть во вред сообществу, создает мало-по-малу условия, допускающие появление отдельных элементов, чуждых данному сообществу. В дальнейшем эти новые элементы начинают вытеснять элементы старого сообщества. В силу чего постепенно вырабатывается новое сообщество. Более соответствующее новым условиям» (Сукачев, 1973). Изменение сообществом среды сказывается более всего на выработывании почвенного слоя с особыми специфическими свойствами. Перемещая грунт из глубоких слоев на поверхность, роющие грызуны расширяют область деятельности почвообразовательных процессов в глубину, но, вместе с тем, постоянно погребают верхние горизонты. Этим они создают условия, при которых поверхностные слои почвы до некоторой степени задерживаются в развитии и, несомненно, замедляют ход естественной смены растительных сообществ. Образуется состояние некоторого равновесия в биоценозе, из которого и животные и растения извлекают свои выгоды, т.е. деятельность грызунов, и в том числе хомячков рода *Phodopus*, создает условия длительного естественного оптимума для растительных сообществ, с которыми эти животные тесно связаны.

мохноногие хомячки, как норные животные, безусловно, вносят свою лепту в этот процесс.

Их роющая и запасаящая деятельность включается в общую деятельность роющих грызунов степей, полупустынь и пустынь и влияет на изменение рельефа и процесс почвообразования. Хомячки, как и другие роющие животные, действуют работе воды, ветра, прямо или косвенно влияют на состав растительности, запасая семена в норах. Известно, что растительное сообщество «...видоизменяет среду в благоприятную для себя сторону и очищает

Глава 19. Особенности питания

В большинстве работ обобщающего характера мохноногие хомячки характеризуются как виды со смешанным типом питания. Основным кормом для них действительно являются семена, и несколько меньшую, но значительную роль играют животные корма. Потребление сколько-нибудь значительных количеств зеленого корма не характерно (Банников, 1954; Бобринский и др. 1965; Flint, 1966; Соколов, Орлов, 1980; и др.). Сказанное носит слишком обобщенный характер, так как конкретные особенности питания грызунов определяются многими факторами, связанными с характером протекающих в сообществах процессов и зависящими, в большей степени, от географического положения, годовых и сезонных особенностей. А.И. Крыльцов и И.Г. Шубин (1964), описывая содержимое желудков джунгарских хомячков из Казахстана, сообщают о наличии в них всех основных групп кормов, однако не указывают их соотношение. В сводке «Млекопитающие Казахстана» (1977) отмечается, что в содержимом защечных мешков джунгарских хомячков преобладали семена, а остатки вегетативных частей растений встречались единично. При характеристике летнего питания *Ph. sungorus* в Павлодарской области по анализу содержимого желудков было определено преобладание зелени (наряду с семенами) над животной пищей — единичные находки (у 2 из 200 особей). Свидетельством довольно высокой доли зелени в питании *Ph. sungorus* в Хакасии в июле-августе могут быть данные Б.С. Юдина с соавторами (1979): семена найдены в содержимом желудков у 32 из 40 отловленных особей (80%), зелень — у 11 (28%) и животная пища — у 23 (58%), хотя использованный авторами «показатель встречаемости» может и не отражать соотношение групп кормов в питании единичной «средней» особи. Высокую долю зелени отмечает и И.Г. Мещерский (1992) в желудках джунгарских хомячков из Хакасии в середине лета (табл. 19.1).

В содержимом защечных мешков хомячков Кэмпбелла преобладают семена (табл. 19.2). Это дало основания Н.В. Некипелову (1960) и Б.И. Пешкову (1960) охарактеризовать хомячка Кэмпбелла как «типично зерноядную» форму. При этом в первой из указанных работ проводится анализ зависимости динамики численности данного вида от урожая семян травянистых растений в сухостепных ассоциациях (в Читинской области). В то же время В.Е. Флинт и А.Н. Головкин (1961),

Таблица 19.1. Данные о составе содержимого желудков мохноногих хомячков в естественных условиях (% объема пищевого комка, средние значения)

Вид животного и место сбора материала	Группы кормов		
	семена	животная пища	вегетативные (зеленые) части растений
<i>Ph. sungorus</i> Хакасия, июль, 1989 (Мещерский, 1992, n=5)	20	15	65
<i>Ph. campbelli</i> Тува, август, 1987 (Мещерский, 1992, n=8)	36	11	53
<i>Ph. roborovskii</i> Тува, август, 1987 (Мещерский, 1992, n=7)	47	42	11
<i>Ph. roborovskii</i> Заалтайская Гоби (Роговин и др., 1987)	39	54.5	6

сравнивая хомячка Кэмпбелла с хомячком Роборовского, подчеркивают значительную роль насекомых в питании первого.

Оценка содержимого желудков хомячков Роборовского в Заалтайской Гоби (Роговин и др., 1987) свидетельствует о весьма высокой доле животной пищи в питании этого вида и незначительной роли зелени (табл. 19.1). Вывод о питании хомячка Роборовского почти исключительно животной пищей делает, на основе анализа содержимого защечных мешков, и А.Н. Формозов (1929). А.Г. Банников (1954) сообщает о примерно равном соотношении семян и насекомых в содержимом защечных мешков *Ph. roborovskii*, относя этот вид, также как и *Ph. campbelli*, к формам со смешанным типом питания. В.Е. Флинт и А.Н. Головкин (1961), основываясь на анализе содержимого защечных мешков хомячков в Туве, напротив, отмечают, что питание хомячка Роборовского отличается большей величиной соотношения «семена/беспозвоночные», чем это характерно для хомячка Кэмпбелла.

Соотношение растительных и животных кормов в содержимом желудков хомячка Роборовского в Туве (июль-август 1987–1988 гг.) было следующим: семена — 50%, животная пища — 40%, зелень — 10%.

Таблица 19.2. Состав содержимого защечных мешков мохноногих хомячков, по данным разных авторов

Вид животного, место сбора материала (источник данных)	Показатели					
	сухая масса содержимого (%)			встречаемость (%)		
	семена	животная пища	вегетативные части растений	семена	животная пища	вегетативные части растений
<i>Ph. sungorus</i> Хакасия: (Соколов, Мещерский, 1989)	91	0	2	—	—	—
<i>Ph. campbelli</i> Забайкалье (Некипелов, 1941; Пешков, 1960)	—	—	—	100	14	14
	—	—	—	98	6	27
Тува В 1958 г. В 1959 г. (Флинт, Головкин, 1961; Мещерский, 1987)	75	24	2	95	50	3
	60	39	1	90	50	8
	88	12	1	—	—	—
<i>Ph. roborovskii</i> Тува В 1958 г. В 1959 г. (Флинт, Головкин, 1961; Мещерский, 1987)	89	1.5	0	100	23	0
	86	14	0.4	100	39	5
	70	28	2	—	—	—

Соотношение этих кормов в защечных мешках у добытых животных составляло: семена — 70%, животная пища — 30%, зелень — следовые количества. Присутствие в защечных мешках большой доли семян, вероятно, связано с тем, что собираемый в них корм может быть предназ-

начен не только для быстрого поедания, но и для хранения в виде запасов (Мещерский, Феоктистова, 1999).

В условиях лаборатории хомячки Роборовского при предложении им разных типов корма выбирают диету, содержащую в среднем около 30–40% углеводов (Соколов, Мещерский, 1989). Можно предположить, конечно, что в природных условиях зверьки в значительной степени удовлетворяют свои потребности за счет растительного белка, например, за счет бобовых. Однако анализ семян караганы, активно поедаемых хомячками, показал, что содержание белка в них не превышает 23%.

При ограничении количества доступной влаги до минимального уровня, позволяющего хомячкам поддерживать массу тела стабильной, доля белка в предпочитаемой хомячками в лаборатории диете снижается до 20% (углеводы — 48%) (Соколов, Мещерский, 1989). Ограничение же общего количества доступной влаги до уровня, позволяющего хомячкам поддерживать массу тела стабильной — 79 ± 4 мг/г-сут (против 98 ± 5 мг/г-сут в контроле, $P < 0.01$, и величины 60 ± 2 мг/г-сут, характеризующей прогрессирующую дегидратацию), приводило к снижению доли белка в рационе только до уровня 26.6 ± 0.8 % ($P < 0.01$). Приведенные данные доказывают, что предпочитаемой является диета с высоким содержанием белкового азота, хотя хомячки Роборовского и могут относительно долгое время (в условиях эксперимента до двух месяцев) существовать при низком поступлении белка в организм. Таким образом, заключение о значительной насекомоядности хомячка Роборовского можно считать вполне оправданным (Мещерский, Феоктистова, 1999).

Глава 20. Особенности поведения мохноногих хомячков в природе и в условиях, приближенных к естественным

Наблюдения за жизнью любых животных в естественных условиях — задача сложная и трудоемкая, а исследование образа жизни мелких ночных грызунов — почти невыполнимая. И тем не менее, сотрудники ИПЭЭ им. А.Н. Северцова совместно с американскими коллегами провели ряд наблюдений за жизнью в природе двух видов хомячков рода *Phodopus* — Кэмпбелла и джунгарского. Наблюдения за хомячком Кэмпбелла велись в течение летних сезонов 1988–1990 гг. на юге Республики Тува (50°16' с.ш., 95°14' в.д.), а за джунгарским хомячком — в сентябре 1988 г. в районе г. Карасук (Новосибирская область) (53°44' с.ш. и 78°02' в.д.), в сентябре и в июле 1989–1990 гг. в Минусинской котловине (в Бийской районе) (53°43' с.ш. и 91°26' в.д.) (Wynne-Edwards et al., 1992; 1999). Ученым удалось проследить за поведением и образом жизни 11 самцов и 13 самок хомячка Кэмпбелла и 6 самцов и 5 самок джунгарского хомячка.

Представители обоих видов — животные не пугливые, и могут совершать свои обычные действия в свете налобного фонаря наблюдателя, находящегося от них на расстоянии 1.5–2 м. Скорость перемещения зверьков невелика, а норы, как правило, расположены на открытых местах, поэтому наблюдателю достаточно легко обнаружить входное отверстие норы. Численность обоих видов обычно невысока, поэтому наблюдения за несколькими обитателями одной территории позволяют более или менее объективно определить пространственно-экологическую структуру отдельного поселения.

По полученным данным, у хомячков Кэмпбелла участки самцов значительно превышают по размеру участки самок и обычно сильно перекрываются. Участки самок невелики по размерам и изолированы друг от друга (Телицына, 1993; Суров, 2006) (рис. 20.1, А–В, вклейка). Структура поселений джунгарского хомячка представлена системой сильно перекрывающихся участков самцов и изолированных участков самок (Телицына, 1993, рис. 20.1, Г–Е, вклейка). Самцы обычно посещают нору одной самки постоянно и могут подолгу оставаться с ней и детенышами (в период выкармливания молодняка). В отличие от хомячка Кэмпбелла, участки самцов и самок этого вида практически не различаются по размерам и сравнительно малы (Телицына, 1993; Суров 2006).

В темное время суток хомячки Кэмпбелла часто выходят на поверхность, но начинают вненоровую активность еще до наступления темноты, тогда как джунгарские хомячки выходят на поверхность уже в полной темноте, однако могут оставаться на поверхности еще некоторое время после восхода солнца (Wynne-Edwards et al., 1992, 1999).

По нашим наблюдениям, в Минусинской котловине (2006 г.) в летний период джунгарские хомячки могут находиться на поверхности два-три часа после восхода солнца (их отлов был удачным даже в 7–8 ч.).

Активность хомячков Кэмпбелла, так же как и их вненоровая деятельность длительнее, чем у джунгарских. Первые были активны ночью в течение 6 ч (на поверхности проводили в среднем 3.7 ч), тогда как вторые — соответственно 3.5 ч и 1.4 ч.

Различий в продолжительности периода активности самцов и самок, как общей, так и вненоровой, не обнаружено: самцы хомячка Кэмпбелла активны в среднем 6.3 ч в течение ночи, а самки — 5.6 ч. Для джунгарского хомячка эти показатели составили 3 и 4 ч, соответственно. Расстояние, которое самцы и самки обоих видов преодолевали за время своей вненоровой активности, различалось значительно. Самцы хомячка Кэмпбелла за ночь, в среднем, проходили около 370 м (максимальное расстояние перемещения самца хомячка Кэмпбелла составило 1.5 км), тогда как самки — только около 130 м. Самцы джунгарского хомячка «путешествовали» на гораздо более короткие расстояния — до 70 м, а самки — 60 м. И при этом, скорость передвижения хомячков Кэмпбелла была выше, чем джунгарских (соответственно 11.4 м/мин, и — примерно 4 м/мин) (Wynne-Edwards et al., 1999).

Определение активности и скорости передвижения хомячков Кэмпбелла и джунгарского, проведенное в лаборатории (Wynne-Edwards et al., 1992, 1999) (с использованием вертящихся колес), подтвердили результаты, полученные в природе. Самцы хомячка Кэмпбелла были активны более длительное время в течение суток, пробегали более значительное расстояние и двигались быстрее, чем джунгарские хомячки.

Следует подчеркнуть, что наблюдения в природе и лаборатории проводились за хомячка Кэмпбелла из «Западной группы», представители которой по многим показателям отличаются от «Восточных» (см. главу 5). Можно предположить, что животные из «Восточной группы» отличаются как по пространственно-этологической структуре поселений, так и по поведению и активности зверьков.

Аналогичное замечание может касаться и джунгарских хомячков, поскольку наблюдения в основном проводились за животными из Ми-

нусинской котловины, которые также отличаются (хотя и в меньшей степени, чем хомячки Кэмпбелла) от особей из основной части ареала (см. главу 5).

20.1. Поведение хомячков Кэмпбелла и джунгарского в природе

В процессе полевых наблюдений за хомячками Кэмпбелла выясняли не только пространственно-этологическую структуру поселений этого вида, но и взаимоотношения особей в популяции. В частности, фиксировали частоту оставления пахучих меток самцами и самками. При этом, регистрировали особенности поведения самок в разные дни физиологического цикла, поскольку поиск полового партнера и использование территории разными особями напрямую связаны с маркировочным поведением (Суров, 2006). Обнаружено, что в период рецептивности самки к ней с довольно большого расстояния сбегается несколько самцов, которые и покрывают ее, т.е. для хомячков Кэмпбелла характерна полигамная система размножения (Васильева и др., 1988; Васильева, 1990; Телицына, 1993; Суров, 2006).

Для хомячка Кэмпбелла описано 6 основных источников пахучих экскретов: моча, помёт, СБЖ (Reasner, Johnston, 1987), ДМ (Соколов и др., 1991a), Гардеровы (Бодяк, 1994) и ушные железы, а у самок важную роль в коммуникации играет еще и вагинальный секрет. Частота мечения этим секретом зависит от стадии эстрального цикла (Телицына, 1993; Суров, 2006).

В природе маркирование территории происходило как на перекрывающихся участках обитания самцов, так и вне их. Отмечено достоверное увеличение частоты маркировочной активности секретом СБЖ у самцов в период рецептивности одной из самок. При этом, самцы иногда выходили за пределы своего обычного участка обитания и маркировали около нор рецептивной самки. В последнем случае это могло быть проявлением конкурентных отношений между самцами за самку (Суров, 2006).

Для самок более характерна маркировка вагинальным секретом или мочой. Именно моча является половым аттрактантом у хомячков Кэмпбелла в летний период. Любая метка, оставляемая животным, скорее всего, служит комплексным сигналом. Например, при купании в песке на субстрат попадают экскреты Гардеровых желез, СБЖ, ушных

желез, ДМ, поскольку обонятельные сигналы разносятся во время груминга по всему телу и смешиваются.

В природе самки оставляют максимальное число меток в 22–23 ч, во время первого выхода из норы. В день рецептивности у них увеличивается двигательная активность и расстояние удаления от норы. У самки существенное время занимают поиски места для оставления экскретов и собственно маркирование участка вагинальным секретом и мочой (Суров, 2006). Маркировочное поведение распределено во времени неравномерно и связано с другими сопутствующими элементами поведения, образуя маркировочные комплексы. Чаще всего перед мечением у самок наблюдается груминг, что очевидно связано с возбуждением животного и разнесением пахучих веществ по шкурке (Суров, 2006).

Наши наблюдения за двумя самками хомячка Роборовского, содержащимися в условиях естественного светового и температурного режимов, показывают, что с рецептивной самкой спариваются не один, а несколько самцов (в нашем случае — два), но один из самцов — намного чаще. Следовательно, у хомячков Роборовского, как и у хомячков Кэмпбелла, система размножения, скорее всего полигамна, хотя это предположение требует проверки в природных условиях.

20.2. Поведение самцов хомячка Кэмпбелла в период рецептивности самок

Увидеть процесс спаривания в природе, особенно у таких мелких ночных животных, как хомячок Кэмпбелла, удастся чрезвычайно редко. Даже при использовании радиопеленгации необходимо одновременное слежение, по крайней мере, за рецептивной самкой и одним из самцов, чей участок охватывает или примыкает к участку данной самки. Такой самец-«сосед», может часто заходить в ее нору и подолгу оставаться там, даже когда самка выкармливает выводок. Как правило, лактирующая самка уже беременна, и за день-два до родов она покидает старую нору, выкапывая или занимая новую. При этом самец может оставаться с подрастающими детенышами. Роды у самки наступают, по-видимому, днем, и к вечеру она появляется на поверхности и начинает активно метить вагинальным секретом небольшую площадь около своей норы, привлекая самцов с большого расстояния. Спаривание может происходить как в норе, так и снаружи. Зарегистрировано спаривание одной самки с четырьмя самцами. При-

чем иерархический статус в данном случае, по-видимому, не влиял на порядок садок. Как показали опыты по парному ссаживанию самцов, преимущество при спаривании имел тот самец, который жил в норе вместе с самкой либо оказывался рядом с ней раньше других. В трех других случаях наблюдали спаривание самок только с одним самцом, участок которого охватывал территорию самки.

Эти наблюдения позволяют сделать несколько выводов о роли ольфакторных сигналов в поисковом и половом поведении хомячка Кэмпбелла:

1. Самцы маркируют свой участок секретом СБЖ и мочой, но метки не препятствуют проникновению на их территорию других самцов, а скорее всего, служат для собственной ориентации резидента в пространстве.

2. Самка начинает привлекать самца своими экскретами накануне или в день наступления эструса. Она метит вагинальным секретом или мочой определенные участки вблизи норы, где находилась в течение дня. Если мечение вагинальным секретом и происходит в другие дни цикла, то частота его существенно ниже, чем на стадии проэструса и эструса (рис. 20.2).

3. Самцы распознают сигналы самки с расстояния более 1 км, приближаются к ней и спариваются. Иногда еще накануне эструса они переселяются в норы поблизости от самки.

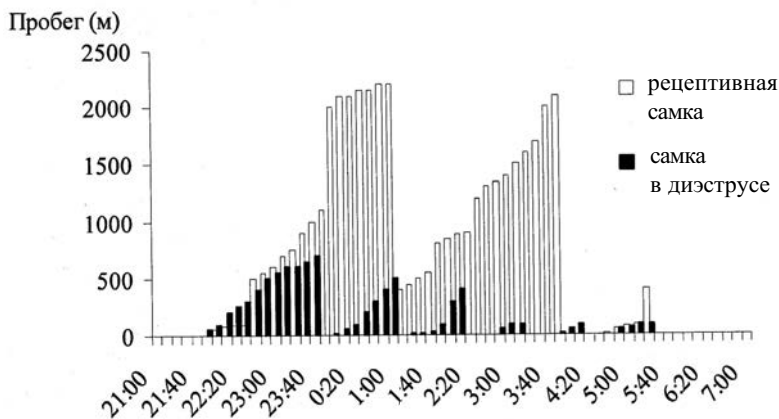


Рис. 20.2. Двигательная активность самки хомячка Кэмпбелла в состоянии эструса и анэструса на площадке мечения (Тува, 1990) (по: Суоров, 2006).

4. Наиболее вероятно, что самцы отыскивают самку по запаху; на близком расстоянии подключаются акустические и/или зрительные сигналы.

Таким образом, у данного вида и видов, имеющих дисперсную пространственную структуру поселений, химические сигналы могут служить, в первую очередь, для привлечения самцов самками в период рецептивности, а пахучие метки, оставляемые как самцами, так и самками, позволяют более эффективно эксплуатировать кормовые ресурсы и убежища (Суров, 2006).

20.3. Поведение хомячка Роборовского в условиях вольерного содержания при естественном световом и температурном режимах

Наблюдений за хомячком Роборовского в природе не проводилось. Немецкий ученый Хаман (Hamann, 1987) изучил изменения суточной активности у одиночно содержавшихся самца и самки хомячка Роборовского в условиях естественного светового режима. Хамманн наблюдал за поведением животных в течение 15 мес., и показал, что хомячки Роборовского обоих полов наиболее активны в летний период, особенно в июле и августе. В сентябре активность несколько снижалась, а затем, в октябрь-ноябре, снова возрастала, и даже превышала летние. В октябре вненорровая активность хомячков составляла около 6.5–7.0 ч/сут., а в ноябре — около 5 ч/сут. Затем вненорровая активность хомячков начинала падать и к февралю становилась минимальной (животные были активны всего около 10 мин в сутки). С марта по май активность хомячков Роборовского возрастала и достигала примерно 2.5 ч в день (Hamann, 1987).

Результаты этих наблюдений кажутся несколько странными, так как обычно активность животных связана с циклом размножения: повышается в период активизации этого процесса и снижается — в период затухания. Можно предположить, что на результаты экспериментов Хамана повлияла температура (хомячки содержались при естественном световом режиме и в температурных условиях в лаборатории) и небольшие размеры клеток.

Наши эксперименты были проведены в вольере размером 2.20×1.90×1.50 м. при естественном световом и температурном режимах с июля 2005 г. по август 2006 г. (в течение 13 мес.). Было проведено 72 ч наблюдений в июле 2005 г. и 132 ч наблюдений — с сентября 2005 г. по август 2006 г.

Хомячки Роборовского жили в группе из двух самцов и двух самок, а после гибели одного из самцов (в сентябре месяце), наблюдение продолжали за одним самцом и двумя самками.

Анализ результатов по соотношению вненоровой активности и пассивного поведения в течение года показал, что животные наиболее активны с апреля по сентябрь. В сентябре вненоровая двигательная активность у самцов и самок снижалась и достигала минимальных значений в ноябре (в период, когда зверьки практически никогда не размножаются), и затем двигательная вненоровая активность начинала планомерно расти. Активность самцов и самок существенно не различалась (рис. 20.3, табл. 20.1).

Самцы и самки хомячка Роборовского были активны дважды в течение суток. Пики активности самцов и самок не различались, зверьки обоих полов были активны одновременно (табл. 20.1).

В летние месяцы и первый месяц осени (с июня по сентябрь) наблюдалась самая высокая продолжительность обоих пиков активности. Осенью, в октябре-ноябре, происходило сокращение пиков активности по продолжительности и смещение его начала на более позднее время (табл. 20.1). В зимний период регистрировалась минимальная продолжительность пиков активности и наиболее позднее время начала обоих пиков.

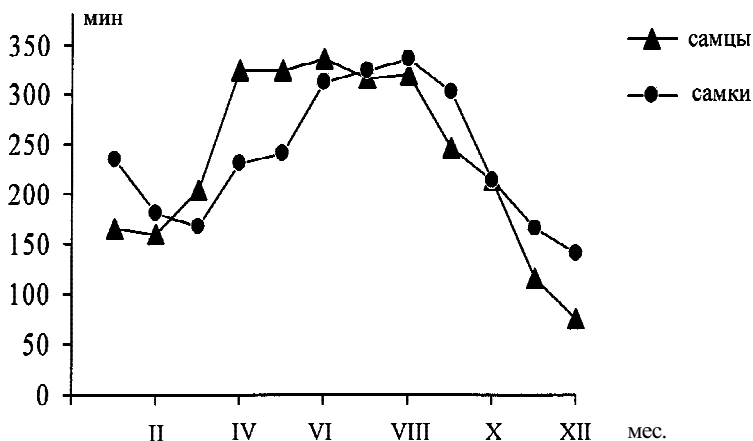


Рис. 20.3. Характер вненоровой активности хомячков Роборовского (самцов и самок) в разные сезоны года при естественном световом и температурном режимах.

Таблица 20.1. Изменение длительности пиков активности у хомячков Роборовского в течение года

Дата наблюдения	Самки		Самцы	
	продолжительность (ч:мин) пика активности			
	первого	второго	первого	второго
22.07.05	19:10-00:20	2:10-5:20	19:30-1:10	1:50-4:50
3.09.05	20:00-0:50	2:10-4:00	20:00-1:30	3:20-5:00
4.10.05	20:30-23:40	1:40-3:10	20:50-23:40	2:00-2:40
25.11.05	20:30-21:30	2:30-3:00	20:30-23:20	2:20-3:20
29.01.06	21:40-00:00	3:00-3:30	20:50-22:30	2:50-3:20
26.02.06	21:20-22:00	3:20-3:40	20:50-23:50	3:10-4:00
11.03.06	21:00-21:50	3:00-3:50	21:20-23:10	3:10-4:20
26.04.06	20:50-22:20	3:00-4:10	20:40-22:50	3:00-4:00
29.05.06	19:30-22:50	2:40-3:30	20:00-23:00	2:30-3:50
25.06.06	19:20-23:00	2:20-4:00	19:30-22:50	2:10-4:10
30.07.06	19:00-23:00	2:00-4:20	19:00-23:20	2:20-4:20
21.08.06	19:00-23:30	2:00-5:00	19:00-23:40	1:50-4:50

В весенние месяцы происходило увеличение пиков активности по продолжительности и смещение сроков начала на более раннее время (табл. 20.1).

Во время наблюдения за активными животными также отмечалось проявление у них таких форм индивидуального поведения, как комфортное (чистки и умывания) и пищевое (рис. 20.4; 20.5).

Оказалось, что наиболее активно хомячки питаются и проявляют элементы комфортного поведения в летние и осенние месяцы (около 30 актов кормления в сутки в летние месяцы и около 40 — в сентябре-октябре, примерно 20-30 актов груминга в летние месяцы) (рис. 20.4; 20.5). Наименьшая пищевая и комфортная активность наблюдалась в зимние месяцы (9-10 актов кормления в сутки в ноябре-феврале; около 5-10 актов груминга в феврале), когда хомячки были минимально активны.

Весной отмечено увеличение продолжительности комфортного и пищевого поведения животных, что коррелирует с их активностью (рис. 20.6; 20.7).

В процессе наблюдений мы обнаружили наличие агрессивных и неагрессивных контактов между членами группы (рис. 20.6; 20.7). Наи-

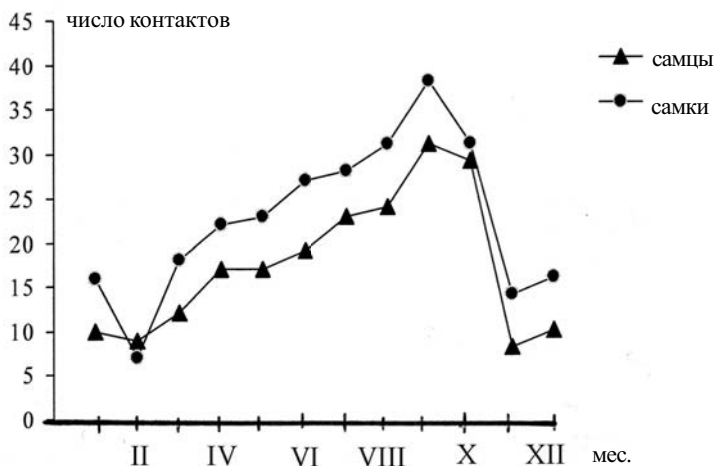


Рис. 20.4. Динамика актов груминга у хомячков Роборовского (самцов и самок) в разные сезоны года при естественном световом и температурном режимах.

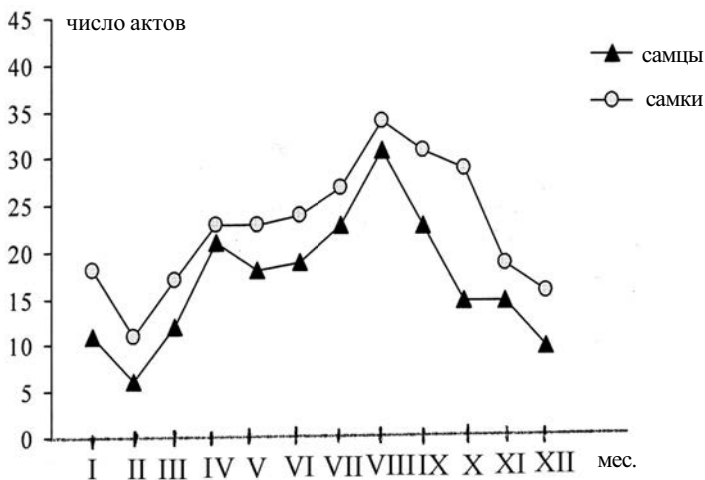


Рис. 20.5. Характер пищедобывательной активности хомячков Роборовского (самцов и самок) в разные сезоны года при естественном световом и температурном режимах.

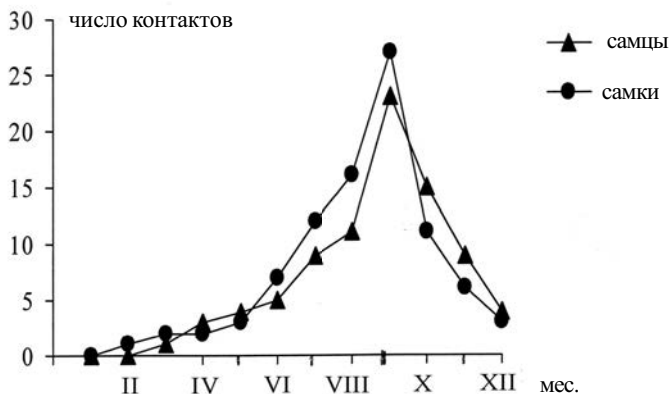


Рис. 20.6. Динамика агрессивных контактов у хомячков Роборовского в разные сезоны года при естественном световом и температурном режимах.

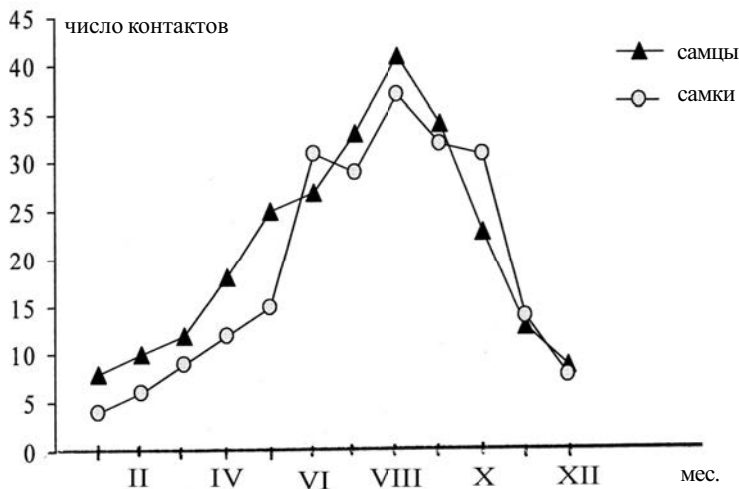


Рис. 20.7. Динамика неагрессивных контактов у хомячков Роборовского в разные сезоны года при естественном световом и температурном режимах.

большее количество агрессивных контактов между животными регистрировалось в летние и осенние месяцы, когда группа состояла из двух самцов и двух самок (с июля по октябрь) (рис. 20.6). Наименьшее количество агрессивных взаимодействий зарегистрировано на протяжении всего зимнего и весеннего периодов наблюдений (с ноября по май включительно). Количество агрессивных контактов начинало возрастать летом (рис. 20.6).

Количество дружелюбных контактов (неагрессивное поведение) также было максимальным в летние месяцы и минимальным с ноября по март (рис. 20.7).

Кроме того, оказалось, что при вольерном содержании сроки размножения у хомячков Роборовского совпадают с таковыми при содержании в парах в условиях естественного светового и температурного режимов (см. главу 24). Размножение начинается в феврале, а выводки появляются в апреле-мае и в августе. В осенние месяцы и в течение двух месяцев зимы выводков не было.

В целом, полученные нами результаты по вненоровой активности хомячков хорошо согласуются с данными по сезонному размножению у этого вида, а также с изменением гормонального фона у самцов (Соколов, Феоктистова, 1996; Feoktistova, Meschersky, 1999, 2005; Феоктистова, 2006), т.е. наибольшая активность самцов и самок характерна для весенне-летнего периода, а наименьшая — в осенне-зимний. Аналогичную картину демонстрируют данные и по пищевому и комфортному поведению хомячков, а также по контактам между особями. Полученная нами картина несколько отличается от результатов Хамана (Hamann, 1987), однако адекватнее отражает ход естественных процессов, в частности, процесса размножения.

Глава 21. Беременность. Особенности роста и развития детенышей

21.1. Рецептивность и беременность

Длительное время данные о продолжительности беременности у хомячков рода *Phodopus* существенно различались (табл. 21.1). Однако благодаря активному изучению мохноногих хомячков в лабораториях России, США, Канады был установлен точный срок беременности. Для всех трех видов он составил 18 дней (Jordan, 1971, 1984; Wynne-Edwards, 1987; Мещерский, Феоктистова, 1999). Задержка срока беременности на один-два дня, как правило, приводит к гибели самки.

В течение первых суток после родов у самок наступает послеродовой эструс (состояние рецептивности), когда происходит спаривание с самцом (или самцами). Предполагается, что такое явление — способность зачать новый выводок сразу после родов — характерно для обитателей мест с суровым климатом, где благоприятный для выращивания потомства период достаточно короток. Если спаривания сразу пос-

Таблица. 21.1. Предполагаемые сроки беременности у трех видов хомячков, по данным разных авторов (в днях)

Хомячок Кэмпбелла	Джунгарский хомячок	Хомячок Роборовского
20–22 (Флинт, Головкин, 1961;	20–22 (Афанасьев и др., 1953)	20–22 (Флинт, Головкин, 1961)
20–22 (Flint, 1966)	20–22 (Flint, 1966)	20–22 (Flint, 1966)
16 (Погосянц, 1961)		19.5–22.5 (Ross, Cameron, 1989)
21–22 (Мейер, 1967)	Крыльцов, Шубин, 1964)	
16–18 (Башенина, 1977)	25–30 (Млекопитающие Казахстана, 1977)	
19 (Pilborough, 1971)	18–26 (Hemelrad, 1981)	
18 (Jordan, 1971)	18–23 (Parkeng, Collins, 1991)	
13 (Herberg et al., 1980)		
Wynne-Edwards, 1987)		

ле родов не происходит, то следующий период рецептивности наступает через 4–5 дней.

Проанализировав особенности первых пяти дней беременности (предимплантационный период) у *Ph. campbelli*, Эрб и Вин-Эдвардс (Erb, Wynne-Edwards, 1993) показали, что овуляция у самок этого вида может происходить как в проэструсе, так и в начале эструса, и зависит от качеств самца и от того, как проходит процесс спаривания.

Оплодотворение, как и у большинства плацентарных млекопитающих, происходит в верхнем отделе фаллопиевой трубы, и к концу первого дня оплодотворенная яйцеклетка передвигается к нижнему отделу этого органа. Там уже четырехклеточный эмбрион находится до конца вторых суток и затем начинает перемещаться в матку. Чаще всего эмбрион попадает в матку в конце третьего дня беременности в состоянии морулы или бластулы. Не позже чем к концу пятого дня эмбрион имплантируется.

Таким образом, после оплодотворения и до имплантации зародыша проходит от двух до пяти суток (Erb, Wynne-Edwards, 1993).

Во время предимплантационного периода беременности был также измерен уровень прогестерона в плазме крови самок. Оказалось, что у хомячка Кэмпбелла в первый день беременности уровень этого гормона не отличается от такового, наблюдаемого при обычном эстральном цикле. На вторые сутки уровень прогестерона падает и становится ниже, чем при нормальном эстральном цикле, а на третьи и четвертые сутки — опять возрастает и становится сходным с таковым, наблюдаемым в соответствующие дни эстрального цикла.

У ряда видов млекопитающих (в частности, у сирийского хомяка и кроликов) за имплантацию отвечает прогестерон. У крыс и мышей в период имплантации наблюдается повышение уровня как прогестерона, так и эстрадиола-17 β . У хомячка Кэмпбелла Эрб и Вин-Эдвардс (Erb, Wynne-Edwards, 1993) не смогли обнаружить пика этих гормонов в плазме крови к моменту предполагаемой имплантации. Возможно, за благополучную имплантацию и дальнейшее протекание беременности отвечает все-таки эстрадиол, постепенно накапливающийся в неработающих яичниках, хотя ко времени имплантации его уровень и не определяется в плазме крови.

Как мы уже отмечали, самки джунгарских хомячков производят на свет от 3 до 6 выводков в сезон, в каждом от 4 до 8 детенышей. Хомячки Кэмпбелла успевают дать 3–4 выводка в сезон по 6–8 детенышей в

каждом. У хомячка Роборовского самки могут принести 3–4 выводка за сезон размножения, величина которых варьирует от 3 (величина выводка часто наблюдаемая в условиях лаборатории, даже при содержании при естественном световом и температурном режимах) до 7 новорожденных.

Однако, осенью и зимой все три вида хомячков могут приносить и одиночные выводки, следовательно, общее число выводков на самку за год может составлять большую величину (табл. 21.2).

Таблица. 21.2. Среднее количество эмбрионов (на самку) у трех видов хомячков из разных частей ареала

Часть ареала	Хомячок Кэмпбелла	Джунгарский хомячок	Хомячок Роборовского
Забайкалье	7.1 (Некипелов, 1960)		
Зайсан			7.5 (по данным коллекции Зоомузея МГУ) 6.5 (Воронцов, Крюкова, 1969)
Тува	8.2 (Флинт, Головкин, 1961)		6.3 (Флинт, Головкин, 1961)
Гобийский Алтай	7.0 (Банников, 1950)		
Красноярский край, Минусинский р-н		6.4 (Мейер, 1967)	
Павлодарский край		6.2 (Млекопитающие Казахстана, 1977)	
Хакасия		6.0 (Кохановский, 1962)	
Кулунда		5.0 (Юдин и др., 1979)	
Монголия	6.0 (Суров, 2006)		7.5 (по данным коллекции Зоомузея МГУ)

21.2. Особенности постнатального развития детенышей в разные сезоны года при содержании в условиях естественного светового и температурного режимов

Хомячки рода *Phodopus* развиваются очень быстро: фактически к 18 дню жизни уже становятся самостоятельными. В природе к этому времени самка-мать может сменить нору и родить там следующий выводок (Телицына, 1993; Суров, 2006).

Постэмбриональное развитие хомячков каждого из трех исследуемых видов прослежено в целом ряде работ. Так, развитие детенышей хомячка Кэмпбелла, полученных от разведения пар, пойманных в Туве, описано в статьях В.Е. Флинта и А.Н. Головкина (1961), М.Н. Мейер (1967), Росс и Камерон (Ross, Cameron, 1989). В работе В.Е. Флинта, А.Н. Головкина (1961) проводится сравнение развития хомячков Кэмпбелла из Южной Тувы и хомячка Роборовского из того же региона. Наблюдения за развитием джунгарского хомячка опубликованы рядом исследователей (Адольф, 1949; Мейер, 1967; Млекопитающие Казахстана, 1977; Юдин и др., 1979). Все указанные исследования проводились в условиях вивария (т.е. при постоянной температуре и длине светового дня, соответствующих летнему режиму).

Мы проследили постнатальное развитие детенышей всех трех видов при содержании в условиях естественного светового и температурного режимов. Все наблюдаемые детеныши родились в весенний период 2005–2006 гг., и их развитие было прослежено одновременно. В таблице 21.3 приводятся параметры развития детенышей с первого по 14-й день жизни. К таблице прилагается серия фотографий (см. вклейку: рис. 21.1 а – 21.14 е).

Как наши, так и литературные данные свидетельствуют о том, что хомячки трех видов развиваются по-разному, т.е. признаки, характеризующие постэмбриональное развитие трех видов мохноногих хомячков, выявляются в разные сроки. Так, наиболее быстро прозревают хомячки Кэмпбелла, затем джунгарские и последними — хомячки Роборовского. Формирование ушной раковины и открытие слухового прохода у хомячков Кэмпбелла и джунгарского происходят в одни и те же сроки и раньше, чем у хомячка Роборовского. Появление первых одиночных волосков на голове, а также оволощение тела происходит у всех трех видов в одни и те же сроки. Расхождение пальцев на передних и задних лапах происходит с 6-го по 10-й день у хомячка Кэмпбелла и джунгарского и с 6-го по 11-й день у хомячка Роборовского.

Таблица 21.3. Сравнительный анализ постэмбрионального развития хомячков. (Фотографии приведены на наклейке.)

Дни	Хомячок Кэмпбелла (родители пойманы в Центральной Монголии, берег оз. Угий-Нур)	Джунгарский хомячок (лабораторная популяция, особи-основатели пойманы в Хакасии)	Хомячок Роборовского (лабораторная популяция, особи-основатели пойманы в Эрзинского районе Тувинской АССР)
1	2	3	4
1	Голые, слепые, красновато-розовые. Ушные бугорки почти не видны, хорошо заметны мустациальные и подбородочные вибриссы, 4 резца широко расставлены. Пальцы слиты. На пальцах есть коготки. Рис. 21.1, а, б.	Голые, слепые, красновато-розовые. Ушные бугорки почти не видны, хорошо заметны подбородочные вибриссы, 4 резца широко расставлены. Пальцы слиты. На пальцах есть коготки. Рис. 21, в, г.	Голые, слепые розовые. Ухо в виде бугорка. Пальцы слиты, хорошо заметны мустациальные и подбородочные вибриссы, 4 резца широко расставлены. Пальцы слиты. На пальцах есть коготки. Рис. 21, д, е.
2	Голые, слепые, появляется пигментация на носу и крестце; вибриссы заметны очень отчетливо. Ухо в виде бугорка. Пальцы слиты. Рис. 21.2, а, б.	Слепые, в целом голые, но на голове становятся заметны отдельные волоски, появляется светло-серая пигментация на голове и крестце. Различимы вибриссы на морде. Уши в виде слабозаметных бугорков. Пальцы слиты. Рис. 21.2, в, г.	Слепые, голые, появляется слабая серая пигментация на спине, вибриссы видны очень хорошо. Уши в виде бугорков. Пальцы слиты. Рис. 21.2, д, е.
3	Слепые, в целом практически голые, но на голове начинают появляться отдельные короткие волоски, слабая сероватая	Слепые, видны отдельные волоски на голове, спине, передних лапках, слабая сероватая пигментация по всей спине.	Слепые. На голове и спине начинают появляться редкие волоски, на спине серая пигментация (особенно выражена

1	2	3	4
	<p>пигментация по всему верху тела. Вибриссы очень хорошо заметны. Глазная щель чуть видна. Начинается «отлипание» ушной раковины. Пальцы слиты. Рис. 21.3, а, б</p>	<p>Глаза выделяются в виде темно-серых пятен. Начинается «отлипание» ушной раковины. Пальцы слиты. Рис. 21.3, в, г.</p>	<p>на крестце). Вибриссы хорошо заметны. Начинается «отлипание» ушной раковины. Пальцы слиты. Рис. 21.3, д, е.</p>
4	<p>Слепые. Короткие волоски видны на голове, спине и лапах. Спина покрыта серой пигментацией. На спине появляется тонкая черная полоска. Окончательно сформированы вибриссы. Ушная раковина «отлипла» у всех. Пальцы слиты. Рис. 21.4, а, б.</p>	<p>Слепые. Вся спина пигментирована темно-серым, полосы вдоль спины нет. Волоски на голове, спине и лапах остаются редкими. Окончательно сформированы вибриссы. Ушная раковина «отлипла» у всех детенышей. Пальцы слиты. Рис. 21.4, в, г.</p>	<p>Слепые. По всей поверхности тела и на голове обнаруживаются отдельные короткие волоски. Серая пигментация на спине видна отчетливо. Продолжается «отлипание» ушной раковины. Пальцы слиты. Рис. 21.4, д, е.</p>
5	<p>Слепые. Спина и голова покрываются редкой короткой шерсткой. Спина и голова окрашены в серый цвет. Вдоль спины тонкая темная полоска становится более отчетливой. На ушной раковине появляется темная пигментация. Глазная щель хорошо заметна. Вибриссы сформированы. Пальцы слиты. Рис. 21.5, а, б.</p>	<p>Слепые. Весь верх тела пигментирован в темно-серый, почти черный цвет, короткая шерстка по всей поверхности спины. Пальцы слиты. Полосы вдоль спины нет. Рис. 21.5, в, г.</p>	<p>Слепые. По всей спине появляется серебристо-серая пигментация; волоски по всей поверхности головы и спины. Ушная раковина у всех детенышей полностью «отлипла». Начинает формироваться веко. Пальцы слиты. Рис. 21.5, д, е</p>

Таблица 21.3. продолжение

1	2	3	4
6	<p>Слепые. Спина и голова покрыты редкой короткой шерсткой. Очень четкая серая пигментация по спине и голове. Выделяется черная полоса вдоль спины. На ушной раковине появляется первая складка. В углах рта появляются зачатки ДМ.</p> <p>Начинается расхождение пальцев на передних лапах. На задних еще слиты.</p> <p>Рис. 21.6, а, б.</p>	<p>Слепые, но глазные щели заметны хорошо. На спине очень четкая почти черная пигментация. Вся спина покрыта короткой шерсткой. Пальцы на передних лапах начинают расходиться, на задних — еще слиты.</p> <p>Рис. 21.6, в, г.</p>	<p>Слепые, но глазные щели отчетливо заметны.</p> <p>Вся спинка и голова покрываются плотной короткой серебристо-кремовой шерсткой.</p> <p>Слуховые проходы закрыты. Пальцы на передних лапах начали расходиться, на задних — еще слиты.</p> <p>Рис. 21.6, д, е.</p>
7	<p>Слепые. Спина и голова покрыты короткой шерсткой. По спине идет очень отчетливая темная полоса. Слуховые проходы закрыты, на их местах ямки; на ушной раковине появляется продольная складка. Продолжается формирование пальцев.</p> <p>Рис. 21.7, а, б.</p>	<p>Слепые. Слуховые проходы закрыты, на их местах ямки; на ушной раковине появляется продольная складка.</p> <p>Продолжается формирование пальцев.</p> <p>Вся спина и голова короткой шерсткой с черной пигментацией.</p> <p>Рис. 21.7, в, г.</p>	<p>Слепые. Слуховые проходы закрыты. На ушах появилась черная пигментация и продольная складка.</p> <p>Пальцы на передних лапах практически разошлись. На задних лапах пальцы начинают расходиться.</p> <p>Рис. 21.7, д, е.</p>
8	<p>Сформировалось веко, но глаза закрыты. Пальцы на передних лапах полностью разошлись, на задних — частично. Слуховые проходы закрыты. Рис. 21.8, а, б.</p>	<p>Слепые. Слуховые проходы закрыты. Вся спина покрыта короткой шерсткой, около ушей, вокруг глаз и на боках тела появляется рыжеватобежевая окраска,</p>	<p>Слепые. Слуховые проходы закрыты. Продолжается формирование пальцев на задних конечностях.</p>

1	2	3	4
		<p>свойственная взрослым животным.</p> <p>Пальцы на передних лапах полностью разошлись, на задних — частично.</p> <p>Рис. 21.8, в, г.</p>	<p>Рис. 21.8, д, е.</p>
9	<p>Слепые, слуховые проходы почти сформировались. На ушах и животе появляется шерсть. Пальцы в прежнем положении. Резцы сходны с таковыми у взрослых (сошлись).</p> <p>Рис. 21.9, а, б.</p>	<p>Слепые, слуховые проходы почти сформировались. На ушах и животе появляется шерсть. Пальцы в прежнем положении. Резцы сходны с таковыми у взрослых.</p> <p>Пыгается кусаться. В углах рта появляются зачатки ДМ в виде белых пятнышек.</p> <p>Рис. 21.9, в, г.</p>	<p>Слепые. На ушных раковинах появляются первые бороздки. У детенышей все тело покрыто плотной шерсткой, на брюшке — отдельные волоски. Продолжается формирование пальцев.</p> <p>Резцы, как у взрослых.</p> <p>Рис. 21.8, д, е.</p>
10	<p>Еще слепые, но глазная щель очень хорошо заметна. Живот оволошен. Пальцы на стопе разошлись. Ухо почти сформировалось, но раковина толстая, а слуховой проход закрыт.</p> <p>Рис. 21.10, а, б.</p>	<p>Глазные щели хорошо заметны, но глаза еще закрыты. Живот начинает обрастать шерстью. Окраска шерстного покрова повторяет окраску взрослых особей.</p> <p>Пальцы на стопе разошлись. Ухо почти сформировалось, но раковина толстая, а слуховой проход закрыт.</p> <p>Рис. 21.10, в, г.</p>	<p>Слепые. Полностью оволошены. Слуховые проходы закрыты. Продолжается формирование пальцев.</p> <p>Рис. 21.10, д, е.</p>
11	<p>Начинается прозревание. Шерстный покров полностью сформировался.</p>	<p>То же, что и в предыдущий день. Глаза еще не открылись, хотя щели очень</p>	<p>Слепые, хотя глазные щели заметны очень хорошо. Четко выделяются «надбровные</p>

Таблица 21.3. окончание

1	2	3	4
	Заканчивается формирование пальцев. Рис. 21.11, а, б.	хорошо заметны. Пробуют есть твердую пищу. Рис. 21.11, в, г.	вибриссы». Слуховые проходы закрыты. Формирование пальцев закончено. Рис. 21.11, д, е.
12	Все особи прозрели. У части зверьков открылись слуховые проходы. Рис. 21.12, а, б.	Глаза начинают открываться. У части животных открылись слуховые проходы. Рис. 21.12, в, г.	То же, что и в предыдущий день. Рис. 21.12, д, е.
13	Окончательно формируется ухо. Остальное без изменений. Рис. 21.13, а, б.	Глаза у всех открылись. Окончательно формируется ухо. Остальное без изменений. Рис. 21.13, в, г.	Началось прозревание. Открылись слуховые проходы. Рис. 21.13, д, е.
14	То же, что и в предыдущий день. Рис. 21.14, а, б.	То же, что и в предыдущий день. Рис. 21.14, в, г.	Все хомячки прозрели. Рис. 21.14, д, е.

Формирование вибрисс у всех трех видов начинается с момента рождения, но к 14-му дню наибольшего развития они достигают у хомячка Роборовского.

Итак, можно констатировать, что наиболее быстро формируются отдельные признаки у хомячка Кэмпбелла, затем у джунгарского и позднее всех у хомячка Роборовского. В работе Н.В. Тупиковой и Л.В. Каледы (1957) указано, что сроки развития признаков, не связанных с процессами первой жизненной необходимости (например, развитие ушной раковины, появление пигмента на коже и пр.), у мышей, полевок и хомячков примерно одинаковы. В то же время развитие признаков, обеспечивающих наиболее ранний переход к самостоятельной жизни (оволошение, прозревание, открытие ушного прохода), у полевок происходит значительно раньше, чем у мышей. Мохноногие хомячки занимают промежуточное положение между полевыми и мышами. Формированием пальцев на конечностях, которые обеспечива-

ют подвижность грызунов, наиболее быстро происходит у мышей, затем у хомячков, а позднее у полевок.

Помимо анализа особенностей развития отдельных признаков мы проследили за изменением массы тела с 1-го по 27-й дни постнатального онтогенеза и обнаружили, что масса у детенышей всех трех видов изменяется сходным образом (таб. 21.4 –21.6). В первые две недели жизни для хомячков характерен интенсивный рост, когда прирост массы тела за двое суток составляет до 30–40%. Особенно интенсивный рост наблюдается в первые двое суток после появления на свет. В этот период у детенышей всех трех видов прирост составляет от 60 до 90% (по-разному для разных сезонов года). До двухнедельного возраста увеличение массы происходит довольно равномерно, за исключением периода открытия глаз (до него или сразу после), когда у всех трех видов наблюдается несколько большее увеличение веса. Аналогичная картина прослежена и М.Н. Мейер у представителей двух популяций хомячков Кэмпбелла и джунгарского (Мейер, 1967). После созревания скорость прироста у всех трех видов снижается, особенно это становится заметным после 21 дня и до момента прекращения наблюдений (до 27 дня).

Интересную информацию дает сравнение изменения массы детенышей отдельных видов, рожденных в разные сезоны (весной и осенью), поскольку существуют особенности формирования весенних и летних генераций. Наблюдения за хомячком Роборовского (таб. 21.4) показали, что масса новорожденных стабильна и составляет 1.2 ± 0.03 г (у детенышей весенних выводков) и у детенышей осенних — 1.2 ± 0.06 г, что совпадает с данными литературы (Флинт, Головкин, 1961). К третьему дню после рождения вес детенышей, рожденных в осенний период, увеличивается практически вдвое. Тогда как детеныши осенних выводков прибавляют всего 0.5 г за двое суток. Затем вес детенышей обеих сезонов плавно увеличивается, до начала второй недели жизни. В этот период (подготовки к открытию глаз) наблюдается резкое увеличение массы (причем у детенышей весенних выводков оно происходит с 7-го по 9-й дни, а у детенышей осенних — с 9-го по 11-й дни). Затем масса постепенно плавно увеличивается до 19-го дня, а в последнюю неделю у детенышей как весенних, так и осенних выводков наблюдается ее заметное снижение. К последнему дню измерений масса детенышей весенних и осенних выводков достоверно не различается и составляет 16.6 ± 0.1 г и 15.2 ± 0.8 г соответственно.

Таблица 21.4. Средняя масса тела (г) и прирост (относительно массы в предыдущий день, в %) у детенышей хомячка Роборовского в разные сезоны года

День	Март-апрель		Сентябрь	
	средняя масса (г)	прирост (в %)	средняя масса (г)	прирост (в %)
1	1.3±0.05		1.2±0.06	
3	1.8±0.04	138.4	2.3±0.1	191.6
5	2.5±0.1	138.8	3.2±0.1	139.1
7	3.0±0.1	120.0	3.9±0.1	121.8
9	4.6±0.3	153.3	4.5±0.2	115.3
11	5.0±0.1	108.6	7.2±0.3	160.0
13	6.6±0.2	132.0	8.3±0.3	115.2
15	8.6±0.4	130.3	9.7±0.6	116.8
17	10.7±0.3	124.4	11.0±0.5	113.4
19	11.8±0.6	110.2	12.5±0.8	113.6
21	12.0±0.6	101.6	13.4±0.8	107.2
23	12.3±0.7	102.5	14.0±0.8	104.4
25	15.5±0.9	126.0	14.5±0.8	103.5
27	16.6±0.1	107.1	15.2±0.8	104.8

Наши данные по хомячку Кэмпбелла представлены в таблице 21.5. Новорожденные детеныши этого вида из весенних выводков имели несколько меньшую массу, чем детеныши осенних: 1.2±0.06 г и 1.5±0.08 г, соответственно. К третьему дню масса детенышей выводков обоих сезонов сильно увеличивается, особенно у весенних выводков (на 80%). Затем масса детенышей начинает плавно возрастать до 11–13-го дня жизни, а затем прирост снижается. К 27-му дню масса детенышей весенних и осенних выводков достоверно не различается и составляет 16.7±1.0 г и 17.6±0.8 г, соответственно. Темпы роста хомячка Кэмпбелла аналогичны таковым хомячка Роборовского.

Изменение массы тела у детенышей джунгарских хомячков представлено в таблице 21.6. Масса тела у новорожденных *Ph. sungorus* весенних и осенних выводков практически не различается и составляет 1.3±0.08 г и 1.3±0.03 г. К третьему дню масса детенышей осенних выводков резко возрастает (до 60%), а у детенышей рожденных весной этот скачок происходит в возрасте с 3-го по 5-й день. Затем

масса детенышей весенних выводков планомерно увеличивается до 13-го дня (дня окончательного прозревания) и затем (к 27-му дню) прирост снижается. У детенышей осенних выводков резкое возрастание массы наблюдается после прозревания (с 13-го по 15-й день), а затем прирост веса также как и у детенышей весенних выводков начинает планомерно снижаться. К 27-му дню средняя масса тела джунгарских хомячков достигает 18.9 ± 1.3 г (для весенних выводков) и 20.2 ± 1.4 г (для осенних выводков), что даже несколько выше, чем у хомячка Кэмпбелла и Роборовского, хотя стартовые значения у всех трех видов сходны.

Итак, можно сделать вывод, что изменение массы тела у всех трех видов хомячков с 1-го по 27-й день происходит сходным образом, хотя и с некоторыми вариациями для каждого вида по сезонам. Однако, как стартовые значения, так и конечные значения массы тела у детенышей всех трех видов достоверно не различаются.

Таблица 21.5. Средняя масса тела (г) и прирост (относительно массы в предыдущий день, %) детенышей хомячка Кэмпбелла в разные сезоны года

День	Март-апрель		Сентябрь-октябрь	
	средняя масса (г)	прирост (в %)	средняя масса (г)	прирост (в %)
1	1.2 ± 0.06		1.5 ± 0.08	
3	2.2 ± 0.04	183.3	2.4 ± 0.1	160.0
5	3.2 ± 0.07	145.9	3.2 ± 0.1	133.3
7	4.2 ± 0.2	131.3	4.4 ± 0.2	137.5
9	5.2 ± 0.1	123.8	5.6 ± 0.2	127.2
11	6.7 ± 0.2	128.8	7.0 ± 0.4	125.0
13	8.0 ± 0.2	119.4	9.4 ± 0.5	134.3
15	9.1 ± 0.3	113.7	10.4 ± 0.5	110.6
17	10.8 ± 0.3	118.5	10.3 ± 0.5	99.0
19	12.3 ± 0.5	113.8	13.5 ± 0.6	131.1
21	12.8 ± 0.6	104.0	14.6 ± 0.6	108.1
23	14.0 ± 0.7	109.3	15.8 ± 0.7	108.2
25	15.7 ± 0.9	112.1	17.4 ± 0.8	110.1
27	16.7 ± 1.0	106.4	17.6 ± 0.8	101.1

Таблица 21.6. Средняя масса тела (г) и прирост (относительно массы в предыдущий срок, в %) детенышей джунгарского хомячка в разные сезоны года

День	Март-апрель		Сентябрь	
	средняя масса (г)	прирост в %	средняя масса (г)	прирост в %
1	1.3±0.08		1.3±0.03	
3	1.8±0.1	138.4	2.1±0.1	161.5
5	2.9±0.2	161.1	3.3±0.4	157.1
7	3.7±0.2	127.5	4.4±0.1	133.3
9	4.6±0.2	124.3	5.1±0.2	115.9
11	5.9±0.3	128.2	6.4±0.3	125.5
13	8.6±0.4	145.7	8.1±0.5	126.5
15	9.9±0.5	115.0	11.8±0.6	145.7
17	11.7±0.6	118.1	13.9±0.8	117.8
19	13.0±0.5	111.1	15.3±0.8	110.1
21	14.4±0.7	110.7	15.7±0.07	102.6
23	14.5±0.7	100.6	17.0±1.2	108.2
25	17.5±1.0	120.6	19.1±1.4	112.4
27	18.9±1.3	108.0	20.2±1.4	105.7

21.3. Сроки полового созревания

Сроки полового созревания детенышей всех трех видов долгое время определялись весьма различно, и особенно большим разбросом характеризовались хомячки Роборовского (таб. 21.7). По данным В.Е. Флинта, А.М. Головкина (1961), молодые самки хомячка Роборовского становятся половозрелыми, в среднем, за 19 дней (следовательно, они могут в этом возрасте уже приступить к размножению, т.е. склонны к неотении). Лабораторные наблюдения, проведенные Росс и Камерон (Ross, Cameron, 1989; Ross, 1994), наоборот, показали, что первое проявление сексуальной активности наблюдается у этого вида в возрасте 4.5 мес.

По наблюдениям Хамана (Hamann, 1987), в колонии хомячков Роборовского, содержащихся в условиях естественного светового дня, детеныши, рожденные в феврале, не размножались до весны следующего года, т.е. до 12-мес. возраста. Быстрое старение и высокая смертность взрослых животных в период размножения, как считает Хаман,

Таблица 21.7. Предполагаемые сроки (дни) созревания у трех видов хомячков рода *Phodopus*

Хомячок Кэмпбелла	Джунгарский хомячок	Хомячок Роборовского
18–23 (Флинт, Головкин, 1961)	120 (Мейер, 1967)	19 дней (Флинт, Головкин, 1961)
60 (наиболее раннее в 35–48 дней) (Мейер, 1967)		4.5 месяцев (Ross, Cameron, 1989; Ross, 1994)
60 (Ross, Cameron, 1989)		12 месяцев (для детенышей, рожденных в феврале) (Hamann, 1987)

предполагают, что только животные, рожденные весной или летом способны пережить зиму в природе.

По нашим данным, среди самок хомячка Роборовского, рожденных в марте-апреле, встречаются особи, у которых влагалище открывается на 16-й день (хотя у других это происходит на 25–29-й день). У самок, рожденных в сентябре, влагалище открывается только на 29–30-й день. Наименьший возраст родившей самки из весенних выводков составлял 57 дней. Первые выводки у самок, рожденных в осенние месяцы, появляются не раньше весны следующего года. Около 50% молодых самцов хомячка Роборовского, рожденных весной, созревают к 35-дн. возрасту. В это время уровень тестостерона у них составляет 5.9 ± 1.0 нг/мл, что сопоставимо с таковым у взрослых особей в этот период года. Остальные самцы созревают позже (в возрасте 2–2.5 мес.) в то время как в 35-дн. возрасте уровень тестостерона у них примерно в три раза ниже, чем у взрослых размножающихся особей, и составляет 1.6 ± 0.6 нг/мл. Уровень тестостерона у всех 35-дн. самцов, рожденных осенью, равен 1.7 ± 0.3 нг/мл, впрочем, как и у большинства взрослых самцов в этот сезон года.

Наиболее раннее открывание влагалища у самки хомячка Кэмпбелла, рожденной в апреле 2006 г. зарегистрировано на 28 день. У большинства самок этого вида и относящихся к «Восточной» группе, рожденных весной, влагалище открылось на 40–44-й день, что значительно позже, чем у самок хомячка Роборовского. У самок осенних выводков влагалище открывается на 50–60-й день.

Около 50% молодых самцов, рожденных весной, имеют уровень тестостерона 2.4 ± 0.8 нг/мл, что сопоставимо с таковым у взрослых особей. Остальные самцы созревают позже, и уровень тестостерона у них к 35 дням очень низкий — всего 0.5 ± 0.1 нг/мл. Средний уровень тестостерона у всех 35-дн. самцов, рожденных осенью, составляет 0.6 ± 0.008 нг/мл, что сходно с таковым у некоторых взрослых особей в этот сезон года.

У джунгарского хомячка из весенних выводков наиболее ранее открывание влагалища отмечено на 35-й день, а у большинства — на 40-й день после рождения. У самок осенних выводков открывание влагалища задерживается до наступления весны (т.е. примерно до 6-мес. возраста).

У 50% молодых самцов джунгарского хомячка, рожденных весной, в 35-дн. возрасте уровень тестостерона составляет в среднем 2.0 ± 0.5 нг/мл, что сходно с таковым у взрослых животных. Остальные самцы созревают позже, и уровень тестостерона у них к 35 дням очень низкий — всего 0.4 ± 0.1 нг/мл. Средний уровень тестостерона у всех 35-дн. самцов этого вида, рожденных осенью, составляет 0.5 ± 0.006 нг/мл, что сопоставимо с таковым у некоторых взрослых особей в этот период. Уровень тестостерона у молодых джунгарских хомячков фактически совпадает с таковыми у хомячков Кэмпбелла в те же периоды, но достоверно ниже аналогичных данных, полученных нами у молодых самцов хомячка Роборовского.

Наблюдавшаяся картина динамики роста и развития мохноногих хомячков при содержании в условиях естественного светового и температурного режимов вполне может отражать процессы, свойственные хомячкам и в природе. Детеныши, рожденные в первый «весенний» пик размножения (в марте-апреле) быстро созревают и могут приступать к размножению к концу мая-июня. И этот факт доказывается как размножением молодняка, появившегося на свет в марте-апреле при содержании его в условиях естественного светового и температурного режимов (наши данные), так и наблюдениями в природе.

По нашим наблюдениям, детеныши из осенних выводков хотя и достигают аналогичных значений массы тела в те же сроки, что и детеныши весенних выводков, но половое созревание у них задерживается на значительные сроки (фактически, до наступления весны).

На основании полученных результатов можно сделать следующие выводы:

1. Из всех трех видов рода *Phodopus* наиболее раннее созревание характерно для хомячка Роборовского, несмотря на то, что по показателям формирования отдельных признаков они отстают от хомячков Кэмпбелла и джунгарского.

2. Наиболее раннее созревание характерно для особей весенних выводков у всех трех изучаемых видов. При этом для детенышей, рожденных весной, характерна сильная разнокачественность особей, по крайней мере, по показателю полового созревания.

3. Большая часть особей весенних выводков участвует в размножении в летние месяцы. Потомство осенних выводков созревает в более поздние сроки и, соответственно, участвует в размножении только в следующем году.

21.4. Смертность детенышей при содержании в условиях естественного температурного и светового режимов

Важную информацию дает анализ рождений и гибели детенышей в выводках в течение первого месяца жизни в условиях естественного светового и температурного режимов. Этот анализ опирается на наши наблюдения, проведенные в мае-июне 2004 г. (для хомячка Роборовского), и с марта по октябрь 2006 г. (для хомячков Кэмпбелла и джунгарского). Животные содержались в семейных парах. Всего за май-июнь 2004 г. 10 парами хомячков Роборовского было рождено 8 выводков — 48 детенышей. Из них 18 детенышей погибли в первые 10 дней жизни (37.5% от числа рожденных), во вторую декаду погибло два детеныша (6.6% от числа выживших), а в третью — один (3.6% от числа выживших). Таким образом, процент выживания у детенышей весенних выводков хомячка Роборовского (в присутствии обоих родителей) составлял всего 56.3%. (Анализ выживаемости детенышей осенних выводков этого вида мы не проводили.) Можно предположить, что столь низкое выживание детенышей обусловлено потерей генетического разнообразия у хомячков Роборовского при лабораторном содержании (см. главу 5). Однако, нельзя исключить и того, что наблюдаемая картина отражает естественный ход событий, характерный для данного вида и в природе. Бесспорным является факт наиболее высокой смертности детенышей в первую декаду жизни.

У хомячков Кэмпбелла «Восточной» группы в присутствии обоих родителей выживание детенышей весенних выводках составляло 94%, осенних — 90%.

У джунгарских хомячков в присутствии обоих родителей выживаемость детенышей весенних выводков достигала 93.5%. Выживаемость детенышей осенних выводков — 75%, т.е. выживаемость детенышей весенних выводков хомячков Кэмпбелла и джунгарского имела сходные значения, а у хомячка Роборовского этот показатель был значительно ниже.

В осенних выводках хомячков Кэмпбелла и джунгарского наблюдался несколько больший процент выживания детенышей у первого из указанных видов.

21.5. Формирование поведенческого репертуара в постнатальном онтогенезе

Довольно подробный анализ формирования поведенческих особенностей у *Ph. campbelli* и *Ph. roborovskii* проведен в работе Росс и Камершн (Ross, Cameron, 1989). Ими показано, что детеныши хомячка Кэмпбелла развиваются быстрее, чем детеныши хомячка Роборовского. Первые начинают покидать гнездо за два дня до того, как у них открываются глаза, а вторые не делают этого до полного открывания

Таблица 21.8. Сроки проявления исследовательского и пищевого поведения (по: Ross, Cameron, 1989) (в днях постнатального онтогенеза)

Элемент поведения	Хомячок Кэмпбелла	Хомячок Роборовского
Обнюхивание пищи	7	9
Грумминг области брюха	7–8	8–9
Грумминг задней части тела	7–8	8–9
Грумминг боков тела	7–8	8–9
Захват корма	8	10
Извлечение корма из защечных мешков	8	11
Набивание защечных мешков пищей	7	12
Перенос корма	10	12
Попытки грызения твердых кормов	10	10
Активные манипуляции с кормом	11	11
Первые попытки пить воду	8	16
Прыжки	17–18	Не наблюдались
Прыжки на расстояние 10-12 см	20	То же
Раскапывание субстрата	11	10

Таблица 21.9. Сроки проявления социального поведения (по: Ross, Cameron, 1989) (в днях постнатального онтогенеза)

Элемент поведения	Хомячок Кэмпбелла	Хомячок Роборовского
Намеренное приближение к другой особи	9	12
Обнюхивание другой особи	9–10	12–13
Аллогруминг	10	11
Активное избегание контакта	10	12
«Воровство» корма у других особей	11	13
Перелезание через спину	11	15
Залезание на гнездовой ящик	12	13
Погони за сибсами	12	14
Толкание сибсов	12	15
Покусы	12	19
Назо-назальные контакты	13	14
Напрыгивание на сибсов	14	19
Агрессивные стычки с сибсами	16	не наблюдались

глаз и формирования всех локомоторных функций. Аналогичные тенденции наблюдаются как в проявлении исследовательского и пищевого поведения (табл. 21.8), так и в формировании социального поведения (табл. 21.9).

В целом, все элементы социального поведения у хомячка Кэмпбелла окончательно формируются на 15-й день, а у хомячка Роборовского — на 16-й день. Это происходит за два-три дня до возможного появления у самки-матери следующего выводка и, соответственно, перехода ее от уже подросших детенышей в новое гнездо (что часто наблюдается в природных условиях) (Телицына, 1993; Суров, 2006).

21.6. Популяционные различия постнатального онтогенеза хомячка Кэмпбелла

М.Н. Мейер (1967) проследила за формированием джунгарских хомячков и хомячков Кэмпбелла из двух популяций (из Тувы и Забайкалья) в условиях вивария. Эта работа особенно интересна, так как позволяет сравнить полученные автором данные для двух популяций

хомячка Кэмпбелла, относящихся к «Западной» генетической группе (см. главу 5) с нашими данными по росту и развитию хомячков Кэмпбелла, привезенных из Центральной Монголии и относящихся к «Восточной» группе.

В своей работе М.Н. Мейер (1967) отмечала, что у забайкальских и тувинских хомячков немного различаются сроки скорости созревания. У первых этот процесс занимает 3 дня: глаза начинают открываться на 9-й день, максимальное число прозревших детенышей наблюдается на 10-й день, а весь процесс заканчивается к 11-му дню. У тувинских хомячков процесс созревания более затянут, по сравнению с забайкальскими, но большее число детенышей прозревает на 9-й день (табл. 21.10).

Что касается хомячков из Центральной Монголии («Восточная» генетическая группа), то созревать они начинают на 10-й день, и весь процесс у них занимает три дня. Все детеныши созревают к 12-му дню, т.е. детеныши «Восточной» группы созревают позже, чем «Западной». Скорость «отлипания» ушной раковины у хомячков Кэмпбелла разных групп также различается: у забайкальских детенышей «отлипание» ушной раковины начинается на второй день и заканчивается на четвертый, у тувинских — ушная раковина начинает отлипать с первого дня, и процесс заканчивается к третьему дню. У хомячков из Центральной Монголии ушная раковина начинает отлипать на третий день и заканчивается этот процесс к шестому дню постнатального онтогенеза. Таким образом, и по этому показателю особи из «Восточной» группы, развиваются несколько медленнее, чем «Западной» (табл. 21.10). Расхождение пальцев на конечностях также происходит в разные сроки. Наиболее быстро расходятся пальцы на конечностях у тувинских хомячков (к 5-й дн. возрасту пальцы передних лап у них уже полностью сформированы, а к 7-и дн. — на задних). У забайкальских хомячков расхождение пальцев на передних лапах начинается на 5-й день и заканчивается к восьмому, а на задних — начинается на шестой и заканчивается к 9-му. У хомячков из Центральной Монголии расхождение пальцев на передних лапах начинается на 6-й день и заканчивается к 8-му, а на задних — соответственно, на 7-й и 10-й, т.е. несколько позже, чем у представителей «Западной» группы.

Оволошение происходит у детенышей неравномерно: сначала шерсть появляется на голове и спине, затем на брюхе. Часть особей забайкальской популяции уже начинает полностью покрываться шерстью на 6-ой день, а на 7-й день все забайкальские и тувинские хомячки покрыты

Таблица 21.10. Постэмбриональное развитие хомячка Кэмпбелла двух популяций (по: Мейер, 1967) и хомячка Кэмпбелла из Центральной Монголии (наши данные)

Дни	Этапы развития		
	«Западная» группа		«Восточная» группа
	Забайкалье	Южная Тува	Центральная Монголия
1	2	3	4
1	Голые, красновато-розовые, слепые. Есть резцы. Ушные раковины плотно прижаты к голове. Пальцы слиты.	Голые, красновато-розовые, слепые. Есть резцы. Ушные раковины плотно прижаты к голове. Пальцы слиты.	Голые, красновато-розовые, слепые. Ушные бугорки почти не видны, хорошо заметны мустациальные и подбородочные вибриссы, четыре резца, широко расставлены. Пальцы слиты. На пальцах есть коготки. Рис. 21.1 а, б.
2	Голые. Слепые. У некоторых начинается «отлипание» ушной раковины. На спине появляется слабая полоска. Пальцы слиты.	Голые. Слепые. Начинается «отлипание» ушной раковины». На спине появляется слабая полоска. Пальцы слиты.	Голые, слепые, появляется пигментация на носу и крестце. Вибриссы заметны очень отчетливо. Ухо в виде бугорка. Пальцы слиты. Рис. 21.2 а, б.
3	Голые. Слепые. Ушная раковина «отлипла» у всех. Полоска на спине хорошо выражена. Пальцы слиты.	Голые. Слепые. Продолжается «отлипание» ушной раковины. Полоска на спине хорошо выражена. Пальцы слиты.	Голые, но на голове начинают появляться отдельные короткие волоски, слабая сероватая пигментация по всему верху тела. Глазная щель чуть видна. Начинается «отлипание» ушной раковины. Пальцы слиты. Рис. 21.3 а, б.

1	2	3	4
4	Слепые. Голые. Пальцы слиты.	Слепые. Голые. У всех особей ушная раковина «отлипла». Пальцы слиты.	Слепые. Короткие волоски появляется на голове, спине и лапах. Весь верх имеет серую пигментацию. Ушная раковина «отлипла» у всех. Пальцы слиты. На спине появляется тонкая черная полоска. Рис. 21.4 а, б.
5	Слепые. Спина и голова покрываются редкой короткой шерсткой. Начинают формироваться пальцы на передних конечностях, на задних еще слиты.	Слепые. Пальцы на передних конечностях начинают расходиться, на задних они — слиты.	Слепые. Спина и голова покрываются редкой короткой шерсткой. На спине и голове серая пигментация. Вдоль спины тонкая темная полоска становится более отчетливой. На ушной раковине появляется темная пигментация. Глазная щель хорошо заметна. Пальцы слиты. Рис. 21.5 а, б.
6	Слепые. Спина и голова покрыта шерсткой у большинства зверьков. Продолжается расхождение пальцев на передних лапах, а на задних только начинается.	Слепые. Шерстка на спине и голове еще редкая. Пальцы на передних лапах продолжают расходиться, на задних начинают расходиться только у некоторых.	Слепые. Спина и голова покрыта редкой короткой шерсткой, серая пигментация по спине и голове очень четкая, черная полоса вдоль спины. На ушной раковине появляется первая складка. В углах рта появляются зачатки ДМ. Начинается расхождение пальцев на передних лапах. На задних пальцы еще слиты. Рис. 21.6 а, б.

Таблица 21.10. (продолжение)

1	2	3	4
7	Слепые. Полностью оволошены. Продолжается формирование пальцев на передних и задних лапах.	Слепые. Покрываются шерсткой. Сформировались пальцы на передних лапах продолжают формироваться на задних.	Слепые. Спина и голова покрыты шерсткой. По спине идет очень отчетливая темная полоса. Слуховые проходы закрыты, на их местах ямки; на ушной раковине появляется продольная складка. Продолжается формирование пальцев. Рис. 21.7 а, б.
8	Слепые. Пальцы на передних лапах полностью разошлись, на задних — частично.	Слепые. Пальцы на передних и задних лапах сформировались.	Слепые, сформировалось веко. Пальцы на передних лапах полностью разошлись. На задних — частично. Слуховые проходы закрыты. Рис. 21.8 а, б.
9	Началось прозревание. Пальцы на стопе окончательно сформировались.	Началось прозревание.	Слепые, слуховые проходы почти сформировались. На ушах и животе появляется шерсть. Пальцы в прежнем положении. Резцы сходны с такими у взрослых (сошлись). Рис. 21.9 а, б.
10	Продолжение прозревания.	Продолжение прозревания.	Еще слепые, но глазная щель очень хорошо заметна. Живот обрастает шерстью. Пальцы на задних лапах разошлись. Ухо почти

Таблица 21.10. (окончание)

1	2	3	4
			сформировалось, но раковина толстая, а слуховой проход закрыт. Рис. 21.10 а, б.
11	Глаза открыты у всех.	Продолжение процесса прозревания.	Начинается прозревание. Шерстный покров полностью сформировался. Заканчивается формирование пальцев. Рис. 21.11 а, б.
12	То же	Глаза открылись у всех.	Все детеныши прозрели. У части — открылись слуховые проходы. Рис. 21.12 а, б.
13	То же.	То же.	Окончательно формируется ухо. Остальное то же. Рис. 21.13 а, б.
14	То же.	То же.	То же Рис. 21.14 а, б.

шерстью. Детеныши из Центральной Монголии полностью покрываются шерстью на 7-й день.

Таким образом, некоторые признаки, характеризующие постэмбриональное развитие хомячков Кэмпбелла разных географических популяций, выявляются в разные сроки и обозначают тенденцию несколько (хотя и незначительно) более медленного развития хомячков из популяции Центральной Монголии («Восточная» группа), по сравнению с животными из «Западной» генетической группы.

Глава 22. Взаимоотношения между родителями и детенышами. Отцовская забота о потомстве

У млекопитающих активная забота о потомстве самца-отца — явление довольно редкое, а среди грызунов вообще встречается в единичных случаях. Так, подобная забота отмечена у монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*), калифорнийских белоногих хомячков (*Peromyscus californicus*), серых полевок (*Microtus ochrogaster*) и хомячков Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*). В течение 20 лет канадская исследовательница Вин-Эдвардс изучает особенности родительского поведения хомячков Кэмпбелла и джунгарского (*Ph. sungorus*) в сравнительном аспекте. Особенно важное место в этих работах занимало и занимает родительское поведение самцов. Вин-Эдвардс работает на хомячках Кэмпбелла, привезенных из Тувы и джунгарских хомячках, привезенных из Карасукского района Новосибирской области (см. главу 1). Именно ею был установлен факт облигатной моногамии у хомячка Кэмпбелла и факультативной у джунгарского (Wynne-Edwards, 1987, 1988, 1995, 2003; Wynne-Edwards, Lisk, 1987, 1989). В своих первых работах, посвященных анализу роли самца-отца в выращивании потомства Вин-Эдвардс показала, что при температуре 21 °С два сравниваемых вида различались по выживаемости потомства в присутствии обоих родителей и при наличии только самки. У хомячка Кэмпбелла в присутствии обоих родителей выживаемость выводков была выше, чем в аналогичной ситуации у джунгарский хомячков (соответственно 100% выводков и 95% детенышей против 74% и 64%). Более того, у джунгарских хомячков в случае выращивания детенышей только самкой-матерью выживаемость выводков повышалась до 92% (74% детенышей), тогда как у хомячка Кэмпбелла снижалась до 77% (47% детенышей). Однако, даже присутствие обоих родителей у хомячков Кэмпбелла не улучшало выживаемость выводков и детенышей при 4°С (50% выводков и 32% детенышей), тогда как у джунгарских хомячков в аналогичных температурных условиях и в присутствии обоих родителей выживало 80% выводков и 72% детенышей. Масса детенышей к 18 дням при 4 °С у хомячков Кэмпбелла была достоверно более низкой, чем у джунгарских хомячков (Wynne-Edwards, Lisk, 1989). Это свидетельствует о меньшей устойчивости хомячков Кэмпбелла к холодовому стрессу, по сравнению с джунгарскими.

В своих дальнейших исследованиях Вин-Эдвардс сосредоточилась на гормональных аспектах, обеспечивающих самцовую заботу

о детенышах. Ею и ее сотрудниками именно у хомячков Кэмпбелла — единственного вида среди зверей — выявлена плацентофагия самцов и помощь самцов самкам при родах (Jones, Wynne-Edwards, 2000; Greff, Wynne-Edwards, 2005, 2006). Они вылизывают половые пути самок, облегчая появление малышей, слизывают амниотическую жидкость, вылизывают новорожденных детенышей и вместе с самкой поедают послед (рис. 22.1, А, Б, В, Г, вклейка). У джунгарского хомячка аналогичной картины не наблюдается (Greff, Wynne-Edwards, 2005, 2006). В работах Вин-Эдвардс показано, что даже сексуально неопытные взрослые самцы хомячка Кэмпбелла в 50% случаев предпочитают плаценту печени, если предложить эти два образца в качестве корма. В тоже время самцы, которые ожидают свой первый выводок, за день до появления его на свет предпочитают поесть плаценту в 100% случаев (а не печень), которые им предлагают в качестве корма. Джунгарские хомячки аналогичных предпочтений не демонстрируют (Greff, Wynne-Edwards, 2005).

Явление плацентофагии наблюдается у большинства самок млекопитающих, за исключением китообразных и верблюдов. Традиционно, плацентофагию оценивают как адаптивное поведение, позволяющее очистить гнездо после родов, чтобы не привлекать хищников. Кроме того, плацента содержит специфические опиоиды-анальгетики (Abbott et al., 1991; DiPirro, Kristal, 2004 и др.) и стероидные гормоны (Albercht, Пере, 1995 и др.), которые обеспечивают облегчение родов и развитие материнского поведения. В случае поедания плаценты самцом эти вещества могут действовать на формирование у него специфической отцовской заботы о потомстве, хотя пока реальных данных, подтверждающих это положение, нет (Greff, Wynne-Edwards, 2005, 2006).

Вин-Эдвардс проанализировала изменение гормонального фона у самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского до рождения у них потомства и после. Вообще, у самцов млекопитающих, которые проявляют активную заботу о потомстве, после появления детенышей происходят сходные гормональные изменения: растет уровень пролактина в плазме крови, падает уровень тестостерона и кортизола (Wynne-Edwards, Reburn, 2000). Во всяком случае, подобные изменения после рождения выводка наблюдаются у самцов-отцов монгольских песчанок (*Meriones unguiculatus*) (Brown et al., 1995; Reburn, Wynne-Edwards, 1999), мармозеток (*Callithrix kuhlii*) и (*Callithrix jacchus*), калифорнийских белоногих хомячков (*Peromyscus californicus*) (Gubernik, Nelson, 1989), а также у мужчин, после появления на свет

долгожданного ребенка (Wynne-Edwards, Reburn, 2000). У хомячков Кэмпбелла и джунгарского была проанализирована картина изменения пролактина, тестостерона и кортизола у одиночных самцов и после ссаживания их с самками, а также изменение этих гормонов на 15-, 17- и 18-й дни беременности самки и в первый и пятый дни после родов (Reburn, Wynne-Edwards, 1999). Одиночные самцы обоих видов отличались по уровню половых стероидов и глюкокортикоида-кортизола. У самцов хомячка Кэмпбелла уровень тестостерона был достоверно ниже, чем у джунгарского, уровень пролактина выше, а уровень кортизола у обоих видов имеет сходные значения. После ссаживания с самками у самцов джунгарского хомячка снижается уровень тестостерона (Castro, Matt, 1997), что не происходит у хомячка Кэмпбелла, и у обоих видов достоверно снижается уровень кортизола.

Уровень пролактина у хомячка Кэмпбелла возрастает после появления на свет выводка, а у джунгарского хомячка за двое суток до появления детенышей, но в день рождения выводка падает. Уровень тестостерона у обоих видов высок перед появлением детенышей, резко падает в первый день после рождения выводка, а затем у хомячка Кэмпбелла к 5-дн. возрасту детенышей уровень этого гормона снова повышается. Авторы связывают это с проявлением самцами активной защиты выводка.

Уровень кортизола у самцов обоих видов резко снижается перед появлением на свет выводка и остается низким в период его выращивания (Reburn, Wynne-Edwards, 1999). В целом, гормональные изменения, у самцов-отцов хомячка Кэмпбелла (в большей степени) и джунгарского (в меньшей) сходны с таковыми, наблюдаемыми у других видов млекопитающих, проявляющих заботу о потомстве.

В более поздних работах группы Вин-Эдвардс показано отсутствие влияния кастрации на проявление отцовского поведения (Hume, Wynne-Edwards 2005), что в определенной степени изменило вывод о гормональной основе этого явления. Акценты сместились в сторону участия в обеспечении родительской заботы эстрадиола самцов, гормона, который даже после кастрации способен в достаточном количестве вырабатываться надпочечниками (Beck, Handa, 2004; Schum, Wynne-Edwards, 2005). Работы в этом направлении активно продолжаются. Однако целый ряд наблюдений, проведенных в лабораториях Германии и России, свидетельствуют о не столь яркой самцовой заботе о потомстве у хомячков Кэмпбелла.

По нашим наблюдениям за процессом родов у *Ph. campbelli*, привезенных из окрестностей оз. Угий-Нур, самцы не выполняют роль «акушерки». Они не вылизывают половые пути самок, не обрабатывают появившихся на свет детенышей и не поедают послед. Все это делает самка-мать в одиночестве (рис. 22.2, А, Б, В, вклейка). Вообще, во время родов они не стремятся подойти к самке (рис. 22.2, Г). Если же подходят, то вполне могут украсть и съесть новорожденного детеныша. Однако, за несколько часов перед родами самцы могут вылизывать беременную самку, а через некоторое время после появления выводка приходят к самке в гнездо и вместе с ней греть детенышей (рис. 22.3, вклейка). Аналогичная послеродовая забота о детенышах характерна и для джунгарских хомячков, полученных от разведения пар, привезенных из Хакасии (Хрущова, 2007).

Возможно, столь сильные различия в родительской заботе у *Ph. campbelli* в разных вивариях обусловлены происхождением этих животных. Хомячки Кэмпбелла (из Тувы), с которыми работают ученые из Канады, и в том числе Вин-Эдвардс, как показали наши исследования (см. главу 5), относятся к «Западной группе» хомячков Кэмпбелла, отделившейся от «Восточной» около 500 тыс. лет назад, а именно с животными из «Восточной» группы работают немецкие и российские исследователи. Естественно, за столь длинную самостоятельную историю в каждой группе могли накопиться заметные различия, в том числе и поведенческие, связанные с родительской заботой. Во всяком случае, достоверные и серьезные отличия в морфологии, физиологии и сезонной биологии этих групп рассмотрены нами в соответствующих главах настоящей монографии. И, вероятно, список этих различий будет со временем дополнен.

Глава. 23. Влияние гетероспецифических сигналов на поведение мохноногих хомячков

23.1. Межвидовые хемокоммуникативные взаимоотношения

Хомячки Кэмпбелла и Роборовского являются частично симпатричными в природе, а хомячок Кэмпбелла и джунгарский — аллопатричными, также как хомячок Роборовского и джунгарский (см. главу 3). В этом контексте интересен вопрос об эволюции химических сигналов внутри изучаемого рода *Phodopus*. Ранее (см. главу 2) мы проанализировали результаты экспериментов, демонстрирующих сходство гормонального и поведенческого ответа самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского на сигналы эстральных самок своего и близкого видов. По нашим данным, у этих двух видов химические сигналы эстральных самок сходны и, следовательно, механизмы хемокоммуникативной презиготической изоляции не сформированы. Что касается реакции самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского на запаховые сигналы эстральных самок хомячка Роборовского и ответа самцов хомячка Роборовского на сигналы эстральных самок двух других видов рода, то по нашим данным, хотя определенное сходство сигналов сохранилось (у самцов повышается уровень тестостерона при экспозиции эстральных самок всех трех видов), но эта реакция достоверно слабее, чем на сигналы собственного вида (Слесарева и др., 2004). У более эволюционно древнего вида — хомячка Роборовского (см. главу 2) — наблюдаются определенные отличия в химических сигналах эстральных самок от таковых, значимых для хомячков двух других видов рода, и наоборот. Например обнаружено, что в составе летучих компонентов мочи самок хомячка Роборовского присутствует квиноксалин (Soini et al., 2005), не характерный для мочи самок двух других видов рода.

В наших исследованиях был проведен анализ поведенческой реакции самцов всех видов рода на запахи мочи самцов как своего, так и других двух видов.

В работе применены два основных метода. Первый основан на регистрации времени исследования трех предъявляемых запаховых стимулов, отличающихся по какому-либо параметру, в пластиковой камере, разделенной выдвигной перегородкой на два равных отсека (Heth, Todrank, 2000). В первом отсеке находилась чашка Петри с фильтровальной бумагой с нанесенным образцом мочи (20 мкл) самца-донора, принадлежавшего к тому же виду, что и реципиент. Во втором отсеке на

расстоянии 12–13 см одна от другой располагались две чашки с мочой двух других видов. В ходе опыта реципиента помещали в первый отсек и в течение 5 мин (по секундомеру) регистрировали продолжительность обнюхивания находящегося там образца. После этого выдвигающую перегородку убрали, обеспечивая животным доступ во второй отсек, и в течение 5 мин (двумя секундомерами) регистрировали суммарное время обнюхивания каждого из двух других стимулов (доступ в первый отсек при этом был закрыт).

Второй метод состоял в регистрации индивидуальных поведенческих ответов подопытных особей на территориях с разным запаховым фоном (моча самцов своего и двух других видов). Техника проведения эксперимента опубликована ранее (Феоктистова 1994; Феоктистова, Васильева, 1995; Феоктистова, Мещерский, 2003).

Дополнительно использовалось тестирование поведения хомячков в «открытом поле». Для каждого животного регистрировали суммарное (за 10 мин) проявление таких элементов поведения, как вертикальные стойки (ориентировочная активность), замирения (элемент пассивно-оборонительного поведения) и число дефекаций. Эти элементы позволяют оценить степень «эмоциональности» животного (Вознесенская, 1986), которую можно охарактеризовать как реакцию на воздействие внутренних и внешних раздражителей в форме поведенческих и/или физиологических проявлений. За реализацию эмоций отвечают области, расположенные в передних отделах новой коры головного мозга, лимбической системы, центрального серого вещества и гипоталамуса. Адекватный уровень эмоциональности обеспечивает лучшую приспособленность организма к условиям внешней среды. Нами проведен анализ уровня эмоциональности у трех видов хомячков рода *Phodopus*. В работе использованы по 10 взрослых половозрелых сексуально опытных самцов каждого вида.

Для основных экспериментов были взяты 4–6-мес. сексуально опытные самцы, не имевшие после полового созревания контактов с особями своего пола. Животных содержали в стандартных условиях вивария.

Образцы мочи для предъявления собирали у двух-трех особей-доноров немедленно после выделения, смешивали, замораживали и хранили при температуре -18°C . Размораживали образцы непосредственно перед предъявлением.

Все эксперименты проводили в одни и те же часы. При оценке статистической достоверности полученных результатов был применен t-критерий для выборок с попарно связанными вариантами (среднее время

обнюхивания запаховых стимулов и среднее число проявлений элементов маркировочного поведения на разных территориях) и t-критерий для выборок с независимыми переменными (среднее число разных элементов поведения при тестировании в открытом поле).

Результаты экспериментов, полученные при использовании первого метода, представлены в таблице 23.1. Анализ полученных данных свидетельствует, что продолжительность обнюхивания запахов своего вида во всех случаях была достоверно больше, чем меток двух других видов рода. Для хомячков Кэмпбелла и джунгарских время исследования запаха эволюционно близкого вида было более коротким, чем собственного. Запах эволюционно далекого от них хомячка Роборовского обнюхивался двумя этими видами в течение наиболее короткого времени. Подопытные особи *Ph. roborovskii* затрачивали на обнюхивание запахов других видов рода примерно одинаковое время.

Несколько иную картину дает анализ поведенческого ответа подопытных хомячков на территориях с различным запаховым фоном (табл. 23.2). На территориях с запахом самцов хомячка Кэмпбелла и джунгарского самцы хомячка Роборовского демонстрировали практически одинаковый уровень маркировочной активности, — такой же, как и на территории с запахом своего вида. Уровень проявления маркировочной активности самцов хомячка Кэмпбелла был наименьшим на территории с запаховым фоном самцов хомячка Роборовского. Однако джунгарские хомячки проявляли маркировочную активность на территории с запахом хомячка Роборовского в большей степени, чем на территории с запахом эволюционно более близкого им хомячка Кэмпбелла.

Результаты экспериментов в «открытом поле» представлены в таблице 23.3. Их анализ свидетельствует, что хомячки Роборовского и джунгарские отличаются более высоким уровнем эмоциональности, по сравнению с более «спокойными» хомячками Кэмпбелла. Особенности проявления эмоциональных реакций у хомячков Роборовского и джунгарских отличаются. Если хомячки Роборовского характеризуются низкой исследовательской активностью на незнакомой территории, то джунгарские в аналогичных условиях демонстрируют достаточно высокий уровень исследовательской активности и большее число пассивно-оборонительных реакций (замираний) (Феоктистова, Мещерский, 2003).

Если расценивать продолжительность обнюхивания запахов как показатель их информативности для особи, а проявление элементов

Таблица 23.1. Средняя продолжительность обнюхивания (с) самцами-реципиентами запаха мочи самцов своего и двух других видов рода *Phodopus* ($X \pm Sx$)

Вид животных (реципиентов)	Предъявляемые запахи (виды-доноры)			Статистическая достоверность отличий ($P < 0.05-0.001$) для пар запахов
	<i>Ph. s</i>	<i>Ph. c</i>	<i>Ph. r</i>	
<i>Ph. sungorus</i>	17.2±2.7	9.2±1.7	4.5±0.7	<i>s-c, s-r, c-r</i>
<i>Ph. campbelli</i>	5.3±0.9	9.4±1.4	3.6±0.5	<i>s-c, s-r, c-r</i>
<i>Ph. roborovskii</i>	8.7±1.7	10.8±1.8	19.8±6.2	<i>s-r, c-r</i>

Примечание: *s* — *Ph.sungorus*, *c* — *Ph.campbelli*, *r* — *Ph.roborovskii*.

маркировочного поведения — как степень распознавания запаха особи своего пола (специфическая реакция), то полученные нами данные позволяют предположить следующее. Видоспецифические запаховые компоненты, присутствующие в моче хомячков Кэмпбелла и джунгарского, более сходны между собой (и соответственно бо-

Таблица 23.2. Суммарная частота проявления самцами-реципиентами элементов маркировочного поведения на территориях с запахом своего и двух других видов рода *Phodopus* (количество элементов поведения за 10 мин.) ($X \pm Sx$)

Вид животных (реципиентов)	Предъявляемые запахи (виды-доноры)			Статистическая достоверность отличий ($P < 0.05-0.001$) для пар запахов
	<i>Ph. s</i>	<i>Ph. c</i>	<i>Ph. r</i>	
<i>Ph. sungorus</i>	56.0±8.5	32.1±4.4	46.1±15.4	<i>s-c</i>
<i>Ph. campbelli</i>	81.0±4.8	69.3±5.9	49.1±7.0	<i>s-r</i>
<i>Ph. roborovskii</i>	34.0±7.8	32.1±6.9	34.9±7.8	

Обозначения как в табл. 23.1.

лее информативны для обоих видов), по сравнению с аналогичным запаховым комплексом мочи хомячка Роборовского. Эти данные хорошо согласуются с высказанными ранее положениями о времени расхождения исследуемых форм в процессе филогенеза рода (см. главу 5).

Сходство в уровне маркировочной активности самцов хомячка Роборовского в ответ на запах самцов как своего, так и двух других видов, говорит о том, что данные видоспецифические запаховые комплексы не включают в себя компонентов, указывающих на половую принадлежность мочи. Эти компоненты являются общими для всех трех видов рода.

В определенной степени это подтверждает и факт отсутствия выраженных различий в степени проявления маркировочного поведения самцами хомячка Кэмпбелла на территории с запахом своего и каждого из двух других видов.

Впрочем, данное объяснение не дает ответа о причинах достоверно более низкого уровня маркировочной активности джунгарского хомячка на территории с запахом мочи самцов хомячка Кэмпбелла при сходстве этого показателя на территориях с запахом мочи своего вида и мочи хомячка Роборовского.

Следует отметить, что хомячки Роборовского и джунгарского, обладая рядом выраженных морфологических различий, сходно отличаются от хомячка Кэмпбелла более высокой эмоциональностью, хотя и проявляющейся по-разному (табл. 23.3). Хомячок Роборовского характеризуется низким уровнем исследовательской активности на незнакомой территории, в то время как джунгарскому хомячку в таких условиях свойствен высокий уровень пассивно-оборонительных реакций (замирание), притом, что исследовательская активность сохраняется у него на высоком уровне.

Сходная высокая эмоциональность представителей этих двух видов, в противоположность более «спокойному» хомячку Кэмпбелла хорошо заметна при любых поведенческих экспериментах с этими видами.

Возможно, разное внешнее проявление эмоциональности не связано с наличием так называемых «стрессорных компонентов» мочи, которые могут в одинаковой мере присутствовать у хомячков Роборовского и джунгарских. Вероятно, сходство именно по этому параметру и определяет поведенческий ответ *Ph. sungorus* на запах мочи *Ph. roborovskii*. Отсутствие аналогичной реакции со стороны хомячка

Таблица 23.3. Проявление элементов поведения, отражающих степень эмоциональности у самцов мохноногих хомячков при экспериментах в «открытом поле» (количество элементов поведения за 10 мин) ($X \pm Sx$)

Вид подопытных животных	Элементы поведения, частота проявления		
	стойка	замирание	дефекация
<i>Ph. sungorus</i>	33.4±3.1	13.7±6.6	1.0±0.4
<i>Ph. campbelli</i>	34.0±2.5	1.5±0.3	0.9±0.2
<i>Ph. roborovskii</i>	16.7±3.5	5.4±2.7	2.3±0.5
Статистическая достоверность отличий (P<0.05-0.001) между видами	r-s, r-c	s-c	s-r

Обозначения как в табл. 23.1.

Роборовского, скорее всего, обусловлено характерным для этого вида низким уровнем исследовательской активности.

Адаптивность разного уровня эмоциональности (и его внешних проявлений) не ясна, хотя известно, что хомячки Роборовского и джунгарский сходно отличаются от хомячка Кэмпбелла и рядом физиологических особенностей. Тем не менее, представленные данные позволяют заключить, что, безусловно, продолжительность исторического формирования вида приводит к накоплению специфических черт в составе сигнальных пахучих веществ. Эти отличия сами по себе не являются единственными определяющими особенности внутри- и межвидовых хемокоммуникативных отношений. Не меньшее влияние оказывают специфические видовые черты, выраженность которых прямо не связана со временем расхождения предковых форм.

23.2. Поведенческие, морфологические и гормональные реакции мохноногих хомячков на запах хищника

Естественными хищниками для хомячков рода *Phodopus* являются ночные хищные птицы (совы), змеи и различные млекопитающие, преимущественно из отряда хищных. Хотя, как указывал А.Н. Формозов

(1929), даже ежи (*Hemiechinus albulus*) пытаются выкапывать хомячков Роборовского из их нор. Чаще всего хомячки становятся жертвами корсака (*Vulpes corsac*) и представителей семейства куньих — ласки (*Mustela nivalis*), перевязки (*Vormela peregusna*), степного хоря (*Mustela eversmanni*) (Млекопитающие Казахстана, 1977). Об ущербе, наносимом хищниками численности, в частности, хомячка Роборовского, можно судить, например, по факту обнаружения в желудке одной лисицы 5-и почти целых хомячков этого вида в сентябре 1973 г. (Млекопитающие Казахстана, 1977).

Известно, что влияние хищников отражается на различных аспектах физиологии и поведения их жертв. Экспериментально доказано, что при экспозиции хищника или его запаха, у жертв наблюдается специфическое тревожное поведение и реакция затаивания. Подобная тревожность проявлялась даже у животных (в частности, у лабораторных крыс), не имевших ранее контакта с хищником.

Мы исследовали влияние запаха мочи черного хоря (*Mustela putorius*), ближайшего родственника степного хоря, на поведение самцов трех видов хомячков рода *Phodopus*.

Работа проведена на 10 взрослых самцах каждого вида с использованием методики сравнительного анализа индивидуальных поведенческих ответов особей на чистой территории и территории с запахом мочи черного хоря. В течение 10 мин регистрировали следующие формы поведения: маркировочное, исследовательское, комфортное, а также отмечали время затаивания зверьков (см. обозначения в табл. 23.4).

Результаты эксперимента показали, что самцы двух видов — *Ph. sungorus* и *Ph. roborovskii* — реагируют на запах мочи хищника сходным образом. У них достоверно снижается уровень исследовательского поведения ($P < 0.05$) и увеличивается время, проведенное в состоянии неподвижности (замирание, затаивание) ($P < 0.05$) (табл. 23.4; 23.5). Самцы хомячка Кэмпбелла, в отличие от двух других видов, демонстрировали совершенно противоположную реакцию. В ответ на запах хищника у них достоверно увеличивался уровень исследовательского поведения ($P < 0.05$), снижалось время затаивания и уменьшалась маркировочная активность ($P < 0.05$) (табл. 23.6).

По мнению ряда авторов (Телицына, 1993; Wynne-Edwards et al., 1992, 1999), в природе хомячки Кэмпбелла, в отличие от джунгарских, подвержены меньшему прессу хищников, так как самцы *Ph. campbelli* более активно передвигаются по территории и демонстрируют большее число исследовательских реакций, по сравнению с самцами

Ph. sungorus. На самом деле, пресс хищников в местах обитания обоих видов может быть сходным, а различия в поведении самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского, вероятно, обусловлены видовыми особенностями ответа на запахи хищника и эмоциональными особенностями каждого из видов. Это предположение подтверждается и сходством в поведенческом ответе хомячков Роборовского и джунгарского, которые сходны по степени эмоциональности.

Угроза со стороны хищников накладывает отпечаток не только на поведение их жертв, но и на различные аспекты физиологии. Длительная экспозиция запахов хищника приводит к возникновению у потенциальных жертв реакции стресса. В частности, увеличивается масса надпочечников и повышается уровень кортизола в плазме крови, а также снижается масса тимуса, что служит индикатором ослабления иммунитета. Подобные явления отмечены для лабораторных крыс, золотистых и крысовидных хомячков (Blanchard et al., 1998; Zhang et al., 2003). Экспозиция запаха мочи домашней кошки приводит к снижению массы тела, уменьшению массы эпидидимиса и увеличению размеров надпочечников у детенышей хомячка Кэмпбелла (Vasilieva et al., 1999).

Таблица 23.4. Поведенческий ответ самцов хомячка Роборовского на территории с запахом мочи черного хоря и чистой территории (количество элементов поведения за 10 мин) ($X \pm Sx$)

Территория	Элемент поведения						Замирание
	↑	Г	У	Z	К	V	
Чистая (n=10)	49.9±1.5	11.3±1.7	6.2±0.6	4.8±0.5	18.1±1.1	2.4±0.5	13.2±3.8
С запахом мочи хоря (n=10)	29.0±1.9*	10.3±1.2	6.8±0.9	4.7±0.5	9.5±1.3*	1.3±0.4	96.4±19.7

Обозначения: ↑ — вертикальная стойка с упором на стенки камеры, Г — вертикальная стойка без упора на стенки камеры; У — умывание; Z — чистка; К — раскапывание субстрата; V — чесание брюшка и боков тела; М СБЖ (у хомячка Роборовского не была отмечена) — маркирование среднебрюшной железой; Куп. (у хомячка Роборовского не обнаружено) — купание. * — достоверность отличий от чистой территории ($P < 0.05$).

Мы провели сравнительный анализ влияния долговременной экспозиции летучих компонентов и комплекса летучих и нелетучих соединений черного хоря (*Mustela putorius*) на морфологические параметры и гормональный статус взрослых самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского, для которых естественными хищниками являются очень близкий к черным хорям — степной хорь (*Mustela eversmanni*). Методика данной работы опубликована (Феоктистова и др., 2007).

В опыте использованы половозрелые самцы хомячков, возраст которых к началу эксперимента составлял 4–6 мес. Животных каждого вида делили на три группы. Клетки с самцами хомячков первой группы (по 10 особей каждого вида) были размещены на расстоянии 1–1.5 м от клеток, в которых находились содержащиеся на мясной диете черные хори. Такое размещение обуславливало восприятие хомячками летучих компонентов естественных экскретов этих хищников. Клетки второй группы (также по 10 особей каждого вида) размещали аналогично, но дополнительно на подстилку животным ежедневно наносили по 200 мкл мочи от двух-трех хорьков, собранной непосредственно перед предъявлением. Таким образом, в дополнение к восприятию летучих компонентов всех экскретов, животные воспринимали нелетучие компоненты мочи хоря. (Для исключения влияния самой экспериментальной процедуры в клетки с животными первой опытной и контрольной групп ежедневно вносили эквивалентное количество воды.) Клетки с животными контрольной группы (9 хомячков Кэмпбелла и 10 джунгарского) были размещены на расстоянии 1.5 км от территории проведения опыта, что исключало влияние на них запаха хорей.

Во время эксперимента продолжительностью 28 дней животных еженедельно взвешивали с точностью до 0.1 г. На 29-й день у хомячков брали образцы крови из подъязычной вены, после чего животных умерщвляли, вскрывали и взвешивали среднебрюшную железу, селезенку, тимус, семенники, эпидидимис и надпочечники с точностью 0.1 мг. В крови определяли содержание гормонов: кортизола и тестостерона (см. методику по: Феоктистова и др., 2007). Результаты экспериментов показали, что ни у одного из исследованных видов ни в одной из подопытных групп не было обнаружено статистически достоверных отличий в значениях или показателях динамики массы тела по сравнению с контролем. Данные по абсолютной и относительной массе органов и концентрации гормонов в плазме крови приведены в таблицах 23.7–23.9.

Долговременная экспозиция летучих компонентов естественных экскретов черного хоря (первая подопытная группа) приводит к достоверному

Таблица 23.5. Поведенческий ответ самцов джунгарского хомячка на территории с запахом мочи черного хоря и чистой территории (количество элементов поведения за 10 мин) ($X \pm Sx$)

Элемент поведения	Территория	
	чистая ($n=10$)	с запахом мочи хоря ($n=10$)
↑	33.5±2.6	25.8±2.8
Г	7.2±0.8	2.3±0.5*
У	5.8±0.6	5.8±0.8
Z	5.5±0.8	5.8±0.9
К	14.6±1.6	11.1±2.5
V	3.1±0.8	2.2±0.8
М СБЖ	0.3±0.1	0.1±0.1
Куп.	0	0
Замирание	15.5±8.0	147.0±24.4*

Обозначения, как в табл. 23.4. * — достоверность отличий от чистой территории ($P < 0.05$).

Таблица 23.6. Поведенческий ответ самцов хомячка Кэмпбелла на территории с запахом мочи черного хоря и чистой территории (количество элементов поведения за 10 мин) ($X \pm Sx$)

Элемент поведения	Территория	
	чистая ($n=10$)	с запахом мочи хоря ($n=10$)
↑	27.0±5.1	46.2±9.0*
Г	35.7±6.4	50.3±7.9
У	4.5±0.6	5.6±1.0
Z	4.0±0.6	4.6±1.0
К	15.8±1.9	35.0±5.1*
V	3.6±2.3	2.3±0.9
М СБЖ	6.1±3.8	0.3±0.3*
Куп.	5.0±3.1	9.4±0.3
Замирание	27.8±18.8	4.6±3.4*

Обозначения, как в табл. 23.4. * — достоверность отличий от чистой территории ($P < 0.05$).

увеличению абсолютной и относительной массы тимуса у джунгарского хомячка. В этих же условиях у хомячка Кэмпбелла наблюдается достоверное увеличение массы эпидидимиса. Других отличий в абсолютной и относительной массе органов, а также в концентрации гормонов в плазме крови по сравнению с контролем, у животных обоих исследуемых видов в первой подопытной группе отмечено не было.

В условиях одновременной экспозиции летучих компонентов естественных экскретов и нелетучих компонентов мочи черного хоря (вторая подопытная группа) один самец хомячка Кэмпбелла погиб. У остальных животных этого вида определено достоверное снижение абсолютной и относительной массы тимуса, а также повышение относительной массы надпочечников. Уровни тестостерона и кортизола в плазме крови у хомячков Кэмпбелла этой группы достоверно не отличались от аналогичных показателей контрольных животных.

У джунгарских хомячков в аналогичных условиях эксперимента достоверно увеличивалась абсолютная и относительная масса тимуса, а также уровень тестостерона в плазме крови.

Таким образом, длительная экспозиция летучих компонентов естественных экскретов потенциального хищника заметно не влияет на массу тела, среднебрюшной железы и большинства внутренних органов взрослых самцов обоих видов. Не отражается такое воздействие и на уровне кортизола и тестостерона в плазме крови, что позволяет говорить об отсутствии физиологического стресса и снижения иммунитета. Увеличение абсолютной и относительной массы тимуса у самцов джунгарского хомячка свидетельствует об усилении иммунитета в данных условиях.

Отсутствие реакции организма хомячков на отрицательное воздействие летучих компонентов экскретов потенциального хищника, безусловно, может считаться адаптивным, так как это позволяет животным выживать и успешно размножаться, даже при условии постоянной относительной близости хищника от их нор и индивидуальных участков.

Экспериментальные данные согласуются и с нашими наблюдениями в природе. Как самцы, так и самки хомячков Кэмпбелла в Чуйской степи (Республика Алтай) и джунгарских хомячков в Бийском районе Хакасии попадались в ловушки в нескольких метрах от жилых лисьих нор. Поскольку расстояния, на которые хомячки перемещаются в течение ночи, невелики (см. главу 20), соответственно, и их норы располагаются в отмеченных нами случаях в непосредственной близости от лисьих нор. Следовательно, запах хищника не явля-

ется для хомячков значимым фактором при выборе мест поселения и размножения.

Однако восприятие самцами хомячка Кэмпбелла одновременно с летучими компонентами экскретов еще и нелетучих компонентов мочи хищника приводит к возникновению у них физиологического стресса и снижению иммунитета, что показывает увеличение абсолютной и относительной массы надпочечников и уменьшение абсолютной и относительной массы тимуса. Морфологические параметры репродуктивной системы и уровень половых гормонов у животных этого вида и в данном случае не изменяются. Сходные изменения, а также повышение уровня кортизола в крови отмечены у самцов крысовидных (*Tscherskia (Cricetulus triton)*) и золотистых хомячков (*Mesocricetus auratus*) в ответ на долговременную экспозицию секрета анальных желез колонка (*Mustela sibirica*) (Zhang et al., 2003).

Таблица 23.7. Средние значения массы среднебрюшной железы (СБЖ) и внутренних органов ($X \pm Sx$) у самцов двух видов хомячков рода *Phodopus* в эксперименте

Орган	Масса органов (мг) в разных группах		
	контроль	первая группа	вторая группа
<i>Ph. campbelli</i>			
Семенник	985.1 ± 51.4	980.9 ± 33.5	985.4 ± 45.7
Эпидидимис	88.6 ± 8.5	104.9 ± 2.6*	85.5 ± 7.1
СБЖ	65.6 ± 7.1	55.7 ± 4.8	63.3 ± 8.7
Селезенка	69.6 ± 7.5	66.6 ± 4.7	65.6 ± 8.6
Тимус	27.9 ± 2.9	23.6 ± 3.3	17.7 ± 2.3*
Надпочечник	2.9 ± 0.4	3.0 ± 0.2	4.3 ± 0.5
<i>Ph. sungorus</i>			
Семенник	407.2 ± 22.7	421.1 ± 18.2	371.8 ± 27.9
Эпидидимис	39.0 ± 3.9	44.4 ± 3.6	35.8 ± 3.9
СБЖ	43.5 ± 3.7	49.7 ± 3.0	40.4 ± 3.3
Селезенка	42.5 ± 3.7	44.7 ± 5.1	40.9 ± 3.1
Тимус	26.9 ± 1.6	35.2 ± 2.2*	37.7 ± 2.7*
Надпочечник	4.2 ± 0.3	3.5 ± 0.3	3.6 ± 0.2

* — отличия от значения данного показателя в контроле статистически достоверны, $P < 0.05$.

Таблица 23.8. Средние значения относительной массы (к массе тела) среднебрюшной железы (СБЖ) и внутренних органов ($X \pm Sx$) у самцов двух видов хомячков рода *Phodopus* в эксперименте

Орган	Относительная масса органов (мг) в разных группах		
	контроль	первая группа	вторая группа
<i>Ph. campbelli</i>			
Семенник	23.8 ± 1.6	24.2 ± 0.7	25.7 ± 1.4
Эпидидимис	2.1 ± 0.2	2.6 ± 0.04	2.1 ± 0.2
СБЖ	1.5 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.6 ± 0.2
Селезенка	1.6 ± 0.2	1.6 ± 0.1	1.6 ± 0.2
Тимус	0.6 ± 0.06	0.5 ± 0.01	0.4 ± 0.07*
Надпочечник	0.06 ± 0.008	0.07 ± 0.006	0.1 ± 0.02*
<i>Ph. sungorus</i>			
Семенник	12.4 ± 0.8	12.4 ± 0,5	12.3 ± 1.2
Эпидидимис	1.2 ± 0.1	1.3 ± 0,1	1.1 ± 0.2
СБЖ	1.3 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.3 ± 0.1
Селезенка	1.3 ± 0.1	1.3 ± 0.1	1.3 ± 0.1
Тимус	0.8 ± 0.03	0.9 ± 0.04*	1.2 ± 0.05*
Надпочечник	0.1 ± 0.009	0.1 ± 0.01	0.1 ± 0.009

* — отличия от значения данного показателя в контроле статистически достоверны, $P < 0.05$.

Джунгарские хомячки при непосредственном контакте с мочой хоря демонстрируют совершенно иную картину. При отсутствии изменений морфологических параметров, указывающих на развитие стресса у самцов этого вида, достоверно повышается уровень тестостерона, что может свидетельствовать о стимуляции полового поведения.

В естественных условиях, очевидно, хомячки избегают длительно-го воздействия высоких концентраций нелетучих компонентов мочи хищника, подобных использованным в описанном эксперименте. Соответственно, в природе, скорее всего, не возникает ситуаций, приводящих в проявлению отмеченных реакций в полной мере. Тем не менее, обнаруженные нами особенности ответа весьма принципиальны и могут отражать различия между двумя исследуемыми видами — более широкий спектр адаптивных возможностей к неблагоприятным воздействиям у джунгарского хомячка по сравнению с хомячком Кэмпбелла. Таким образом, можно полагать большую устойчивость эво-

Таблица 23.9. Средние значения уровня гормонов ($X \pm Sx$) в крови у самцов двух видов хомячков рода *Phodopus* в эксперименте

Гормон	Контроль	Первая группа	Вторая группа
<i>Ph. campbelli</i>			
Тестостерон (нг/мл)	3.5 ± 1.0	2.7 ± 0.7	3.4 ± 1.2
Кортизол (нг/мл)	33.4 ± 5.9	26.7 ± 8.2	30.3 ± 8.6
<i>Ph. sungorus</i>			
Тестостерон (нг/мл)	1.4 ± 0.4	1.0 ± 0.3	$4.05 \pm 1.3^*$
Кортизол (нг/мл)	37.3 ± 5.9	40.5 ± 7.5	23.6 ± 6.0

* — отличия от значения данного показателя в контроле статистически достоверны, $P < 0.05$.

люционно более молодого вида — джунгарского хомячка к такому стрессорному воздействию, как сильный запах хищника.

Глава 24. Сезонные особенности

24.1. Фотопериодизм

В летнее время все три вида рода *Phodopus* в основном активны в ночные часы, а дневные проводят в норах. Активность в осенне-зимний период изучена у *Ph. sungorus* и показана четко выраженная круглогодичная активность (Афанасьев и др., 1953; Некипелов, 1960; Крыльцов, Шубин, 1964; Млекопитающие Казахстана, 1977; Юдин и др., 1979; Суров, Телицына, 1986 и др.). Джунгарский хомячок обладает уникальной для хомячков особенностью — сменой окраски волосяного покрова с темно-серой летом на чисто белую в зимнее время (Афанасьев и др. 1953; Hoffmann, 1973), что делает его удобной моделью для изучения влияния различных факторов на это явление.

Как показали полевые наблюдения, сезонная смена окраски у этого вида очень растянута. Весеннее потемнение шерсти заметно уже в феврале-марте и продолжается до мая (Крыльцов, Шубин, 1964). Осенняя линька начинается в августе и длится до середины октября. К ноябрю-декабрю шерсть белеет и делается более пушистой и густой. Окончательно белыми зверьки становятся только в январе-феврале. Они известны местным жителям, как «белые мыши», бегающие по снегу. В зимние месяцы джунгарские хомячки перемещаются по поверхности снега, собирая главным образом семена культурных и дикорастущих растений. После появления в этих местах транспортных магистралей зверьки стали часто скапливаться возле дорог, где собирают зерно, просыпавшееся с машин (Суров, Телицына, 1986).

Благодаря джунгарскому хомячку раскрыты механизмы протекания сезонных изменений в организме животных (Goldman et al., 1986; Штайнлехнер, Пухальский, 1999). Известно, что основным фактором среды, который контролирует сезонные ритмы, является фотопериодизм. Температура и обилие пищи, которые в некоторых случаях используются как сезонные индукторы, также зависят от сезонных изменений фотопериода.

Известно, что эпифиз млекопитающих, как нейрорхимический трансдуктор, превращает нервные сигналы воспринятого сетчаткой света в эндокринный сигнал, в роли которого выступает мелатонин (Bartness, Goldman, 1989). Мелатонин — это основной гормон эпифиза, который синтезируется из триптофана, поступающего в пинеалocyты из крови. Синтез мелатонина проходит в четыре этапа: 1) триптофан гидроксиди-

руется в пятом положении индольного кольца; 2) боковая цепь гидроксильной группы удаляется и присоединяется к серотонину или 5-гидрокситриптамину; 3) происходит формирование N-ацетилсеротонина путем N-ацетилирования, катализируемого серотонин N-ацетилтрансферазой; 4) N-ацетилсеротонин превращается в мелатонин при помощи фермента гидроксиндол-О-метилтрансферазы.

Эпифиз млекопитающих, в отличие от всех других классов позвоночных, не может самостоятельно воспринимать свет, так как единственный световоспринимающий орган у млекопитающих — сетчатка глаза, связанная с эпифизом достаточно сложным образом.

Норадреналин, который выделяется симпатическими синапсами преимущественно связывается с β -адренергическими рецепторами клеточных мембран пинеалоцитов, что приводит к индукции N-ацетилтрансферазы — ключевого фермента в биосинтезе мелатонина. Этот β -адренергический механизм потенцируется α -адренергическими рецепторами (Штайнлехнер, Пухальский, 1999).

Воздействие светом в ночные часы вызывает двойной эффект: во-первых, подавляет высвобождение норадреналина, а во-вторых, индуцирует фазовый сдвиг в циркадном цикле супрахиазматического ядра гипоталамуса, которое является главным регулятором суточного ритма у млекопитающих. Эндогенные ритмы супрахиазматического ядра гипоталамуса синхронизируются с суточным циклом, благодаря сигналам, поступающим от сетчатки по ретино-гипоталамическому тракту. Следовательно, характерной чертой эпифиза является подчинение синтеза его главного гормона — мелатонина жесткому циркадному ритму. У животных с дневной, сумеречной и даже ночной активностью максимальная продукция мелатонина наблюдается ночью, а минимальная — днем.

Из-за подъема секреции мелатонина исключительно в ночные часы этот гормон получил название «химического выражения темноты». И длительность ночной секреции мелатонина коррелирует с изменениями длины темного времени суток. Чем длиннее темный период, тем в течение более длительного времени происходит подъем секреции мелатонина (Штайнлехнер, Пухальский, 1999).

Исследователи Милетти и Турек (Milette, Turek, 1986) показали, что у джунгарских хомячков, содержащихся в темноте, циркадный ритм локомоторной активности может синхронизироваться двумя 10-минутными включениями света. Когда два световых периода имелись в суточном цикле с интервалами в 8 и 16 ч, ритм активности некоторых

животных настраивался на 8-часовой интервал между включениями света (т.е. ритм активности соответствовал длинному световому дню), а у других особей — на 16-часовой интервал (т. е. ритм активности соответствовал короткому световому дню). Данный «каркасный» фотопериод вызывал развитие семенников у всех особей, имевших 8-часовой период активности в суточном цикле (длинный световой день). У особей же с 16-часовой активностью (короткий день), установившейся при экспозиции в том же самом каркасном фотопериоде, отмечено подавление развития семенников.

Дарроу и Голдмен (Darrow, Goldman, 1986) изучали состояние гонад, ритмы эпифизарного мелатонина и двигательную активность джунгарских хомячков, которых содержали не в 24-часовом цикле, а в так называемых Т-циклах. Хомячки, подвергнутые часовой экспозиции на свету каждые 24 и 33 ч, имели длиннодневный тип активности и неактивные гонады. Наоборот, хомячки, которые получали то же количество света каждые 24 и 78 ч, демонстрировали длиннодневный тип активности и имели семенники в 10 раз большего размера. Соответственно, у хомячков, содержащихся при $T=24; 33$, ночной пик мелатонина был на 4 ч длиннее, чем у животных, содержащихся при $T=24; 78$ ч. Очевидно, что отличия в развитии гонад, наблюдавшиеся в этих случаях, обусловлены различиями в контроле активности эпифиза, а не подавлением светом биосинтеза мелатонина.

Следует подчеркнуть, что фотопериодические эффекты затрагивают не только гонады, но и все физиологические системы мелких млекопитающих. Например, у джунгарских хомячков фотопериодический контроль распространяется на массу тела, окраску шерстного покрова, частоту впадения в торпор, потребление пищи, а также на несократительный термогенез и общую способность к повышению теплопродукции (Hoffmann, 1973, 1978; Heldmaier, Steinlechner, 1981; Heldmaier et al., 1982a, b; Lerchi, Schlatt, 1993). Сезонность влияет даже на соотношение короткой и длинной фаз сна (Palcykova et al., 2003). Фактически все физиологические, морфологические и поведенческие особенности хомячков в большей или меньшей степени подвержены сезонным изменениям. Этот «адаптивный синдром» гарантирует животным своевременную подготовку к наступлению каждого сезона, предъявляющего организму специфические энергетические требования.

Таким образом, экспериментальные факты убедительно доказывают, что мелатонин передает сообщения о фотопериоде в центры нейроэндокринной регуляции, ответственные за сезонные перемены, инфор-

мирует организм о времени года и индуцирует механизмы, обеспечивающие морфофизиологические перестройки согласно специфическим требованиям различных времен года. Однако сама по себе информация о фотопериоде недостаточна для адекватных сезонных изменений, так как животные попадают в одинаковые фотопериодические условия дважды в год — до и после летнего солнцестояния. Приспособительные реакции к фотопериоду в большей степени зависят от направления изменений продолжительности выброса мелатонина, чем от его абсолютного значения. В этой связи предложена гипотеза, согласно которой в организме существует внутренний календарь, хранящий информацию о направлении изменений продолжительности светового дня.

Реакции организма на изменения фотопериода могут быть также ускорены или модифицированы температурой, качеством пищи или наличием в ней определенных химических компонентов. В исследованиях на джунгарских хомячках установлено, что температура среды оказывает существенное влияние на свойственную им критическую продолжительность светового дня. Смена морфофизиологических эффектов с длинного дня на короткий происходит тогда, когда длина светового дня составляет 13 ч. У животных, содержавшихся при температуре +22 °С, имеет место такой же 13-часовой критический фотопериод для развития семенников. Если же хомячков содержать при +5 °С, то критический фотопериод возрастает до 15 ч.

С эколого-физиологической точки зрения, температурная зависимость, наблюдаемая у строго фотопериодических видов, создает предпосылки для гибкого реагирования на сезонные изменения окружающей среды. В годы с ранней холодной осенью сокращается время, пригодное для выращивания потомства. То же относится и к высоким широтам, где весна и лето значительно короче. Вот поэтому температурная модификация критического фотопериода позволяет регулировать продолжительность репродуктивного сезона, не изменяя при этом ни сам механизм изменения фотопериода, ни его чувствительность. Но в популяциях даже у таких, казалось бы строго фотопериодических видов, как джунгарские хомячки, встречаются особи, игнорирующие естественные или экспериментальные изменения фотопериода. Таких особей называют фоторефрактерными. Среди *Phodopus sungorus* ученые обнаружили, по крайней мере, два фенотипа зверьков, не реагирующих на изменение длины светового дня. Одна линия не реагирующих на фотопериод хомячков находится в Университете Коннектикут, в лаборатории исследователя Голдмена (линия УСТ), а другая — в Висли-

анском университете, в лаборатории исследователя Линча (линия Weasleyan) (Штайнлехнер, Пухальский, 1999). У животных обеих линий пока неизвестны конкретные генетические изменения, ответственные за утрату видоспецифической реакции на фотопериод, но у этих хомячков обнаружено нарушение в суточной динамике секреции мелатонина, который служит сигналом продолжительности темного времени суток. У обеих не реагирующих на фотопериод линий хомячков нарушается восприятие продолжительности темного времени суток и, следовательно, зверьки утрачивают способность к адаптивной перестройке функций организма в ответ на укорочение светового дня.

Итак, для джунгарского хомячка определен целый ряд физиологических изменений, которые происходят с ним при изменении длины светового дня и температуры. Однако, многие вопросы, связанные с сезонностью у этого вида остаются неизученными. Не исследованы особенности сезонного размножения, флуктуации гормонов, регулирующих этот процесс, процессы роста и развития детенышей в разные сезоны года, особенности химической коммуникации, которые, безусловно, также зависят от фотопериода.

Сезонные черты биологии двух других видов рода практически не изучены. Мы попытались восполнить этот пробел. В 1995 г. на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» ИПЭЭ им. Северцова РАН нами были начаты эксперименты с животными, содержащимися в условиях естественного светового и температурного режимов в помещении, недоступном для попадания снега и дождя. В экспериментах участвовали джунгарские хомячки, полученные от разведения особей, привезенных в 1986–1989 гг. из Хакасии; хомячки Роборовского — потомки добытых в 1988–1989 г. в Тувинской АССР и хомячки Кэмпбелла — потомки пойманных в 2004 гг. в Центральной Монголии (район оз. Угий-Нур), то есть относящиеся к «Восточной» группе хомячков Кэмпбелла (см. главу 5).

24.2. Изменение массы тела

У ряда видов насекомоядных и грызунов при подготовке к зиме обнаружена регрессия массы тела. На землеройках рода *Sorex* показано уменьшение в зимний период не только общих размеров тела, но и изменение краниометрических признаков, в частности, уплощение черепной коробки. Это явление названо «явлением Денеля» (Dehnel, 1949; Borowski, Dehnel, 1952 и др.). Однако у грызунов зимняя регрессия не

столь глубока, как у землероек, и явления Денеля у них не обнаружено (Pucek, 1963). Тем не менее, снижение средней массы тела в зимний период продемонстрировано на целом ряде грызунов из лабораторных и природных популяций: *Arvicola terrestris*, *Meriones meridianus*, *Chionomys gud*, *Apodemus agrarius*, *Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis gregalis*, *M. gregalis major*, *M. middendorfi* и др. (Пантелеев, 1983; Пантелеев и др., 1990). Для ряда видов грызунов и насекомоядных установлено прекращение роста молодых зверьков в зимний период (Пантелеев, 1983). Нам представляется наиболее значимым именно снижение массы тела у взрослых зверей в период подготовки к зиме. В связи с этим, особый интерес приобретает изучение индивидуальных изменений массы у одних и тех же особей в течение года. Подобные эксперименты были проведены в лабораторных условиях на *Microtus arvalis* (Башенина, 1953, 1977); *Lasiopodomys brandti* (Reichstein, 1962); *Microtus gregalis*, *M. middendorfi*, *Lagurus lagurus* (Покровский 1963, 1966; Пантелеев и др., 1990) и некоторых других видах.

Продемонстрировано это явление и на джунгарском хомячке (*Phodopus sungorus*) (Figala et al., 1973; Hoffmann, 1973, 1978; Lerchl, Schlatt, 1993). Все эксперименты проводились на животных, полученных от разведения особей, привезенных из Карасукского района Новосибирской области. По нашим данным, полученным с помощью молекулярно-генетических методов, хомячки с основной части ареала генетически отличаются от изолированной группы этого вида из Хакасии. Время расхождения групп составляет около 230-300 тыс. лет. За этот период в географически разделенных популяциях могли сформироваться определенные различия, в том числе затрагивающие зимнюю биологию. Вот почему мы посчитали целесообразным провести собственные наблюдения за изменением массы тела у джунгарских хомячков, являющихся потомками животных, привезенных из Хакасии.

Исследования проводились на взрослых 5–6-месячных особях. Всего в экспериментах участвовало 80 особей джунгарского хомячка, 100 особей хомячка Роборовского и 20 особей хомячка Кэмпбелла. Ежемесячно животных взвешивали, регистрировали состояние шерстного покрова и внешний вид СБЖ. В октябре-декабре большинство джунгарских хомячков начинали белеть, и к январю были практически белыми с некоторым количеством темных участков на спине. СБЖ у этих особей становилась мало заметной. В феврале-марте светлые зверьки начинали темнеть. СБЖ у них становилась заметной и активно секреторной. Подобное явление было отмечено только для части особей,

другие же животные этого вида оставались темными (окрас соответствовал летнему). У темных особей оставалась хорошо заметной СБЖ (особенно у самцов) (Феоктистова, 2007; Феоктистова, Найдено, 2007). В зимний период ости волосков первого порядка утолщались, а сердцевина становилась более развитой в остевых волосах всех порядков (рис. 7.6, 7.7; табл. 7.1). Среди остевых волос первого порядка выделялись немногочисленные волосы, форма стержня которых напоминала кроющие волосы: утолщенная верхняя четверть такого волоса была согнута перпендикулярно длинной оси волоса. Результаты изменения массы тела у джунгарских хомячков за 4 года исследований (с 1999 по 2002 г. и затем в 2005–2006 гг.) приведены на рисунке 24.1. Минимальная масса тела взрослых зверьков (как самцов, так и самок) наблюдалась с сентября по январь. С февраля масса тела зверьков начинала планомерно расти, достигая пика в июне ($P < 0.05$). В июле и августе масса тела продолжала оставаться высокой, а к сентябрю происходил резкий и достоверный спад значений массы тела ($P < 0.05$).

Как ведут себя хомячки Роборовского в осенне-зимний период в природных условиях до наших исследований известно не было. Только в книге «Млекопитающие Казахстана» (1977) мы нашли упоминание о том, что зверьки, обитающие в районе Зайсана, скорее всего не спят зимой.

Наши 11-летние наблюдения показали, что у этого вида в условиях естественного светового и температурного режимов не бывает спячки, зверек хорошо адаптирован к условиям перенесения низких температур.

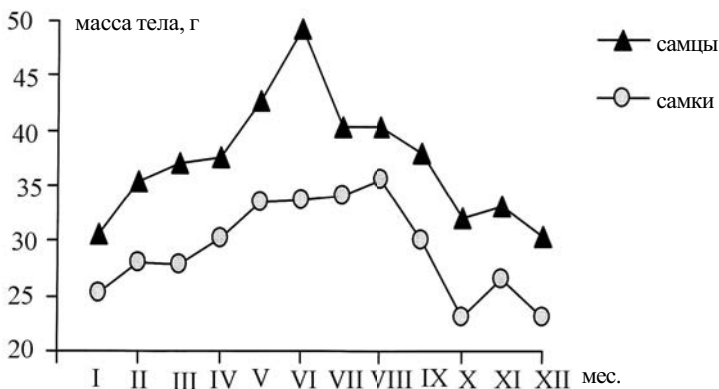


Рис. 24.1. Изменение массы тела у взрослых хомячков *Ph. sungorus* в течение года.

В течение всех осенних (сентябрь-ноябрь) и зимних месяцев (декабрь-февраль) все подопытные самцы хомячка Роборовского имели хорошо развитые семенники и активно секретирующую СБЖ (Соколов, Феоктистова, 1996; Мещерский, Феоктистова, 1999; Feoktistova, Mecherskii, 2005). Волосяной покров по цвету к зиме не менялся, однако зверьки становились более пушистыми за счет утолщения и удлинения остевых первого порядка, увеличения числа волос, содержащих двурядную сердцевину, удлинения и утолщения волнообразных остевых третьего порядка. Весной и летом количество этих крупных волос с двурядной сердцевинной заметно сокращается (см. главу 7.1).

Изменения массы тела у взрослых самцов и самок представлены на рисунке 24.2. Минимальная масса тела взрослых зверьков обоих полов наблюдается осенью и в начале зимы. С декабря масса тела зверьков начинает планомерно расти, достигая пика в июле ($P < 0.05$). В сентябре происходил резкий и достоверный спад массы тела ($P < 0.05$).

Снижение массы тела в осенне-зимний период свидетельствует о том, что этот вид, как и *Phodopus sungorus*, не впадает в зимнюю спячку и активен в течение зимы.

Наличие или отсутствие зимней спячки у самцов и самок хомячка Кэмпбелла — вопрос весьма спорный. Так для хомячков Кэмпбелла из западной части ареала В.Е. Соколов, В.Н. Орлов (1980) предполагали наличие «неглубокой спячки», а В.Е. Флинт (Flint, 1966) — «перио-

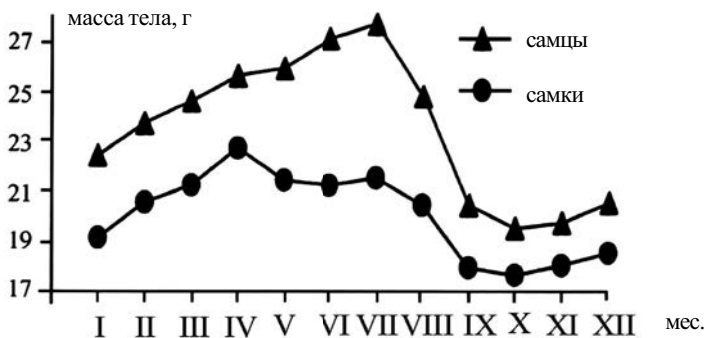


Рис. 24.2. Изменение массы тела у взрослых хомячков *Ph. roborovskii* в течение года. По оси ординат — масса тела (г). По оси абсцисс — месяцы года.

дической зимней активности». Известно, что у видов, впадающих в зимнюю спячку или (периодически) в состояние зимнего оцепенения, наблюдается целый ряд физиологических изменений, включающих инволюцию половой системы и возрастание массы тела за счет накопления резервных запасов жира в осенний период (Калабухов и др., 1980, Пантелеев и др., 1990; Dark, Zucker, 1985; Bartness, Goldman, 1989). Такие изменения половой системы и массы тела обнаружены в лабораторных условиях у самцов и самок хомячка Кэмпбелла, привезенных из Чуйской степи, равнинного Алтая и Тувы, содержащихся на коротком световом дне (Васильева, Парфенова, 2003), то есть наличие факультативной зимней спячки предполагается для животных, относящихся по нашей классификации к «Западной» генетической группе (см. главу 5).

О зимних находках активных особей этого вида упоминается в ряде работ отечественных зоологов: Б.С. Виноградова, С.И. Оболенского (1927) — для окрестностей Улан-Батора и оз. Убсу-Нур; В.Н. Скалона (1949) — для Северо-Восточной Монголии; А.Г. Банникова (1954) — для Центральной Монголии. В коллекции Зоологического музея Московского университета находятся несколько шкурок хомячков Кэмпбелла, отловленных в Центральной Монголии в декабре 1944 г. (что также свидетельствует, об активности зверьков в зимний период). Исходя из предположения, что в разных частях ареала хомячки Кэмпбелла могут характеризоваться разной зимней экологией, мы провели эксперименты, аналогичные описанным выше для хомячков Роборовского и джунгарского. Результаты наблюдений показали, что хомячки Кэмпбелла (потомки зверьков, привезенных из Центральной Монголии, то есть принадлежащие по нашей классификации к «Восточной» группе (см. главу 5), в осенние и зимние месяцы не впадают в спячку, сильно светлеют (мех становится светло-бежевым, шелковистым, и полоса на спине практически исчезает) и остаются активными. В зимнее время длина волос незначительно увеличивается, как и количество остей третьего порядка, а ости первого порядка становятся толще с более толстой двурядной сердцевинной (табл. 7.1)

У хомячков Кэмпбелла в осенне-зимний период уменьшается масса тела, подобно джунгарским и хомячкам Роборовского (рис. 24.3). Резкое и достоверное снижение ($P < 0.05$) массы тела и у самцов и у самок наблюдалось от сентября к октябрю. Низкие показатели массы сохраняются до января включительно, а затем масса тела начинает планомерно расти, достигая максимальных значений в летние месяцы (с июня по август).

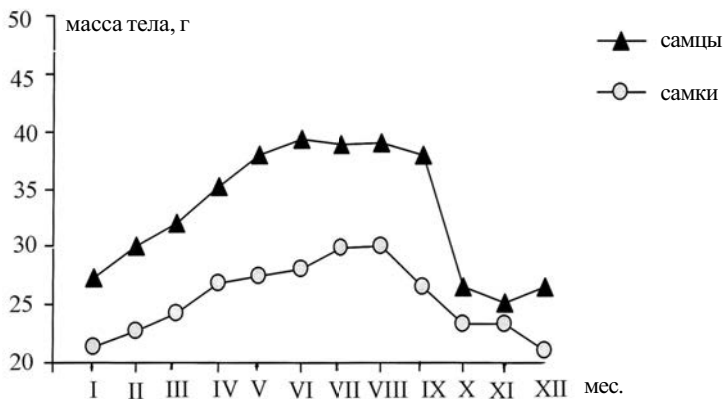


Рис. 24.3. Изменение массы тела у взрослых хомячков *Ph. campbelli* в течение года. По оси ординат — масса тела (г). По оси абсцисс — месяцы года.

Таким образом, наши эксперименты показали, что три вида хомячков рода *Phodopus*: джунгарские хомячки, полученные от разведения особей из Хакасии, хомячки Роборовского — потомки особей из Тувы и хомячки Кэмпбелла, происходящие от особей из Центральной Монголии характеризуются отсутствием спячки в осенне-зимний период. У них отмечаются адаптивные изменения волосяного покрова и заметная регрессия массы тела, характерная для ряда не спящих зимой видов млекопитающих.

В целом, зимняя регрессия массы тела — явление необычное и в известной степени парадоксальное. Тем не менее, оно имеет определенный адаптивный смысл, на который впервые указал А.И. Крыльцов (1957), изучавший сезонные изменения массы тела степной пеструшки (*Lagurus lagurus*). Ключ к пониманию адаптивного смысла зимней регрессии массы тела у мелких млекопитающих, не впадающих в спячку, лежит в снижении общих энергозатрат на 1 г массы тела, что приводит к уменьшению количества пищи, потребляемой за день (Пантелеев, 1983, Пантелеев и др., 1990; Штайнлехнер, Пухальский, 1999).

Отсутствие спячки у трех видов мохноногих хомячков в осенне-зимний период является, в целом, полезным для выживания популяции в естественных условиях, так как некоторые животные сохраняют способность размножаться и, следовательно, весной потомки этих особей уже сами могут вступать в размножение, восстанавливая численность популяции после сурового осенне-зимнего периода.

24.3. Сезонные особенности размножения

О размножении хомячков рода *Phodopus* в природе информация достаточно скудная. Так, по литературным данным, джунгарские хомячки приступают к интенсивному размножению после стаивания снега, обычно в апреле (Крыльцов, Шубин, 1964; Млекопитающие Казахстана, 1977 и др.). Значительное число беременных самок обнаруживается в конце сентября (Млекопитающие Казахстана, 1977), что свидетельствует о весьма продолжительном сезоне размножения у этого вида. Беременных самок джунгарского хомячка находили даже зимой (Скалон, 1949; Крыльцов, Шубин, 1964), что позволяет предполагать очень короткие периоды репродуктивного покоя у этого вида в течение года (Скалон, 1949).

По данным А.Ю. Телицыной (1993), отловленные зимой джунгарские хомячки имели массу от 22 до 25 г, но беременных и лактирующих среди самок не было. Однако при содержании в условиях естественного светового и температурного режимов некоторые самки приносили выводки к двадцатым числам января.

По литературным данным, самки джунгарских хомячков дают от 3 до 6 выводков в сезон (Крыльцов, Шубин, 1964; Млекопитающие Казахстана, 1977; Телицына, 1993) и в каждом от 4 до 8 детенышей (Рейхард, 1923; Афанасьев и др., 1953; Крыльцов, Шубин 1964; Млекопитающие Казахстана, 1977).

Мы исследовали характер размножения джунгарских хомячков в течение 1995–1996, 1999–2000 и 2005–2006 гг. при содержании их в парах в условиях естественного светового и температурного режимов.

По нашим наблюдениям, джунгарские хомячки могут давать выводки круглогодично, с затуханием процесса размножения с октября по январь. Отдельные выводки отмечены во все месяцы года (за исключением ноября) (рис. 24.4).

Первые выводки появляются в конце января — начале февраля, а затем начинается постоянный и интенсивный процесс размножения (с марта по август). Наибольшее число выводков отмечено в марте, мае и в июле. Самые крупные выводки также были в марте (рис. 24.5). Соотношение полов в выводках во все месяцы кроме августа варьировало от 1:1 до 1:1.3, но достоверно не отличалось от соотношения 1:1. Только в августе-месяце в выводках достоверно преобладали самцы, и соотношение полов было соответственно 1:2.

По литературным данным, хомячки Кэмпбелла начинают размножаться в природе в апреле-мае и заканчивают в сентябре (Банников,

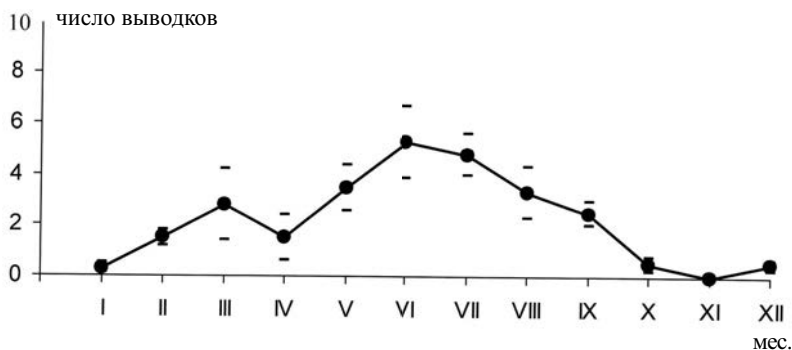


Рис. 24.4. Интенсивность размножения джунгарских хомячков в течение года (среднее количество выводков на 10 пар за 4 года).

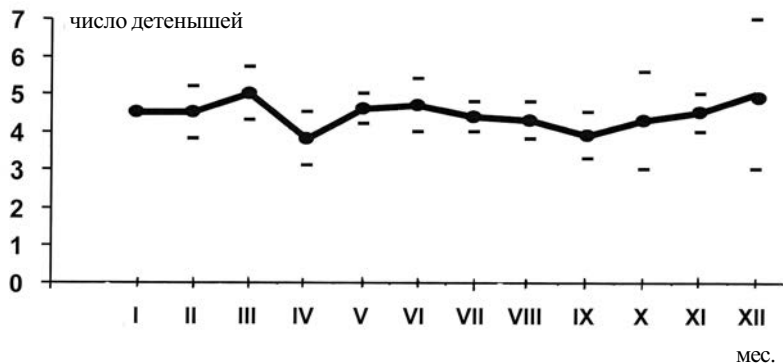


Рис. 24.5. Изменение размера выводков у джунгарских хомячков в течение года (у 10 пар за 4 года).

1950; Flint, 1966). Однако литературные данные по характеру сезонной активности этого вида весьма противоречивы.

Хомячки Кэмпбелла успевают дать 3–4 выводка в сезон и в каждом 7–8 детенышей, то есть у этого вида выводков в сезон меньше, но зато они крупнее, чем у джунгарских (Телицына, 1993).

Мы исследовали характер размножения хомячков Кэмпбелла при содержании их в парах в условиях естественного светового и температурного режимов в 2005–2006 гг. Наблюдения проводились за животными, относящимися к «Восточной» группе *Ph. campbelli* (см. главу 5). По нашим данным, первые выводки у хомячков Кэмпбелла появля-

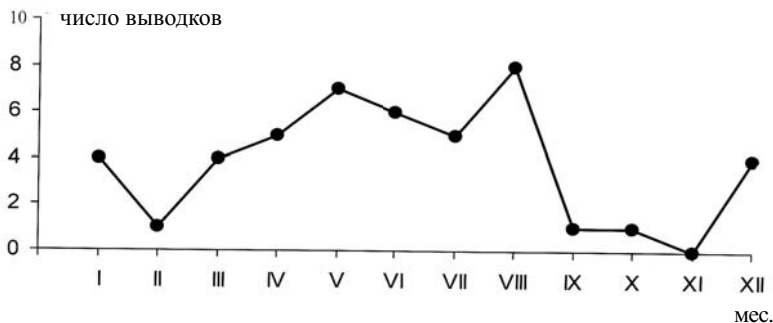


Рис. 24.6. Интенсивность размножения хомячка Кэмпбелла (количество выводков на 10 пар в 2005–2006 гг.).

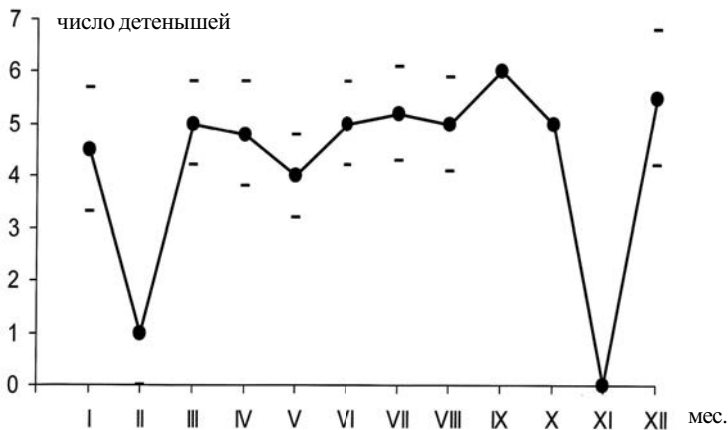


Рис. 24.7. Изменение размера выводков у хомячков Кэмпбелла в течение года (у 10 пар за 2005–2006 гг.).

ются в начале февраля (рис. 24.6). И далее у этого вида начинается постоянный и интенсивный процесс размножения (с марта по август). Во все эти месяцы число детенышей в выводках была достаточно стабильным (рис. 24.7). Сентябрь характеризуется еще довольно активным размножением, но число детенышей в выводках резко падает. Следующие два месяца осени и первые два месяца зимы характеризуются резким спадом в размножении, хотя во все месяцы года (кроме ноября) было зарегистрировано появление на свет отдельных выводков. Соот-

ношение полов в выводках в течение года достоверно не отличалось от 1:1. Однако в летних выводках незначительно преобладали самцы.

В литературе нет сведений относительно сезонных особенностей размножения хомячка Роборовского в природе. Ряд районов распространения данного вида (северо-западные и центральные районы Монголии) характеризуются весьма холодным и/или резко континентальным климатом, в то время как большая часть ареала отличается гораздо более высокими значениями температуры воздуха в зимнее время. Последнее позволяет предполагать активность этого хомячка в осенне-зимний период. Наши эксперименты, начатые в 1995 г. по содержанию хомячков Роборовского в условиях естественного температурного и светового режимов, подтвердили это предположение.

Наблюдения за размножением хомячка Роборовского в течение всех сезонов года за 9-летний период показали следующую картину размножения этого вида (Соколов, Феоктистова, 1996; Мещерский, Феоктистова, 1999; Feoktistova, Meschersky, 2005; Феоктистова, 2007). Первые «весенние» выводки у хомячков появляются в последних числах февраля — первых числах марта (рис. 24.8). И именно эти выводки характеризуются наиболее крупными размерами (рис. 24.9). В апреле имеет место первый пик размножения; число выводков, рожденных в этом месяце достоверно, ($P < 0.02$) выше, чем в феврале. В мае (за все 9 лет наблюдений) отмечается спад интенсивности размножения. В конце мая — начале июня начинается второй летний пик размножения с высокими показателями активности размножения. В это время число детенышей в выводках достаточно стабильно (рис. 24.9).

Три месяца осени характеризуются резким снижением интенсивности размножения и уменьшением количества детенышей в выводке. В сентябре количество выводков было достоверно ($P < 0.02$) ниже, чем в августе. Всего за период наблюдений в сентябре отмечены четыре выводка. (Правда, у самцов были хорошо заметны семенники и активно функционирующая СБЖ.)

Также как и у двух других видов рода, мы зафиксировали появление отдельных выводков во все месяцы года.

Соотношение полов в выводках в течение года варьировало от 1:1–1:1.3, но достоверно не отличалось от соотношения 1:1.

Наблюдавшаяся картина динамики размножения при содержании в полустественных условиях вполне может отражать процессы, свойственные хомячкам в природе. Полученные результаты свидетельствуют о сходной сезонной стратегии размножения у всех трех видов хомячков рода

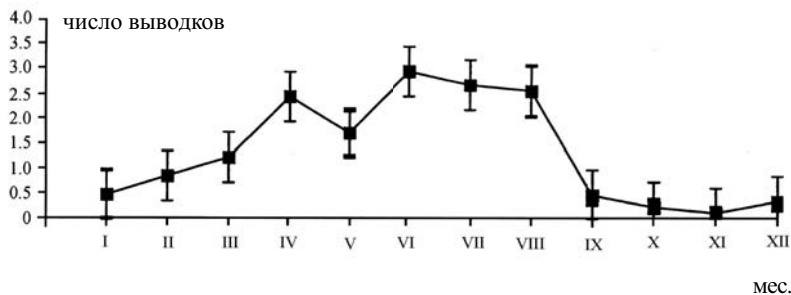


Рис. 24.8. Интенсивность размножения хомячков Роборовского в течение года (среднее количество выводков на 10 пар за 9 лет).

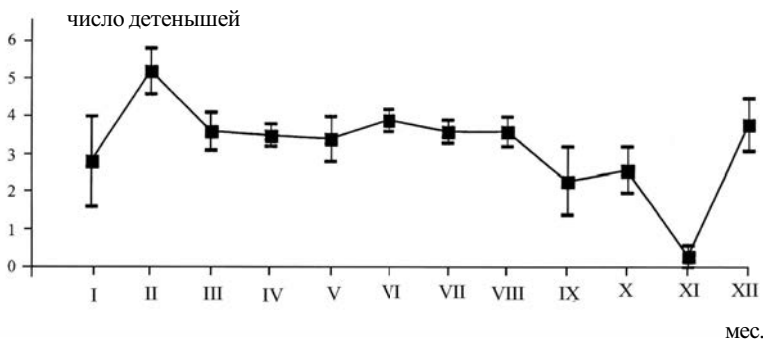


Рис. 24.9. Изменения размера выводков у хомячков Роборовского в течение года (у 10 пар за 9 лет).

Phodopus. Ранние сроки начала размножения позволяют быстро восстанавливать численность популяции после тяжелых зимних месяцев. Детеныши, рожденные в феврале-апреле, достаточно быстро созревают, и сами могут приступать к размножению. Мелкие грызуны (в частности ряд видов полевок), родившиеся весной в начале лета, быстрее созревают и способны приносить потомство в возрасте двух-трех месяцев, что показано, например, в серии работ С.С. Шварца с соавторами (Шварц и др., 1957, 1960, 1964). В результате, в летнее время численность популяции увеличивается не только за счет повторного пика размножения у перезимовавших особей, но и за счет вступления в размножение сеголеток. Следует отметить, что в условиях наших экспериментов, продолжительность жизни хомячков составляла не менее полутора-двух лет, и практически

все особи, рожденные летом, участвовали в размножении следующего года. Особи, рожденные летом (особенно в июне-июле), имеют наибольший шанс достаточно окрепнуть, а следовательно, благополучно перезимовать и вступить в размножение в начале следующего сезона. Выводки же, рожденные в конце августа — начале сентября, могут благополучно перезимовать только в случае достаточно благоприятной осени (хомячки рода *Phodopus* начинают вести самостоятельную жизнь примерно через месяц после рождения). Именно поэтому, вероятно, интенсивность размножения у мохноногих хомячков резко снижается уже в сентябре.

На полевках показано, что генерации, появившиеся в конце лета, лучше переживают зиму (Пантелеев, Терехина, 1976; Пантелеев, 1983). При этом, само по себе состояние кормовой базы, по-видимому, не является определяющим для проявления сезонности в размножении. Это подтверждается данными наших экспериментов, в которых хомячки всегда имели в избытке разнообразный корм.

У всех трех видов рода *Phodopus* нами отмечено появление единичных выводков во все месяцы года, что, безусловно, адаптивно, так как в случае благоприятных условий зимние выводки смогут выжить и вступить в размножение ранней весной, наряду с более старшими животными, что, естественно, обеспечивает успех размножения видов в целом.

24.4. Динамика изменения тестостерона и кортизола в течение года

Как мы уже отмечали, сезонные особенности динамики стероидных гормонов и глюкокортикоидов у хомячков рода *Phodopus* не изучались. Хотя известно, что у сезонно размножающихся видов (в частности, у грызунов) уровень тестостерона обычно высок во время сезона размножения (при длинном световом дне) и низок, когда животные не размножаются (при коротком световом дне) (Zucker et al., 1980; Leonard, Ferkin, 1999).

Мы привели анализ сезонных изменений уровня полового гормона-тестостерона и глюкокортикоида-кортизола у самцов трех видов хомячков и сопоставили характер этих изменений с особенностями сезонного размножения изучаемых видов.

Особенности размножения хомячков изучали при их содержании в парах в условиях естественного светового и температурного режимов. В экспериментах участвовали животные, происхождение которых мы описывали в начале главы 24.

Забор крови у животных осуществлялся один раз в месяц в одно и то же время суток, во избежание влияния суточных ритмов секреции гормонов на полученные результаты. Плазму крови отделяли центрифугированием при 6000 об/мин и хранили при температуре -20°C . Концентрацию гормонов определяли методом иммуноферментного анализа с использованием коммерческих наборов реактивов компании «Иммунотех». Всего было проанализировано 576 образцов крови от самцов трех видов. Для анализа данных использовали программу Статистика 6.0. При сравнении концентрации гормонов у животных разных видов в каждый из рассматриваемых месяцев использовали критерий Манна-Уитни.

Анализ результатов показал, что уровень тестостерона у самцов хомячка Роборовского достоверно возрастал перед началом первого — весеннего пика размножения в феврале (табл. 24.1), а затем в течение всех весенних месяцев не изменялся. Наиболее высоких значений уровень тестостерона достигал в летние месяцы, в период второго пика размножения с высокими показателями активности размножения (Феоктистова, Мещерский, 1999; Feoktistova, Mecherskii, 2005). Затем уровень гормона достоверно снижался и сохранялся низким с сентября по январь включительно (табл. 24.1). Тем не менее, в течение всего срока наблюдений отмечались единичные самцы, у которых уровень тестостерона оставался высоким, что коррелировало (хотя и с редким) появлением выводков в осенние и зимние месяцы.

По нашим данным, средний базовый уровень тестостерона у самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского достоверно ниже, чем у самцов хомячка Роборовского во все сезоны года, кроме осеннего. В этот период у всех трех видов уровень этого гормона имеет сходно низкие значения.

Уровень тестостерона у хомячков Кэмпбелла и джунгарского не возрастает ни перед началом активного весеннего размножения, которое у обоих видов начинается в марте, ни в период весеннего размножения (табл. 24.1). Базовые значения этого гормона весной достоверно более низкие, чем у хомячка Роборовского. В летние месяцы, в период самого активного размножения, у хомячка Кэмпбелла уровень тестостерона достоверно возрастает, по сравнению с аналогичными показателями весенних месяцев, но продолжает оставаться достоверно более низким, чем у хомячка Роборовского. У джунгарского хомячка аналогичной картины не наблюдалось. Уровень тестостерона у самцов этого вида в весенние и летние месяцы достоверно не различался и был крайне низким, хотя и несколько выше, чем в осенне-зимний период (табл. 24.1).

Таблица 24.1. Уровень тестостерона у самцов хомячков рода *Phodopus* в течение года ($n=8$ для каждого вида)

Сезон года	Месяц	Уровень тестостерона (нг/мл)		
		<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. campbelli</i>	<i>Ph. sungorus</i>
Зима	Декабрь	2.8±1.1	2.4±1.8	0.5±0.2
	Январь	4.1±1.8*	1.1±0.4	0.9±0.2
	Февраль	7.3±1.5	1.1±0.5	2.7±0.9
Весна	Март	9.3±2.9	1.3±0.4	1.1±0.8
	Апрель	6.8±2.8	1.2±0.2*	1.1±0.4
	Май	8.0±1.9*	3.4±0.9	1.5±0.5
Лето	Июнь	18.7±3.0	3.9±0.9	2.7±0.7
	Июль	16.3±2.4	4.1±1.2	2.1±0.5
	Август	13.8±1.8*	4.9±1.1	1.7±1.0
Осень	Сентябрь	1.4±0.3	2.4±0.7*	2.3±1.4
	Октябрь	1.7±0.1	0.7±0.5	0.8±0.4
	Ноябрь	1.3±0.7	1.2±0.9	1.4±0.5

* — достоверность отличий от данных за последующий месяц.

Возможно, низкий уровень тестостерона у хомячков Кэмпбелла и джунгарского в период активного размножения связан со специфической социальной активностью этих видов.

Известно, что низкий уровень тестостерона характерен для самцов млекопитающих, которые проявляют активную заботу о потомстве, после появления у них детенышей (см. главу 21). Возможно, низкий уровень тестостерона в осенние и зимние месяцы у хомячков Кэмпбелла и джунгарских обусловлен сезоном, а в весенние и летние месяцы продолжает оставаться таковым, благодаря некоторой заботе о потомстве, которую проявляют самцы. Известно также, что преимущественно низкий уровень тестостерона связан с более высоким иммунитетом и устойчивостью к паразитарным заболеваниям, соответственно, более низкие значения этого гормона у эволюционно более молодого вида *Ph. sungorus*, хорошо согласуются с его более широкими адаптивными возможностями.

Полученные результаты демонстрируют принципиальные различия по базовому уровню тестостерона и флуктуации этого гормона в течение года у трех исследуемых видов. Причем особенно резко выделяет-

ся хомячок Роборовского, у которого обнаружены высокий базовый уровень тестостерона и четкая динамика его в течение года. У джунгарского хомячка базовый уровень тестостерона весьма низок, практически отсутствует изменение этого гормона по месяцам. Хомячок Кэмпбелла занимает промежуточное положение, но более близкое к джунгарскому хомячку, нежели к хомячку Роборовского.

По уровню кортизола все три вида, достоверно не различались. Уровень этого гормона для хомячка Роборовского минимален летом (в период максимального уровня размножения и максимального уровня тестостерона), затем к октябрю достоверно повышается, достигает максимальных значений в ноябре (когда размножения практически нет и уровень тестостерона минимален), а затем понижается и практически не меняется с декабря по май (табл. 24.2). Сходная картина характерна и для хомячка Кэмпбелла. Низкий уровень этого гормона отмечают с февраля по июль включительно (в период максимального уровня размножения). В августе наблюдается резкий и достоверный подъем уровня этого гормона у самцов, и затем высокие значения кортизола сохраняются до декабря включительно (когда уровень размножения низкий)

Таблица 24.2. Уровень кортизола у самцов хомячков рода *Phodopus* в течение года ($n=8$ для каждого вида)

Сезон года	Месяц	Уровень кортизола (нг/мл)		
		<i>Ph. roborovskii</i>	<i>Ph. campbelli</i>	<i>Ph. sungorus</i>
Зима	Декабрь	35.4±11.7	70.4±11.6*	65.3±12.2
	Январь	32.1±17.3	39.6±9.9*	48.9±13.2
	Февраль	54.1±15.8	21.9±3.0	40.2±6.1
Весна	Март	30.4±7.8	29.8±7.8	45.2±9.0
	Апрель	43.9±6.9	36.8±8.0	32.3±8.8
	Май	46.9±6.4*	28.1±3.4	29.6±9.4
Лето	Июнь	27.6±6.2	24.7±5.1	43.0±10.3
	Июль	27.6±6.2	29.8±7.2*	42.5±7.5
	Август	36.2±10.8	107.0±13.6*	53.5±7.7
Осень	Сентябрь	25.9±7.6	55.7±13.6*	41.0±11.2
	Октябрь	47.9±6.7*	70.1±20.6	53.7±20.7
	Ноябрь	76.5±14.4*	73.3±16.0	57.4±10.2

* — достоверность отличий от данных за последующий месяц.

(табл. 24.2). В январе происходит падение уровня кортизола, которое становится достоверным к февралю.

У джунгарского хомячка картина изменения уровня кортизола совершенно иная. У самцов этого вида нет флуктуации этого гормона по сезонам, подобно тому, как практически нет флуктуации и в уровне тестостерона (табл. 24.2).

Таким образом, уровень кортизола сходным образом изменяется у хомячков Роборовского и Кэмпбелла и принципиально отличается от таковых у джунгарского хомячка, у которого отсутствуют достоверные изменение уровня кортизола по сезонам года.

24.5. Сезонные особенности поведенческой реакции на запаховые сигналы особей-конспецификов

В главе 13 мы рассматривали роль различных экскретов в распознавании пола и физиологического состояния у представителей рода *Phodopus*, однако там анализировались результаты, полученные только при световом режиме, соответствующем летнему, и температуре 20 ± 2 °C. Известно, что восприятие значимых запаховых сигналов может меняться в течение года в зависимости, например, от гормонального состояния особей-доноров и реципиентов (Zucker et al., 1980; Leonard, Ferkin, 1999), от информационной значимости сигнала и других параметров. Характер ответа на запаховый сигнал может определять особенности взаимоотношений между особями в разные сезоны года. Обычно самцам необходим высокий уровень тестостерона для проявления интереса к запаху самок, и этот же гормон способствует спариванию. И наоборот, низкий уровень тестостерона у сезонно размножающихся животных элиминирует интерес самцов к запаху самок и подавляет половое поведение (Bronson, 1988, 1989).

Следовательно, решение вопроса о том, меняется ли и как, восприятие одних и тех же экскретов в зависимости от сезона года у хомячков рода *Phodopus*, является крайне важным в контексте понимания особенностей хемокоммуникативных взаимоотношений между особями в разные сезоны. Для ответа на поставленный вопрос мы проанализировали поведенческий ответ самцов каждого вида рода на значимые экскреты от самцов- и самок-конспецификов в течение четырех сезонов года.

В работе использован тест, который детально описан в главе 13, и который часто применяют для изучения химической коммуникации

млекопитающих — регистрация продолжительности исследовательской реакции на различные запаховые стимулы (Doty, 1975). Продолжительность исследовательской реакции позволяет оценить степень их воздействия на поведение реципиента, а следовательно, сравнить их биологическую значимость (Суров, 2006).

В экспериментах были использованы половозрелые (в возрасте 6–8 мес. к моменту начала эксперимента) хомячки всех трех видов. Всего протестировано 29 самцов (по 10 самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского и 9 самцов хомячка Роборовского) (Соколов, Феоктистова, 1996, 1998; Feoktistova, Meschersky, 1999). В периоды между экспериментами хомячков содержали парами в клетках размером 40×19×24 см. За двое суток до начала тестирования хомячков рассаживали поодиночке в клетки размером 12×24×13 см. Эксперименты проводили во время максимальной активности зверьков — с 21 до 23 ч. В качестве стимулов зверькам предъявляли мочу, кал и секрет СБЖ, собранные от незнакомых самцов и самок-доноров. Детали техники эксперимента изложены в главе 13, а также опубликованы (Соколов, Феоктистова, 1996, 1998).

В качестве особей-доноров были использовано по 10 взрослых сексуально опытных самцов и 10 взрослых самок каждого вида, причем самки — в состоянии диэструса или метаэструса (что определялось по картине вагинального мазка).

Исследовательская активность хомячков оценивалась по времени обнюхивания и лизания трубочки с запахом. Тест проводили в течение 2 мин, отсчитывая время после того, как хомячок в первый раз подошел к месту предъявления запахов.

Статистическую оценку достоверности различий в продолжительности исследовательской активности проводили с помощью критерия Вилкоксона.

Полученные нами экспериментальные данные представлены в таблицах 24.3–24.5.

Тестируемые самцы хомячка Роборовского достоверно дольше исследовали мочу самок по сравнению с мочой самцов ($P < 0.05$), и в целом интерес к этому экскрету у них во все сезоны года практически одинаково высок (табл. 24.3).

Самцы хомячка Кэмпбелла достоверно дольше исследовали мочу самок по сравнению с мочой самцов во все сезоны ($P < 0.05$), кроме осеннего, причем, наиболее сильный интерес к этому экскрету они проявляли летом (табл. 24.4).

Таблица 24.3. Продолжительность (с) исследования различных экскретов самцами хомячка Роборовского ($n=9$) в разные сезоны года ($X \pm Sx$)

Сезон года	Экскрет					
	моча		кал		СБЖ	
	самца	самки	самца	самки	самца	самки
Лето	7.2±2.6	36.5±4.6**	9.0±1.1	11.5±2.1	14.1±2.8*	5.8±0.9
Осень	9.2±2.5	17.7±2.5*	9.7±1.6	8.0±1.7	12.4±2.8*	7.0±1.8
Зима	3.1±0.4	11.2±2.2*	4.8±1.1	5.8±2.9	6.6±2.5	4.7±1.6
Весна	5.9±2.0	22.5±5.3*	5.9±2.1	7.5±2.7	10.6±2.9*	4.6±2.1

* — достоверность отличий от запаха экскрета особей противоположного пола ($P < 0.05$).

Таблица 24.4. Продолжительность (с) исследования различных экскретов самцами хомячка Кэмпбелла ($n=10$) в разные сезоны года ($X \pm Sx$)

Сезон года	Экскрет					
	моча		кал		СБЖ	
	самца	самки	самца	самки	самца	самки
Лето	13.9±2.4	26.4±5.5*	9.7±2.3	21.7±6.7	10.5±1.9*	5.4±1.3
Осень	5.7±1.2	5.5±1.2	8.1±1.5	13.9±6.2	6.0±1.2	4.9±0.9
Зима	4.4±1.0	11.7±2.3*	11.2±4.0	6.3±1.5	6.8±1.7	4.6±1.3
Весна	8.9±0.9	13.1±1.6*	5.5±0.9	6.6±0.8	8.8±1.2*	5.2±0.6

* — достоверность отличий от запаха экскрета особей противоположного пола ($P < 0.05$).

Подопытные самцы джунгарского хомячка реагировали иначе. Они достоверно дольше исследовали мочу самок по сравнению с мочой самцов только весной и летом ($P < 0.05$) (табл. 24.5).

Что касается запаха секрета СБЖ, то во все сезоны года, кроме зимнего самцы хомячка Роборовского исследовали дольше экскрет особей своего пола ($P < 0.05$) (табл. 24.3). Привлекательность запаха СБЖ особей своего пола наиболее высока для них в летний период.

Хомячки Кэмпбелла также продемонстрировали достоверное предпочтение запаха СБЖ особей своего пола только весной и летом ($P < 0.05$) (табл. 24.4). Осенью и зимой время исследования этого запаха,

Таблица 24.5 Продолжительность (с) исследования различных экскретов самцами джунгарского хомячка ($n=10$) в разные сезоны года ($X \pm Sx$)

Сезон года	Экскрет					
	моча		кал		СБЖ	
	самца	самки	самца	самки	самца	самки
Лето	6.3±1.2	15.5±2.9**	4.9±0.9	8.7±1.6*	9.5±0.9**	4.6±0.3
Осень	4.9±0.8	6.3±1.2	2.8±0.6	5.1±0.9	4.1±1.2	3.1±0.9
Зима	3.9±1.1	8.8±3.1	10.0±2.6	11.9±6.2	20.9±5.0*	8.5±1.7
Весна	5.5±1.6	17.1±4.8*	13.8±1.9	9.3±2.1	11.1±1.9**	4.8±0.8

*, ** — достоверность отличий от запаха экскрета особей противоположного пола ($P < 0.05, 0.01$, соответственно).

полученного от самцов и самок, достоверно не различалось и было непродолжительным. Максимальная привлекательность запаха СБЖ отмечена в летний период.

Джунгарские хомячки реагировали иначе. Они достоверно дольше исследовали запах СБЖ особей своего пола во все сезоны, кроме осеннего, однако длительность исследования была практически вдвое выше зимой, по сравнению с весной и летом (табл. 24.5).

Что касается запаха кала, то самцы хомячка Роборовского и хомячка Кэмпбелла не показывают достоверных половых предпочтений в исследовании этого экскрета во все сезоны года (табл. 24.3; 24.4). Хотя в летний период у самцов хомячка Кэмпбелла и наблюдается тенденция к более длительному исследованию этого запаха от особей противоположного пола, только у самцов джунгарского хомячка эта тенденция становится достоверной в летний период (табл. 24.5). Во все другие сезоны года у джунгарского хомячка также отсутствует предпочтение запаха особей противоположного пола.

Продолжительность исследовательской реакции на запахи позволяет сравнивать их биологическую значимость. Следовательно, у всех трех видов хомячков наиболее значимы запах мочи самок и запах секрета СБЖ самцов, а у джунгарских хомячков в летний период — запах кала самок.

На основании полученных результатов можно предположить, что исследуемые экскреты в зависимости от сезона года играют неоднозначную роль в жизни хомячков рода *Phodopus*.

Экскретом с ведущей ролью во взаимоотношении между полами у всех трех видов является моча самок. Однако если самцы хомячка Роборовского демонстрируют значительный интерес к этому запаху в течение всех исследованных сезонов, то самцы хомячка Кэмпбелла предпочитают запах этого экскрета во все сезоны, кроме осеннего, а джунгарские — только в весенне-летний период.

Другим важным стимулом во взаимоотношениях хомячков всех трех видов является запах секрета СБЖ. Можно предположить его особенную значимость в организации территориальных взаимоотношений, так как самцы привлекаются запахом этого экскрета, полученного от особей-конспецификов. Возможно, именно с помощью этого экскрета самцы поддерживают «запах» собственной территории. Запах чужих особей является одновременно привлекательным и стрессорирующим, вызывающим реакции «перемаркировки» территории своим запахом.

Но если самцы хомячка Роборовского исследуют его дольше во все сезоны, кроме зимнего, то у хомячков Кэмпбелла и джунгарских — несколько иная картина. Первые достоверно дольше исследуют этот запах от особей своего пола только в весенне-летний период, вторые — во все сезоны, кроме осеннего. Подобные различия могут свидетельствовать об особенностях территориальных взаимоотношений у хомячков трех исследуемых видов.

Возможно, у хомячков Роборовского, как и у хомячков Кэмпбелла, проблема территориальных взаимоотношений не стоит остро, так как самцы имеют довольно большие индивидуальные участки и в осенне-зимний период (когда большинство зверей не склонны к размножению), хотя и не впадают в спячку, вероятно, перемещаются по территории гораздо меньше, чем в другие сезоны года. И, напротив, в весенне-летний период территориальные взаимоотношения выступают на передний план, и самцы реагируют на запах СБЖ активно. Некоторые зверьки его боятся, но большинство самцов крайне возбуждаются после обнюхивания секрета СБЖ от особей своего пола, стремятся перемаркировать с помощью своего секрета не только собственную территорию, но и трубочки с источником запаха. Активная роль запаха СБЖ в индуцировании маркировочной активности самцов хомячка Роборовского показана нами и в экспериментах с помещением зверьков на территорию с запахом этого экскрета от особей своего пола (Feoktistova, 1995b).

У джунгарских хомячков запах СБЖ самцов вызывает особенно сильный интерес в зимний период (даже более значительный, чем весной и летом). Так как у этого вида индивидуальные участки самцов

невелики по размерам, возможно, у них территориальные взаимоотношения между особями противоположного пола всегда достаточно актуальны, а в зимний период (перед началом сезона размножения), вероятно, эти отношения выступают на передний план.

Для самцов хомячка Роборовского запах кала не несет функции полового аттрактанта. Наши данные свидетельствуют также о том, что этот запах, вряд ли участвует в регуляции территориальных взаимоотношений, так как вызывает сходный интерес у самцов независимо от того, от особи какого пола этот экскрет получен.

У самцов хомячка Кэмпбелла замечена некоторая тенденция в предпочтении запаха кала особей противоположного пола в летний период.

У джунгарских хомячков летом самцы достоверно предпочитают запах кала самок, по сравнению с аналогичным запахом самцов. Возможно, летом кал становится дополнительным источником информации, связанной с половым предпочтением у особей этого вида.

Итак, биологическая значимость всех исследуемых экскретов в разные сезоны для самцов хомячков рода *Phodopus* безусловно различна.

Более детально разобраться в вопросе роли экскретов у каждого из исследуемых видов можно только непосредственно измерив изменение половых стероидов и глюкокортикоидов в ответ на экспозицию значимых запахов.

24.6. Сезонные особенности гормональных ответов самцов на запаховые сигналы особей-конспецификов

Наличие выраженного исследовательского интереса к определенным запахам свидетельствует об их значимости для особей-реципиентов, однако не отвечает на вопрос о наличии гормонального ответа на эти запахи.

Для самцов млекопитающих сезонные различия в аттрактивности запахов и ответ на них находятся под контролем тестостерона или его метаболитов (Powers et al., 1985; Ferkin et al., 1994).

Как мы уже отмечали в предыдущих главах, представители всех трех видов рода *Phodopus* не придерживаются строгой сезонности в размножении (т.е. они могут приносить выводки даже при самом коротком световом дне и низкой температуре). Следовательно, отношение самцов к биологически значимым экскретам, обеспечивающим размножение, может быть несколько иным, чем у видов с четко выраженной сезонностью. У самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского

уровень тестостерона является низким в течение всего года. Более того, у джунгарских хомячков уровень этого гормона не меняется по сезонам. Указанные особенности могут, в свою очередь, влиять на восприятие самцами биологически значимых экскретов самок.

Действительно, если самцы хомячка Роборовского предпочитают запах мочи диэстральных самок (по сравнению с аналогичным запахом самцов) во все сезоны года, в том числе в осенний и зимний периоды (Соколов, Феоктистова, 1996; Feoktistova, Meschersky, 2005), то самцы хомячка Кэмпбелла предпочитают аналогичный запах самок во все сезоны, кроме осеннего, а самцы джунгарского хомячка – кроме осеннего и зимнего (см. выше).

Важным коммуникативным экскретом у хомячков всех трех видов рода служит секрет СБЖ. Причем для взрослых самцов аттрактивностью обладает секрет СБЖ самцов, а не самок, и у хомячка Роборовского этот интерес сохраняется во все сезоны, кроме зимнего (Соколов, Феоктистова, 1996; Feoktistova, Meschersky, 1999), у джунгарского — во все сезоны кроме осеннего, а у хомячка Кэмпбелла — только в весенне-летний период.

Запах кала особей противоположного пола достоверно более привлекателен для самцов джунгарского хомячка только в летний период.

Таким образом, нами установлено, что в моче и кале диэстральных самок и секрете СБЖ самцов хомячков рода *Phodopus* присутствуют сигналы, вызывающие у самцов более длительную исследовательскую реакцию, по сравнению с аналогичными экскретами от особей противоположного пола, причем только в определенные сезоны года. Однако неизвестно, присутствуют ли в этих же экскретах сигналы, способные вызвать гормональный ответ, обеспечивающий в дальнейшем развитие полного комплекса полового и/или агрессивного поведения.

Мы проанализировали характер изменения уровня гормонов - тестостерона и кортизола в плазме крови самцов хомячков рода *Phodopus* в ответ на экспозицию экскретов самцов и диэстральных самок-конспецификов в разные сезоны года (повышение уровня кортизола в плазме крови тестируемых животных может свидетельствовать о стрессирующей роли исследуемых экскретов).

Условия и место проведения работы были аналогичны указанным в предыдущей части главы и в статьях (Феоктистова, Найдено, 2006, 2007). Всего в этой серии экспериментов участвовало по 8 взрослых сексуально опытных самцов каждого вида.

Следует отметить, что за время эксперимента ни одно животное не погибло, все они были в отличном физическом состоянии и в промежутках между сериями эксперимента и после его окончания успешно спаривались и имели потомство. Сроки проведения экспериментов каждой серии и длина светового дня приведены в таблицах 24.6, 24.7, 24.8.

Во время проведения эксперимента в «домашнюю» клетку тестируемого самца помещали фильтровальную бумагу диаметром 40 мм, на которую дозатором было нанесено 100 мкл исследуемого экскрета. После 30-минутной экспозиции у каждого самца брали 0.4–0.5 мл крови из подъязычной вены. При использовании данной методики (Graevskaya et al., 1986) для получения указанного количества крови

Таблица 24.6. Сроки проведения экспериментов и длина светового дня в периоды проведения экспериментальных серий у хомячка Роборовского

Сезон года	Дата	Экспонируемый экскрет	Длина светового дня (ч:мин)
Лето	9 VII 2004	контроль (вода)	17:10С – 6:50Т*
	22 VII 2004	моча самцов	16:40С – 7:20Т
	29 VII 2004	моча диэстральных самок	16:10С – 7:50Т
	5 VIII 2004	СБЖ самцов	15:45С – 8:15Т
	13 VIII 2004	СБЖ диэстральных самок	15:00С – 9:00Т
Осень	17 X 2004	контроль (вода)	10:00С – 14:00
	24 X 2004	моча диэстральных самок	9:50С – 14:10Т
	31 X 2004	моча самцов	9:00С – 15:00Т
	5 XI 2004	СБЖ диэстральных самок	8:57С – 15:03Т
	9 XI 2004	СБЖ самцов	8:40С – 15:20Т
Зима	29 XII 2004	контроль (вода)	7:00С – 17:00Т
	2 I 2005	моча диэстральных самок	7:10С – 16:50Т
	17 I 2005	моча самцов	7:45С – 16:15Т
	26 I 2005	СБЖ самцов	8:17С – 15:43Т
	30 I 2005	СБЖ диэстральных самок	8:32С – 15:28Т
Весна	10 IV 2005	контроль (вода)	13:48С – 10:12Т
	15 IV 2005	моча диэстральных самок	14:10С – 9:50Т
	25 IV 2005	моча самцов	14:55С – 9:05Т
	6 V 2005	СБЖ диэстральных самок	15:40С – 8:20Т
	11 V 2005	СБЖ самцов	16:00С – 8:00Т

*С — светлый (от восхода до заката солнца), Т — темный период суток.

Таблица 24.7. Сроки проведения экспериментов и длина светового дня в период проведения экспериментальных серий у хомячка Кэмпбелла

Сезон года	Дата	Экспонируемый экскрет	Длина светового дня (ч:мин)
Лето	1 VI 2006	контроль (вода)	17:10С – 6:50Т*
	12 VI 2006	моча самцов	17:26С – 6:34Т
	17 VI 2006	моча диэстральных самок	17:30С – 6:30Т
	22 VI 2006	СБЖ самцов	17:34С – 6:26Т
	26 VI 2006	СБЖ диэстральных самок	17:32С – 6:28Т
Осень	10 X 2007	контроль (вода)	10:50С – 13:10Т
	26 X 2007	моча диэстральных самок	9:50С – 14:10Т
	20 X 2007	моча самцов	9:00С – 15:00Т
	24 X 2007	СБЖ диэстральных самок	8:57С – 15:03Т
	27 X 2007	СБЖ самцов	8:40С – 15:20Т
Зима	2 I 2007	контроль (вода)	7:00С – 17:00Т
	22 I 2007	моча диэстральных самок	7:10С – 16:50Т
	13 I 2007	моча самцов	7:45С – 16:15Т
	7 I 2007	СБЖ самцов	8:17С – 15:43Т
	17 I 2007	СБЖ диэстральных самок	8:32С – 15:28Т
Весна	6 IV 2007	контроль (вода)	13:48С – 10:12Т
	23 IV 2007	моча диэстральных самок	14:10С – 9:50Т
	13 IV 2007	моча самцов	14:55С – 9:05Т
	16 IV 2007	СБЖ диэстральных самок	15:40С – 8:20Т
	10 IV 2007	СБЖ самцов	16:00С – 8:00Т

требовалось не более 30 с, что позволяет оценивать уровень кортизола как базовый. После забора крови животные обычно находятся в хорошем состоянии, могут сразу проявлять активность и принимать пищу.

Кровь, собранную в гепаринизированные капилляры (Fisherbrand), переносили в одноразовые пробирки и центрифугировали 20 мин при 6000 об/мин. Плазму переносили автоматической пипеткой в новую одноразовую пробирку, замораживали и хранили при – 18 °С. Концентрацию тестостерона и кортизола определяли методом иммуноферментного анализа на твердых полистироловых пластинках с использованием наборов реагентов ИФА-тестостерон и ИФА-кортизол компании «Иммунотех» (Москва). Перекрестная реакция антител к тестостерону с другими стероидами составила 9% для 5-дигидротестостерона, 1% — для 11-гидрокситестостерона, 1% — для 5-андростан-

Таблица 24.8. Сроки проведения экспериментов и длина светового дня в периоды проведения экспериментальных серий у джунгарского хомячка

Сезон года	Дата	Экспонируемый экскрет	Длина светового дня (ч:мин)
Лето	3 VI 2006	контроль (вода)	17:12С – 6:48Т
	9 VI 2006	моча диэстральных самок	17:23С – 6:37Т
	17 VI 2006	моча самцов	17:31С – 6:29Т
	22 VI 2006	СБЖ самцов	17:33С – 6:27Т
	26 VI 2006	СБЖ диэстральных самок	17:31С – 6:29Т
Осень	17 X 2004	контроль (вода)	10:23С – 13:37Т
	24 X 2004	моча диэстральных самок	9:51С – 14:09Т
	31 X 2004	моча самцов	9:22С – 14:38Т
	5 XI 2004	СБЖ диэстральных самок	9:00С – 15:00Т
	8 XI 2004	СБЖ самцов	8:48С – 15:12Т
Зима	29 XII 2004	контроль (вода)	7:00С – 17:00Т
	2 I 2005	моча диэстральных самок	7:10С – 16:50Т
	17 I 2005	моча самцов	7:45С – 16:15Т
	27 I 2005	СБЖ самцов	8:17С – 15:43Т
	3 II 2005	СБЖ диэстральных самок	8:32С – 15:28Т
Весна	10 IV 2005	контроль (вода)	13:48С – 10:12Т
	15 IV 2005	моча диэстральных самок	14:10С – 9:50Т
	25 IV 2005	моча самцов	14:55С – 9:05Т
	6 V 2005	СБЖ диэстральных самок	15:40С – 8:20Т
	11 V 2005	СБЖ самцов	16:00С – 8:00Т

3.17-диола, для всех остальных протестированных стероидов — менее 0.1%. Перекрестная реакция антител к кортизолу составила 6% для преднизолона, 0.9% — для 11-дезоксикортизола, 0.6% — для кортикостерона и менее 0.1% — для остальных стероидов. Все измерения проводили в парных вариантах для определения коэффициента вариации.

Всего было проанализировано 480 образцов крови. Экспозицию экскретов проводили в одни и те же часы — с 8.30 до 9.30. В один день всем животным-реципиентам предъявляли только один экскрет или воду (контрольная экспозиция). Экскреты собирали в течение суток перед предъявлением и использовали свежими. Образцы всех экскретов получали не менее чем от двух особей-доноров в целях сведения к минимуму влияния индивидуальных характеристик.

Статистическую обработку результатов проводили с использованием пакета программ Statistica для Windows 4.3 (StatsSoft, Inc. 1993). Статистическую достоверность различий в уровне гормональных ответов оценивали с помощью критерия Вилкоксона (Wilcoxon match pairs test).

Полученные результаты для хомячка Роборовского приведены в таблицах 24.9 и 24.10, для хомячка Кэмпбелла в таблицах 24.11, 24.12, и для джунгарского хомячка в таблицах 24.13, 24.14.

Средний фоновый («контроль») уровень тестостерона в крови самцов хомячка Роборовского в осенний период оказался ниже, чем в другие сезоны (за исключением одной особи, у которой фоновое значение тестостерона составляло 5.6 нг/мл). Уровень тестостерона оста-

Таблица 24.9. Средние значения ($X \pm Sx$) уровня тестостерона в плазме крови самцов хомячка Роборовского в контроле (экспозиция воды, фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года (нг/мл)

Сезон года	Контроль	Моча		СБЖ	
		самок	самцов	самок	самцов
Осень	1.1±0.7*	1.5±0.8	1.5±0.4	1.3±0.7	0.8±0.1
Зима	4.1±1.8	5.7±2.4	8.2±2.3	7.7±1.5**	9.2±3.2
Весна	3.4±1.4	13.1±2.9**	1.9±0.4	11.3±2.4**	5.0±2.1
Лето	5.6±1.7	15.8±3.0**	8.5±2.3	5.1±1.6	7.4±2.1

* — $P < 0.05$ по сравнению с летом, ** — $P < 0.05$ по сравнению с контролем.

Таблица 24.10. Средние значения ($X \pm Sx$) уровня кортизола в плазме крови самцов хомячка Роборовского в контроле (фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года (нг/мл)

Сезон года	Контроль	Моча		СБЖ	
		самок	самцов	самок	самцов
Осень	47.9±6.7	82.4±12.9	101.2±23.2	76.6±14.4	85.1±26.2
Зима	35.4±11.7	32.1±17.3	84.3±31.5	63.8±18.5	69.3±30.3
Весна	43.9±6.9	108.8±26.1*	55.7±10.9	46.9±6.4	106.5±31.8
Лето	27.6±6.2	58.4±18.0	48.9±11.8	67.8±22.1	63.1±7.89*

* — $p < 0.05$ по сравнению с контролем.

Таблица 24.11. Средние значения ($X \pm Sx$) уровня тестостерона в плазме крови самцов хомячка Кэмпбелла в контроле (экспозиция воды, фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года (нг/мл)

Сезон года	Контроль	Моча		СБЖ	
		самок	самцов	самок	самцов
Осень	1.7±0.5	3.1±1.3	3.5±1.3	1.9±0.6	1.4±0.3
Зима	2.3±0.6	3.5±0.7	2.0±0.5	1.4±0.2	2.5±0.5
Весна	3.7±1.1	3.4±1.0	3.0±0.9	2.9±0.8	2.9±0.8
Лето	3.9±0.9	8.4±2.1*	3.0±1.0	2.4±0.9	3.9±0.9

* — $P < 0.05$ по сравнению с контролем.

Таблица 24.12. Средние значения ($X \pm Sx$) уровня кортизола в плазме крови самцов хомячка Кэмпбелла в контроле (фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года (нг/мл)

Сезон года	Контроль	Моча		СБЖ	
		самок	самцов	самок	самцов
Осень	51.0±16.4	40.4±8.1	53.7±21.7	51.2±12.8	36.7±3.9
Зима	51.5±16.4	21.5±6.6*	31.2±9.3	22.1±4.2*	37.1±9.0
Весна	19.7±6.4	29.4±8.2	33.8±6.1	33.8±10.4	28.0±7.9
Лето	26.0±5.8	33.5±4.7	82.3±30.9*	41.5±6.6	42.1±10.3

* — $P < 0.05$ по сравнению с контролем.

вался низким и после экспозиции мочи и секрета СБЖ самцов и самок своего вида. У особи с высоким фоновым уровнем тестостерона в ответ на экспозицию какого-либо из предъявляемых экскретов его подъема также не наблюдалось.

У самцов двух других видов (табл. 24.11; 24.13) средний базовый уровень тестостерона в осенний период был столь же низким, как и у самцов хомячка Роборовского. Не наблюдалось у них подъема этого гормона и на экспозицию какого-либо из предъявляемых экскретов.

Зимой средний фоновый уровень тестостерона у самцов хомячка Роборовского был выше, чем осенью, хотя обнаруженные отличия ста-

Таблица 24.13. Средние значения ($\bar{x} \pm Sx$) уровня тестостерона в плазме крови самцов джунгарского хомячка в контроле (экспозиция воды, фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года (нг/мл)

Сезон года	Контроль	Моча		СБЖ	
		самок	самцов	самок	самцов
Осень	2.4±1.6	1.2±0.5	3.2±2.6	2.1±0.9	2.5±1.6
Зима	0.8±0.1	1.1±0.2	0.6±0.1	0.5±0.09	0.4±0.1
Весна	1.1±0.3	4.0±1.0**	1.5±0.7	1.9±0.6	4.7±2.1
Лето	2.7±0.7	2.5±0.7	0.8±0.1*	2.6±1.6	3.7±1.2

*/** — $P < 0,01 / 0,05$ по сравнению с контролем.

Таблица 24.14 Средние значения ($\bar{x} \pm Sx$) уровня кортизола в плазме крови самцов джунгарского хомячка в контроле (фоновый уровень) и в ответ на экспозицию запахов естественных экскретов в разные сезоны года (нг/мл)

Сезон года	Контроль	Моча		СБЖ	
		самок	самцов	самок	самцов
Осень	36.6±8.6	71.1±27.2	29.8±12.4	44.9±14.7	39.4±12.5
Зима	22.3±9.2	41.9±15.5	54.4±22.6	55.9±14.4	71.9±32.0
Весна	29.3±6.9	111.1±19.9**	62.8±16.4	74.6±18.2*	205.4±49.7**
Лето	43.0±10.3	33.5±4.7	29.4±3.5	46.8±7.1	53.2±12.8

*/** — $P < 0.01/0.05$ по сравнению с контролем.

статистически не достоверны. Уже у двух самцов из восьми, т.е. у 25%, наблюдались повышенные уровни этого гормона (7.3 и 13.7 нг/мл) в плазме крови, отмеченные в ответ на экспозицию практически всех исследуемых экскретов, однако лишь в одном случае — при предъявлении запаха секрета СБЖ самок — это повышение было оценено как статистически достоверное (табл. 24.9).

У двух других видов рода также не обнаруживается статистически достоверного подъема фоновый уровень тестостерона зимой по сравнению с осенью. Анализ результатов, полученных при экспозиции значимых экскретов от самцов и самок своего вида, свидетельствует об отсутствии достоверного повышения уровня тестостерона на них (табл. 24.11, 24.13).

Весной, у хомячков Роборовского средний фоновый уровень тестостерона достоверно не отличался от зимнего, однако повышенные значения (8.8, 6.7, 6.7 нг/мл) наблюдались уже у трех (37.5%) животных из восьми. При этом у самцов повышение уровня тестостерона на экспозицию как секрета СБЖ, так и запаха мочи диэстральных самок было достоверным (табл. 24.9).

У самцов хомячка Кэмпбелла в весенний период средний фоновый уровень тестостерона достоверно не отличался от зимнего. Экспозиция ни одного из исследуемых экскретов не приводила к достоверному повышению уровня этого гормона в плазме крови у исследуемых самцов (табл. 24.11).

У самцов джунгарского хомячка, также как и у самцов хомячка Кэмпбелла, в весенний период не отмечалось достоверного возрастания среднего фонового уровня тестостерона, однако, экспозиция мочи диэстральных самок приводила к достоверному повышению уровня тестостерона у тестируемых самцов (табл. 24.13).

Летом у самцов хомячка Роборовского наблюдался подъем фонового уровня тестостерона, хотя отличия от весеннего периода не были статистически достоверными. Экспозиция мочи диэстральных самок продолжала вызывать достоверное повышение уровня тестостерона у подопытных самцов, однако экспозиция остальных экскретов (мочи самцов, СБЖ самцов и диэстральных самок) к подобному изменению уровня тестостерона не приводила (табл. 24.9).

У самцов хомячка Кэмпбелла базовый уровень тестостерона несколько возрастал в летний период. И у этого вида было отмечено достоверное возрастание уровня тестостерона в ответ на экспозицию мочи диэстральных самок (таб. 24.11). У самцов джунгарского хомячка аналогичной картины отмечено не было. Ни один из исследуемых экскретов в летний период не вызывал у самцов этого вида повышения уровня тестостерона (табл. 24.13).

Уровень кортизола у отдельных самцов хомячка Роборовского при экспозиции разных экскретов во все сезоны года различались (табл. 24.10). Обычно наблюдалось увеличение среднего уровня этого гормона в плазме крови в 1.1–2.5 раза, хотя вследствие значительных индивидуальных вариаций это повышение очень редко могло быть оценено как статистически достоверное. Только в ответ на экспозицию мочи диэстральных самок в весенний период и экспозицию секрета СБЖ самцов летом отличия были статистически достоверными (табл. 24.10).

Фоновый уровень кортизола у самцов хомячка Кэмпбелла изменялся в течение года следующим образом: к весне он достоверно снижался, оставался на низком уровне в летние месяцы и достоверно повышался к осени (табл. 24.12). Что касается гормонального ответа на экспозицию исследуемых экскретов, то достоверное повышение уровня кортизола у самцов хомячка Кэмпбелла отмечалось только летом и только в ответ на экспозицию мочи самцов. В другие сезоны года аналогичных изменений отмечено не было. Более того, в зимний период самцы хомячка Кэмпбелла реагировали достоверным снижением уровня кортизола в ответ на экспозицию экскретов самок (табл. 24.12).

Фоновый уровень кортизола у самцов джунгарского хомячка достоверно не изменялся в течение года. У самцов этого вида регистрировалось достоверное возрастание уровня кортизола только весной на мочу самцов и самок своего вида, а также на запах секрета СБЖ самок. В другие сезоны аналогичных изменений отмечено не было (табл. 24.14).

Результаты проведенных экспериментов свидетельствуют о том, что самцы всех трех видов демонстрируют разный гормональный ответ на экспозицию биологически значимых экскретов особей-конспецификов в разные сезоны года. Если в осеннее время ни один из исследуемых сигналов не вызывает повышения у тестируемых самцов уровня тестостерона, то уже в зимний период запах секрета СБЖ диэстральных самок приводит к достоверному подъему этого гормона у самцов-реципиентов хомячка Роборовского. Весной, достоверно более высокий уровень тестостерона уже фиксируется у хомячков Роборовского как в ответ на экспозицию запаха секрета СБЖ, так и мочи диэстральных самок. Запах мочи диэстральных самок вызывает повышение уровня тестостерона и у самцов джунгарского хомячка. Летом только запах мочи диэстральных самок вызывает достоверное повышение уровня тестостерона как у самцов хомячка Роборовского, так и у самцов хомячка Кэмпбелла (но не у джунгарских).

Полученные нами данные позволяют предположить, что химические сигналы, способные вызвать у самцов достоверный подъем уровня тестостерона, присутствуют в экскретах (моче и секрете СБЖ) только у самок хомячка Роборовского и только в моче у хомячков Кэмпбелла и джунгарских.

В осенний период как в моче, так и в секрете СБЖ большинства самок хомячка Роборовского сигналы, вызывающие у самцов гормональный ответ, отсутствуют. У двух других видов аналогичные сигналы также не найдены в моче. Однако, некоторые самки все-таки сохра-

няют способность продуцировать значимые для самцов сигналы, так как, хотя и редко, выводки в этот период у хомячков всех трех видов регистрируются (Feoktistova, Meschersky, 2005; Феоктистова, Найденко, 2006, 2007).

В зимний период химические сигналы, вызывающие достоверное повышение уровня тестостерона в плазме крови самцов, уже устойчиво присутствуют в секрете СБЖ диэстральных самок хомячка Роборовского. Вероятно, в это время именно секрет СБЖ лучше, чем моча, сохраняется на субстрате, так как имеет жировую основу. Следовательно, находящаяся в нем информация с большим успехом может достигать особей-получателей (т.е. самцов), подготавливая их к продуктивным встречам с самками, как это и было показано ранее (Соколов, Феоктистова 1996; Feoktistova, Meschersky, 2005). Однако, у двух других видов аналогичной картины не наблюдается и сигналы, способные вызвать гормональный ответ у самцов, продолжают отсутствовать в моче диэстральных самок.

Весна характеризуется ярким всплеском размножения у хомячков всех трех видов (Соколов, Феоктистова 1996, 1998; Feoktistova, Meschersky, 1999, 2005). У хомячка Роборовского в это время года сигналы, вызывающие гормональный ответ у самцов, присутствуют как в секрете СБЖ, так и в большей степени, в моче самок, дублируя и дополняя друг друга и обеспечивая наибольший успех отношений между особями разного пола. У джунгарских хомячков (но не у хомячков Кэмпбелла) весной в моче диэстральных самок появляются сигналы, способные вызвать гормональный ответ у самцов. В летний период эти сигналы остаются только в моче, исчезая из секрета СБЖ самок хомячка Роборовского, и появляются в моче диэстральных самок хомячка Кэмпбелла, исчезая у джунгарских.

Наблюдаемая тенденция повышения уровня кортизола в плазме крови подопытных самцов хомячка Роборовского в ответ на запаховые сигналы большинства исследуемых экскретов во все сезоны года, скорее всего, свидетельствует об общей высокой эмоциональности и достаточно высокой стрессуемости самцов данного вида, что подтверждает полученные нами ранее данные о поведенческих особенностях хомячка Роборовского (Феоктистова, Мещерский, 2003), а также подтверждается отсутствием аналогичной картины у двух других видов. Так, у сходного по эмоциональности с хомячком Роборовского джунгарского хомячка наблюдается тенденция к повышению уровня кортизола в плазме крови самцов в ответ на запаховые сигналы большинства

исследуемых экскретов зимой. Эта тенденция становится достоверной весной в ответ на экспозицию запаха мочи самок и секрета СБЖ самцов, что также свидетельствует о том, что запаховая информация, оставляемая особями разных полов в весенний период весьма значима и вызывает сильную эмоциональную реакцию. У наименее эмоционального вида из трех в роде *Phodopus*, хомячка Кэмпбелла, достоверное возрастание уровня кортизола отмечается только в летний период и только на мочу самцов своего вида.

Интересно, что гормональный ответ джунгарских и хомячков Кэмпбелла на экскреты конспецификов сильно отличается от такового, известного для родственного ему вида — хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) (Феоктистова, Найдено, 2006), что может свидетельствовать как о разной социальной организации двух данных видов, так и о разной значимости и роли исследуемых экскретов у разных видов. Так, у хомячков Роборовского половыми аттрактантами являются как запах мочи, так и запах СБЖ самок. А запах СБЖ самцов вызывает повышенный уровень кортизола в плазме крови. Тогда как у самцов хомячков Кэмпбелла и джунгарского запах секрета СБЖ самок не участвует в организации взаимоотношений между полами. В то же время, запах СБЖ самцов-конспецификов является стрессирующим для тестируемых самцов этого вида только в весенний период (в период начала активного размножения и, вероятно, разделения территории). У самцов хомячка Кэмпбелла аналогичную реакцию мы наблюдаем только на запах мочи самцов и только летом.

Следовательно, можно сделать вывод, что у эволюционно более молодых видов, каковыми являются хомячки Кэмпбелла и джунгарский, произошло сокращение числа используемых экскретов, в частности, в организации взаимоотношений между полами. Основная нагрузка у этих видов стала приходится на мочу (к которой, вероятно, примешивается и вагинальный секрет). Возможно, подобное сокращение источников информативно-значимых сигналов определенной модальности вполне может быть обусловлено сокращением энергетических затрат на их выработку.

Что же касается стрессорной реакции на различные запахи, то она вполне соответствует (и вероятно и определяется) уровнем эмоциональности каждого из исследуемых видов, т.е. она максимальна у самцов хомячка Роборовского и минимальна — у хомячков Кэмпбелла.

Заключение

В течение долгого времени хомяков п/сем. *Cricetinae* считали группой регрессивной, вымирающей, вытесненной с большей части их ареала более прогрессивными и процветающими полевыми и песчанками (Воронцов, 1957, 1960, 1982). Однако, полученные и представленные в монографии данные по уровню генетического разнообразия, скорости протекания микроэволюционных процессов, происходящих в базовой группе подсемейства *Cricetinae* в роде *Phodopus*, позволяют усомниться в том, что данная группа находится в состоянии биологического регресса и является вымирающей. Анализ адаптивных возможностей представителей этой группы скорее свидетельствует об обратном — о высоких адаптивных возможностях, характерных для этой группы, причем часто спектр таковых даже шире, чем у прогрессивных групп полевок и песчанок, на которых в основном и рассматриваются характерные адаптации грызунов (Башенина, 1977).

Как показали наши исследования, проведенные с помощью методов молекулярно-генетического анализа на значительных выборках из всех трех видов хомячков рода *Phodopus* с территории, характеризующей большую часть ареала, уровень гаплотипического и нуклеотидного разнообразия максимален у хомячка Кэмпбелла и минимален у наиболее эволюционно молодого джунгарского хомячка, а хомячок Роборовского занимает промежуточное положение. Даже у джунгарского хомячка уровень гаплотипического и нуклеотидного разнообразия выше, чем у некоторых видов полевок, в частности, у рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) (по cyt b), что говорит о том, что последние являются молодыми видами и прошли через «бутылочное» горлышко, потеряв значительную часть своего генетического разнообразия (Абрамсон, Родченкова, 2007). Этого нельзя сказать о хомячках рода *Phodopus*, которые обладают высоким генетическим разнообразием по селективно нейтральным признакам.

Что касается темпов эволюции, то молекулярно-генетический анализ позволяет определить время расхождения предковых форм хомячков Роборовского и предковых форм хомячков Кэмпбелла и джунгарских — около 5 млн лет, в то время как расхождение двух последних вероятно произошло около 1 млн — 800 тыс. лет (Neumann et al., 2006).

В настоящее время в пределах вида хомячка Роборовского (на исследованной части его ареала) никаких обособленных группировок не выделяется, хотя это не указывает на отсутствие микроэволюционных

процессов у данного вида. При этом вся проанализированная часть современного ареала *Ph. roborovskii* была заселена, по нашим оценкам, на протяжении 630–500 тыс. лет представителями одной или нескольких близких популяций. Возможно, популяции из южной части этого ареала, в пределах которой происходило эволюционное становление вида, характеризуются существенно большим генетическим разнообразием.

Следующим эволюционным событием, оставившим след в генетическом разнообразии изучаемых нами видов, явилось достаточно быстрое разделение предковых форм ныне живущих *Ph. campbelli* на три группы. Примерно 460–580 тыс. лет назад произошло отделение от общего предкового ствола «Восточной» группы, а чуть позже (420–340 тыс. лет назад) разделение «Западной» и «Кош-Агачской» гаплогрупп хомячка Кэмпбелла. Начиная с последней четверти эволюционной истории рода, происходит обособление джунгарских хомячков Минусинской котловины (300–230 тыс. лет назад), и несколько позже (200–170 тыс. лет назад) разделение *Ph. sungorus* на территории основной части современного ареала на две клады — «Северную» и «Южную». Несколько раньше (240–190 тыс. лет назад), судя по величине дистанций, началась изоляция от «Западной» группы *Ph. campbelli* хомячков, обитающих ныне в Читинской области.

Близость величин генетических дистанций (и, соответственно, временных интервалов) в трех последних случаях позволяет допустить, что эти события осуществлялись под влиянием единого ландшафтообразующего события, например, облесения горных районов, затронувшего как южные, так и северные склоны массивов, отделяющих Сибирь от равнин Центральной Азии.

В настоящее время мы имеем в пределах двух видов рода *Phodopus* — хомячка Кэмпбелла и джунгарского — три исторически обособленные линии, две из которых ныне образуют единые популяции, а третья остается относительно изолированной за счет географических барьеров (см. главу 5).

Известно, что одной из ярких особенностей биологической эволюции является ее нелинейный характер. Микроэволюционные процессы часто проявляют себя в виде резкого скачка, происходящего после разрушения популяционной системы (например, в результате ландшафтообразующего события) (Алтухов, 2003; Артамонов, Махров, 2007 и др.).

Хомячки рода *Phodopus* являются очень удобной моделью, демонстрирующей ускорение протекания микроэволюционных процессов после раз-

рушения популяционной системы. У этой группы обнаруживаются микроэволюционные «скачки», приведшие к образованию видов (*Ph. campbelli* и *Ph. sungorus*) и генетически обособленных групп внутри этих видов.

Итак, уровень генетического разнообразия и темпы микроэволюционных процессов в пределах каждого из исследуемых видов хомячков рода *Phodopus*, сопоставимые с событиями, происходящими, например, у ряда видов песчанок (в частности, у большой песчанки *Rhombomys opimus*, Nung et al., 2007), поддерживают гипотезу об отсутствии регресса и замедления темпов эволюции у изучаемых видов п/сем. Cricetinae.

Анализ адаптивных возможностей видов исследуемого рода подтверждает выдвинутую гипотезу.

Как подчеркивала Н.В. Башенина (1977), основные адаптации у грызунов формируются в связи со следующими факторами: климатом, существованием в приземном ярусе и прессом хищников.

Хомячки рода *Phodopus* демонстрируют целый спектр ярко выраженных адаптаций, связанных с поддержанием гомеостаза при существовании в условиях засушливых степей, полупустынь и даже пустынь экстрааридного характера. Это, прежде всего, наличие выраженных адаптаций к дефициту доступной влаги. Специфика группы заключается в относительно низком уровне водного обмена в условиях неограниченного доступа к воде и наличии высокоэффективного, функционирующего даже при отсутствии дефицита влаги концентрирующего механизма почек (в то же время хомячки не способны поддерживать неотрицательный водный баланс при полном отсутствии источников воды или влажной пищи). Потребление значительных количеств белкового азота свидетельствует, что в естественных условиях важную роль в поддержании водного баланса играет животная пища (насекомые), что хорошо согласуется и с отмеченными особенностями водного обмена (см. главы 14 и 15).

Среди трех видов рода наиболее устойчивым к дефициту влаги является хомячок Роборовского, заселяющий в естественных условиях наиболее засушливые территории. Для него характерна наименьшая среди трех видов величина отношения водного и энергетического баланса при свободном доступе к воде и редукция способности выводить избыток жидкости, что говорит о значительной степени специализации этого вида. Характер его терморегуляторных процессов позволяет предположить достаточно широкий спектр адаптивных возможностей, на активизацию которых, однако, требуется время, видимо, сопоставимое со временем сезонных изменений в естественных условиях.

Джунгарские хомячки, также отличающиеся высокой устойчивостью к дегидратации и высокими концентрирующими способностями почек, одновременно справляются с выведением избытка жидкости на уровне влаголюбивых форм. Они способны поддерживать тепловой баланс в наиболее широком диапазоне внешних температур (от -50°C до $+36^{\circ}\text{C}$ и выше) при наличии источника свободной влаги, тратят меньше воды на предотвращение перегрева и потребляют в этих условиях меньше белкового азота. В целом, физиологические адаптации джунгарского хомячка соответствуют его современному обитанию на наименее засушливых территориях, но ряд особенностей показывает, что в своей недавней эволюционной истории этот вид, вероятно, сталкивался с условиями высокой аридности. В настоящее время этот, наиболее эволюционно молодой вид рода (см. главу 5) отличается и наибольшими адаптивными возможностями.

Хомячки Кэмпбелла, обитающие в северо-западной части ареала (Тува), обладают более узким адаптивным спектром, чем джунгарские хомячки, но и специализированы меньше, чем хомячки Роборовского. Возможно, присущие им особенности более близки к таковым у исходной, предковой для *Ph. sungorus* и *Ph. campbelli* (может быть и для рода в целом) форме, постепенно приспосабливавшейся к обитанию на все более засушливых территориях.

Для представителей этого рода также характерен комплекс адаптаций, связанных с питанием. Следует отметить, что у представителей всех палеарктических хомячков присутствует особая структура — защечные мешки. Приобретение всеми Cricetinae защечных мешков является яркой адаптацией к обитанию в открытых биотопах засушливых районов земного шара с резкими колебаниями кормовых условий по сезонам. Запасание кормов, непосредственно связанное со степенью развития защечных мешков, ведет к меньшей зависимости палеарктических хомячков от неблагоприятных условий среды.

У хомячков рода *Phodopus* защечные мешки отлично развиты и активно используются как для сбора корма, так и для переноса различных материалов при строительстве гнезда.

Мохноногие хомячки характеризуются как виды со смешанным типом питания. Однако у хомячка Роборовского более значительную роль в питании (чем у двух других видов рода), играют животные корма, в то время, как для джунгарских хомячков отмечено потребление зеленых частей растений. Наличие защечных мешков позволяет им делать запасы и находиться на поверхности ограниченное время, собирая корм

в основном в темное время суток. Это помогает им избегать высокого уровня солнечной радиации в летний период (которая для них губительна). Кроме того, ночной образ жизни позволяет снизить риск встреч с рядом хищников.

Еще одной адаптацией, входящей в обширный комплекс морфо-экологических приспособлений, связанных с питанием, служит присутствие у двух наиболее эволюционно молодых видов рода *Phodopus* своеобразных кожных структур в углах рта (дополнительных мешочков), секрет которых, попадая в пищу, собираемую и потребляемую хомячками, участвует в оптимизации процессов пищеварения. Этот секрет богат специфической микрофлорой, незаменимыми аминокислотами, витаминами группы В и обладает выраженной ферментативной активностью (Феоктистова, 1994; Соколов и др., 1995; Соколов, Феоктистова, Нестерова, 1996; Феоктистова, Ушакова, Мещерский, 2004). Подобная структура не встречается у других представителей подсемейства Cricetinae.

Хомячки рода *Phodopus* проявляют целый ряд специфических адаптаций к переживанию неблагоприятных условий осенне-зимнего периода. Наиболее ярко эти адаптации выражены у джунгарских хомячков. Именно этот вид, как показал целый ряд исследователей (см. главу 24), отличаются резкой сменой окраски с темной (летней), на практически белую (зимнюю). Фотопериодическое воздействие распространяется на изменения массы тела и гонад, размеров и активности специфических кожных желез, частоту впадения в торпор, потребление пищи, а так же на несократительный термогенез и общую способность к повышению теплопродукции. Фактически все физиологические, морфологические и поведенческие особенности хомячков в большей или меньшей степени подвержены сезонным изменениям.

Что касается двух других видов рода, хомячков Роборовского и Кэмпбелла, то благодаря нашим исследованиям удалось показать, что эти виды, так же как и джунгарские хомячки, способны вести активный образ жизни зимой, демонстрируют адаптивное снижение массы тела в осенний период, изменения в структуре и цвете шерстного покрова. Для всех трех видов в осенне-зимний период характерно снижение чувствительности к запахам значимых экскретов особей противоположного пола.

Вместе с тем, отдельные особи (как самцы, так и самки) у всех трех видов рода фоторефрактерны и способны поддерживать относительно высокий уровень половых гормонов (достаточный для осуществления спаривания) в осенне-зимний период. Такие особи могут размножаться

и благополучно выращивать потомство в зимний период, что также весьма адаптивно в нестабильных климатических условиях. Последняя особенность входит в комплекс наиболее важных приспособлений, характерных для грызунов, — адаптаций, направленных на максимальный потенциал воспроизводства.

Эволюционисты и экологи считают высокую плодовитость животных результатом высокой смертности при любом уровне адаптированности (Дарвин, 1937; Эльтон, 1942, 1966; А.Н. Северцов, 1934, 1939, 1945; С.А. Северцов 1941; Шмальгаузен, 1968; Башенина, 1977 и др.).

Однако если целый ряд грызунов характеризуется эфемерным типом динамики численности с резкими колебаниями по сезонам и годам, то для представителей п/сем. *Cricetinae* (и, в частности, рода *Phodopus*) характерен стабильный тип динамики численности, без резких колебаний, который также как и «эфемерный» тип можно рассматривать как еще один путь эволюции в сторону высокого биотического потенциала при существовании в суровых климатических условиях и под непосредственным воздействием хищников.

Существует целый ряд адаптивных комплексов, обеспечивающих осуществление потенциала воспроизводства, важнейший из которых — ускорение онтогенеза, особенно его ранних стадий. Для хомячков п/сем. *Cricetinae* характерна самая короткая беременность среди плацентарных млекопитающих — 16 дней (для *Mesocricetus auratus*), а для представителей рода *Phodopus* — 18 дней, и очень быстрые сроки развития. Фактически к 18 дню постнатального онтогенеза хомячки рода *Phodopus* становятся самостоятельными (мать их часто покидает, для того чтобы принести следующий выводок).

Важным адаптивным путем ускорения цикла воспроизводства служит раннее половое созревание, конкретные сроки которого обусловлены сезоном, когда детеныши появились на свет. Как продемонстрировано нами (см. главу 24), детеныши весенних выводков созревают раньше, чем из осенних, и сами способны приступить к размножению в весенне-летний период.

Еще одной яркой адаптацией, обеспечивающей максимальный потенциал воспроизводства и существование в суровых климатических условиях, является наличие у ряда представителей п/сем. *Cricetinae* послеродового эструса (состояние рецептивности), т.е. самка способна зачать новый выводок сразу после родов.

Как мы уже отмечали выше, адаптивной особенностью, характерной для представителей рода *Phodopus*, является способность некото-

рых особей размножаться даже в осенне-зимний период, что важно для животных, обитающих в условиях с резко континентальным климатом. Эта адаптация может быть значимой и в изменяющихся климатических условиях.

Вообще, для представителей рода *Phodopus* характерно наличие целого ряда важных преадаптаций, способствующих выживанию в изменяющихся условиях. Например, преадаптации к существованию в группе. В отличие от большинства других представителей подсемейства, два наиболее эволюционно молодых вида рода (хомячок Кэмпбелла и джунгарский) могут прекрасно жить в условиях вивария, легко переносят совместное размещение с несколькими сородичами, хотя в природе ведут одиночный образ жизни. Гормональные особенности этих видов могут обеспечить помощь самцов в выращивании потомства (что довольно редко встречается в животном мире).

Казалось бы неизбежным следствием высокого биотического потенциала и ускорения развития является усложнение возрастной структуры популяции, которое обуславливает возникновение сложных внутривидовых взаимоотношений; стрессорное воздействие доминантов при высокой плотности популяции; усиление внутривидовой конкуренции и, как следствие, торможение размножения (Башенина, 1977). И это действительно происходит у большого числа видов грызунов, но не характерно для представителей п/сем. *Sticetinae*, ведущих одиночный образ жизни. Важной адаптацией особей при одиночном существовании является их способность к восприятию информации через обонятельные сигналы. Таким путем хомячки получают информацию о половых партнерах, их физиологическом состоянии, индивидуальных характеристиках особей. В качестве источников обонятельных сигналов используются естественные экскреты (моча, кал, вагинальный секрет, секреты специфических кожных желез). По нашим данным, роль естественных экскретов и их значимость для особей-реципиентов изменяется в зависимости от сезона года (см. главу 24).

Важной адаптацией, позволяющей представителям рода *Phodopus* выживать, является приспособление к присутствию хищников (или их запахам). Мохноногие хомячки способны жить в норах в непосредственной близости от хищников и привыкают к запаху хищников. Так, нами показано, что у взрослых самцов джунгарского хомячка долговременная экспозиция запаха хищника не только не вызывает стресса, но даже повышает потенциальную способность к размножению, а также усиливает неспецифический иммунитет.

Можно отметить, что у представителей п/сем. Cricetinae, вероятно, прошел специфический отбор на устойчивость популяций. Для них характерно существование в условиях пессимума, где колебания численности невысоки, т.е. рождаемость и смертность скомпенсированы. При этом, для представителей подсемейства, и конкретно для хомячков рода *Phodopus* (базальной группы подсемейства), характерен целый ряд высокоспециализированных морфологических, физиологических, экологических, этологических адаптаций, позволяющих им успешно выживать в «трудных» для жизни условиях.

Еще одним важным итогом нашей работы явилась возможность оценки времени развития конкретных внутривидовых адаптаций. Ранее считалось, что «вследствие неравномерности темпов формирования отдельных признаков и неполноты палеонтологической летописи, всякая попытка датировать развитие адаптивных особенностей исследуемой группы в их экологической трактовке потерпела бы неудачу. Поэтому хотя процесс адаптаций всегда мыслится во времени..., но последнее, остается неопределенно длительным и не может быть конкретизировано» (Башенина, 1977). С развитием молекулярно-генетических методов данная проблема стала разрешимой.

Нами показаны адаптивные различия, характеризующие две группы хомячков *Ph. campbelli* — «Западную» и «Восточную», время разделения которых оценивается в 460–580 тыс. лет. За этот период в каждой из групп произошли серьезные изменения, приведшие к морфологическим, физиологическим и поведенческим различиям, которые являются приспособительными к соответствующим внешним условиям.

К морфологическим адаптациям можно отнести степень развития специфических кожных желез (в частности, специфических железистых комплексов углов рта) у представителей «Восточной» и «Западной» генетических групп. У первых они достоверно крупнее и продуцируют больше секрета, чем у вторых. Симбиоз бактерий специфических желез в углах рта и организма хомячков особенно хорошо выражен именно у хомячков «Восточной» группы и, безусловно, проявляется у них наиболее ярко (см. главу 7).

К физиологическим адаптациям относится большая тепло- и холодоустойчивость представителей «Восточной» группы, по сравнению с представителями «Западной» (см. главу 14), а также особенности баланса «поступление азота/поступление воды», который достоверно ниже у *Ph. campbelli* из «Восточной» группы, чем у *Ph. campbelli* «Западной».

К экологически важной адаптации хомячков Кэмпбелла из восточной части ареала относят заметное посветление окраски в зимний период, отсутствие спячки и снижение массы тела, в отличие от хомячков «Западной» группы, которые при пониженных температурах воздуха не белеют, и вероятно, впадают в торпор (о чем свидетельствует и нарастание у них массы тела в экспериментах с укорочением длины светового дня). Таким образом, по ряду экологических особенностей «Восточные» *Ph. campbelli* оказываются более близкими к джунгарским хомячкам, чем к представителям своего вида из «Западной» генетической группы.

Важной адаптацией, сформировавшейся у хомячков «Западной» группы, является забота самцов о детенышах (см. главу 20), которую они демонстрируют при длительном разведении в лаборатории. В аналогичных условиях представители «Восточной» группы не показывают подобного поведения.

Сходные преадаптации найдены нами и у джунгарских хомячков, что, как и особенности водного и энергетического обмена, свидетельствует о большей эволюционной близости «Восточных» *Ph. campbelli* к джунгарским хомячкам, чем к «Западным».

Разделение между двумя «группами» джунгарских хомячков произошло значительно позже, чем между хомячками Кэмпбелла. За это время между генетическими «группами» также могли накопиться определенные различия (хотя и гораздо меньшие). Так, например, нами обнаружены различия по ряду показателей (в первую очередь, в общей интенсивности водного обмена и его отношению к обмену энергетическому) при практически полном совпадении по другим параметрам (концентрационные способности почек, доля белка в предпочитаемом корме и соотношение потребления азота и воды) для двух выборок джунгарских хомячков — отловленных в Новосибирской области и из лабораторной популяции, основатели которой происходили как из-под Новосибирска, так и из изолированного участка ареала — Минусинской котловины.

Другие возможные различия, существующие между группами джунгарских хомячков, могут служить темой отдельных исследований.

Вообще, проблема оценки биологических особенностей скрытых генетических групп является проблемой будущего. Именно такие генетические обособленные группы внутри видов являются материалом для образования новых видов, а следовательно их изучение и сравнение особенностей их биологии крайне важно для понимания характера и направленности микроэволюционных процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И., Родченкова Н.И. 2007. Генетическая изменчивость и история популяций рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) на территории Европейской части России по данным анализа частичной последовательности митохондриального гена цитохрома б // Материалы международной конференции «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики». М.: КМК. С. 7–12.
- Адольф Т.А. 1949. Некоторые данные по росту и развитию джунгарского хомячка. // Тр. Московского зоопарка. М. Т. 4. С. 92–99.
- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академ-книга». 431 с.
- Амбарян А.В., Вознесенская А.Е. 2004. Этологические и физиологические механизмы предкопуляционной изоляции у домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. // Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых». М.: КМК. С. 4–8.
- Аргиропуло А.И. 1932. Роды и виды хомяков (Cricetinae) Палеарктики // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 1. № 3–4. С. 239–248.
- Аргиропуло А.И. 1940. Обзор находок третичных грызунов на территории СССР // Природа. № 12. С. 74–82.
- Артамонов В.С., Махров А.А. 2007. Генетические системы как регуляторы процесса адаптаций и видообразования // Материалы конференции «Современные проблемы биологической эволюции». М.: Изд-во ГДМ. С. 126–127.
- Афанасьев А.В. 1949. К истории фауны млекопитающих Казахстана // Вестник АН Каз. ССР. № 4. С. 66–73.
- Афанасьев А.В., Божанов В.С., Корелов М.Н. 1953. Звери Казахстана. Алмата: Изд-во АН Каз. ССР. Т. 2. С. 231–233.
- Банников А.Г. 1950. Материалы к познанию млекопитающих Монголии. IV. Хомячки // Бюлл. МОИП. Т. 55. Вып. 3. С. 3–16.
- Банников А.Г. 1954. Млекопитающие МНР. М.: Изд-во АН СССР. 669 с.
- Башенина Н.В. 1953. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки // Зоол. журн. Т. 32. № 4. С. 730–743.
- Башенина Н.В. 1977. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука. 355 с.
- Бибиков Д.И. 1957. Новый вид грызуна в фауне СССР // Природа. № 7. С. 108–109.
- Богомоллов П.Л., Суров А.В., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н. 2007. Выявление зональности фаун мелких млекопитающих Монголии: методологический аспект // Экосистемы внутренней Азии: вопросы исследования и охраны. М. С. 261–266.

- Бодяк Н.Д. 1994. Гардеровы железы млекопитающих. Структура и функции // Изв. РАН. Сер. биол. Т. 21. № 2. С. 183–197.
- Бородин П.М. 1992. Закономерности синапсиса хромосом в профазе мейоза млекопитающих. Автореф. дис... докт. биол. наук. Новосибирск. 45 с.
- Бородин П.М., Д'Андреа П.С., Баррейро Гомес С.К. 2005. Естественная история зверя пунаре в 8.5 главах // Природа. № 2. С. 32–39.
- Бронштейн А.А. 1977. Обонятельные рецепторы позвоночных. Л.: Наука. 340 с.
- Ван Сибо, Ян Ганьюань. 1986. Описание грызунов Синьцзяна. Перевод с китайского. Рукопись № 63571 (151 с.) и № 65408 (213 с.) в ЦНСХБ РАСХН. М.
- Васильева Н.Ю. 1990. Функция специфических кожных желез. Функциональные и эволюционные аспекты маркировочного поведения грызунов на примере представителей п/сем. Cricetinae. Автореф. дис... канд. биол. наук. М. 28 с.
- Васильева Н.Ю., Парфенова В.М. 2003. Есть ли зимняя спячка у хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*)?: экспериментальный подход к решению вопроса // Фауна и экология. СПб. С. 105–122.
- Васильева Н.Ю., Сувор А.В., Телицына А.Ю. 1988. Структура поселения и использования территории хомячком Кэмпбелла на Юге Тувинской АССР. Грызуны // VII Всесоюзн. совещания: тезисы докл. Свердловск. С. 61–62.
- Васильева Н.Ю., Феоктистова Н.Ю. 1993. Функция дополнительных мешочков в устье защечных мешков у хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905, Cricetinae, Rodentia) // Зоол. журн. Т. 72. №6. С. 103–113.
- Виноградов Б.С., Оболенский С.И. 1927. Материалы по фауне грызунов южной части Енисейской, Иркутской губерний и Забайкалья // Изв. Сибирской краевой станции защиты растений от вредителей. Томск. Т. 2. № 5. С. 25–39.
- Вознесенская В.В. 1986. Влияние АКТГ4-10 на поведение мышей с разным генотипом. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Воронцов Н.Н. 1957. Строение желудка и относительное развитие отделов кишечника хомячков (Cricetinae, Rodentia, Mammalia) Палеарктики и Нового света // Докл. АН СССР. Т. 117. № 3. С. 526–529.
- Воронцов Н.Н. 1960. Темпы эволюции хомячков (Cricetinae) и некоторые факторы, определяющие ее скорость // Там же. Т. 133. № 8. С. 980–983.
- Воронцов Н.Н. 1982. Фауна СССР. Млекопитающие. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны. Л.: Наука. 449 с.
- Воронцов Н.Н., Гуртовой Н.Н. 1959. Строение среднебрюшной железы настоящих хомячков // Докл. АН СССР. Т. 125. №. 3. С. 673–676.
- Воронцов Н.Н., Крюкова Е.П. 1969. *Phodopus przewalskii* species nova — новый вид пустынных хомячков (Cricetinae, Cricetidae, Rodentia) из Зайсанской котловины // Млекопитающие, эволюция, кариология, фауни-

- тика, систематика. II всесоюзн. совещ. по млекопитающим: тезисы докл. Новосибирск. С. 102–104.
- Воронцов Н.Н., Раджабли С.И., Ляпунова Е.А. 1967. Кариологическая дифференциация аллопатрических форм подвидов хомяков и гетероморфизм женских половых хромосом // Докл. АН СССР. Т. 172. № 3. С. 703–705.
- Галкина Л.И., Потапкина Н.Ф., Юдин Б.С. 1977. Эколого-фаунистический очерк мелких млекопитающих Юго-Восточной Тувы. Фауна и систематика позвоночных Сибири. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. С. 60–81.
- Географический энциклопедический словарь, 1989. М.: Сов. энциклопед. 591 с.
- Гилева Э.А. 1981. Эволюция половых хромосом у млекопитающих // Итоги науки и техники: Общая генетика. М. Т. 7. С. 13–88.
- Глотов И.Н. 1969. Распространение и численность мышевидных грызунов // Биологическое районирование Новосибирской обл. Новосибирск: Наука. Сибирское отделение. С. 33–58.
- Графодатский А.С., Лушникова Т.П., Раджабли С.И. 1985. Особенности распределения повторяющихся последовательностей ДНК в половых хромосомах четырех видов грызунов // Цитология. Т. 27. С. 1308–1310.
- Графодатский А.С., Раджабли С.И. 1988. Хромосомы сельскохозяйственных и лабораторных животных. Атлас. Новосибирск: Наука. С. 108–109.
- Григоркина Е.Б. 1998. Использование радиорезистентности как метод оценки видовой самостоятельности близкородственных форм на примере хомячков рода *Phodopus* (Rodentia, Cricetinae) // Докл. АН РАН. Т. 362. № 2. С. 286–288.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб. 521 с.
- Дарвин Ч. 1937. Происхождение видов. М.-Л.: Биомедгиз. 762 с.
- Дарголец В.Г. 1973. Анализ констант, применяемых в непрямой калориметрии птиц и млекопитающих // Экология. № 4. С. 68–74.
- Дёмин Е.П. 1960. Грызуны хребта Сайлюгем и южной части хребта Чихачева // Изв. Иркутского гос. н.и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. Т. 23. С. 206–213.
- Залесский А.Н., Алимбаев Р.А., Цыганков А.Ф. 1980. Биотопическое распределение и численность некоторых грызунов центрального Казахстана // Грызуны. Материалы V Всесоюзного сов. М.: Наука. С. 194–196.
- Калабухов Н.И. 1951. Методика экспериментальных исследований по экологии наземных позвоночных. М.: Сов. Наука. 177 с.
- Калабухов Н.И., Шейкина Н.В., Попков А.Ф. и др. 1980. Адаптивное значение сезонных изменений состава жировых запасов у грызунов семейства

- беличьих, впадающих в спячку и активных в течение года // Зоол. журн. Т. 56. № 12. С. 88–104.
- Карасева Е.В. 1961. Влияние распашки целины на образ жизни и территориальное распределение мышевидных грызунов Северного Казахстана // Зоол. журн. Т. 40. Вып. 5. С. 768–773.
- Карасева Е.В. 1963. Материалы к познанию географического распространения и биологии некоторых видов мелких млекопитающих Северного и Центрального Казахстана // Биология, биогеография и систематика млекопитающих СССР. Труды МОИП. М. Т. 10. С. 194–219.
- Картавцев Ю.Ф., Картавцева И.В., Воронцов Н.Н. 1984а. Популяционная генетика и геогеография диких млекопитающих. IV. Уровень гетерозиготности у пяти видов палеарктических хомяков (*Mammalia, Cricetinae*) // Генетика. № 20. С. 961–966.
- Картавцев Ю.Ф., Картавцева И.В., Воронцов Н.Н. 1984б. Популяционная генетика и геогеография диких млекопитающих. Vol. Генетические дистанции между представителями различных родов Палеарктических хомяков (*Rodentia, Cricetini*) // Генетика. № 20. С. 954–960.
- Картавцева И.В. 2001. Сравнительная цитогенетика и происхождение палеарктических хомяков (*Rodentia, Cricetinae, Cricetini*) // Тезисы докл. Международной конференции по эволюции, генетике, экологии и биоразнообразию. Владивосток. С. 57.
- Киршенблат Я.Д. 1971. Общая эндокринология. М.: Высшая школа. 362 с.
- Клесов А.А., Рабинович М.Л., Сеницын А.П., Чурилова И.В., Григораш С.Ю. 1980. Ферментативный гидролиз целлюлозы // Биоорганическая химия. Т. 6. № 8. С. 1225–1242.
- Климатический справочник Зарубежной Азии. Ч. 1. Континентальные районы. 1974. Л.: Гидрометеиздат. 540 с.
- Клиническая и лабораторная диагностика в ветеринарии. 1985. М.: Агропромиздат. 286 с.
- Ковальзон В.М. 2004. Мелатонин — без чудес // Природа. С. 12–19.
- Конева И.В. 1983. Грызуны и зайцеобразные Сибири и Дальнего Востока. Пространственная структура населения. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 216 с.
- Кохановский Н.А. 1962. Млекопитающие Хакассии. Абакан. 173 с.
- Крыльцов А.И. 1955. Размножение стадных полевков и степных пеструшек в Северном Казахстане // Зоол. журн. Т. 34. Вып. 4. С. 928–942.
- Крыльцов А.И. 1957. Изменение веса степных пеструшек в зависимости от их пола и возраста // Зоол. журн. Т. 33. Вып. 1. С. 197–206.
- Крыльцов А.И., Шубин И.Г. 1964. Об экологии хомячков Эверсмана (*Cricetulus eversmanii* Br.) и джунгарского (*Phodopus sungorus* Pall.) // Зоол. журн. Т. 43. Вып. 7. С. 1062–1070.

- Кузнецова М.В., Васильева Н.Ю. 2003. Влияние секрета дополнительных мешочков в устье защечных мешков самцов хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) на скорость полового созревания детенышей // Зоол. журн. Т. 82. № 12. С. 1506–1512.
- Куликов В.Ф. 1980. О большой песчанке в пустынях // Грызуны. Материалы V Всесоз. совещания. М.: Наука. С. 219–220.
- Куликов В.Ф., Феоктистова Н.Ю. 2007. Сравнительный анализ морфологии вибрисс у хомячков рода *Phodopus* // Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». М.: КМК. С. 236.
- Кучерук В.В. 1946. Грызуны — обитатели жилищ в Восточной Монголии // Зоол. журн. Т. 25. Вып. 2. С. 175–183.
- Кучерук В.В. 1959. Степной фаунистический комплекс млекопитающих и его место в фауне Палеарктики // География населения наземных животных и методы его изучения. М.: Изд-во АН СССР. С. 45–87.
- Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте. 1983. Киев: Вища шк. 381 с.
- Лебедев В.С., Суров А.В., Кораблев В.П., Банникова А.А. 2007. Внутри-видовая систематика и филогеография хомячков надвидового комплекса *Cricetulus barabensis* // Материалы международной конференции «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия». М.
- Леон Р.А.В. 1990. Структура и функции желудка смешанного типа у грызунов. Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ. 28 с.
- Литвинова Е.М., Васильева Н.Ю. 2004а. Индивидуальный запах тела у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) 1. Источник хемосигналов // Зоол. журн. Т. 83. № 7. С. 876–887.
- Литвинова Е.М., Васильева Н.Ю. 2004б. Индивидуальный запах тела у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*). 2. Роль специфических кожных желез // Зоол. журн. Т. 83. № 9. С. 1160–1168.
- Макарчук Н.Е., Калужев А.В. 2000. Обоняние и поведение. Киев: КСФ. 134 с.
- Майр Э. 1974. Популяции, виды, эволюция. М.: Мир. 460 с.
- Малыгин В.М., Старцев Н.В., Зима Я. 1992. Кариотипы и распространение видов хомячков группы *barabensis* (Rodentia, Cricetinae) // Вест. Моск. унив. Сер. Биол. № 2. С. 32–39.
- Мейер М.Н. 1967. Особенности размножения и развития джунгарских хомячков (*Phodopus sungorus* Pallas) разных географических популяций // Зоол. журн. Т. 46. Вып. 4. С. 604–614.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л. 1996. Серые полевки фауны России и сопредельных территорий // Труды Зоологического ин-та. Т. 232. СПб.

- Мещерский И.Г. 1988. Сравнительная характеристика почек трех симпатрических видов хомячков Тувы // Грызуны. Тез. докл. VII Всесоюзного совещания. Свердловск. Т. 1. С. 133–134.
- Мещерский И.Г. 1992а. Адаптации водного обмена палеарктических хомячков (Cricetinae) к аридным условиям обитания на примере рода *Phodopus*. Дисс.. канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ. 183 с.
- Мещерский И.Г. 1992б. Адаптации водного обмена палеарктических хомячков (Cricetinae) к аридным условиям обитания на примере рода *Phodopus*. Автореф. дис... канд. биол. наук. М. 24с.
- Мещерский И.Г. 1993. О различиях в характере терморегуляции двух видов хомячков рода *Phodopus* // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 10. С. 146–151.
- Мещерский И.Г., Клишин В.О. 1990. Функциональные возможности почек хомячков рода *Phodopus* // Эволюционная биохимия и физиология. Т. 26. № 1. С. 47–54.
- Мещерский И.Г., Феоктистова Н.Ю. 1999. Некоторые особенности биологии хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) // Успехи современной биологии. Т. 119. № 2. С. 202–206.
- Млекопитающие Казахстана. 1977. Т. 1. Ч. 2. Алма-Ата: Изд-во Наука Казахской ССР. 536 с.
- Мурзаев Э.М. 1955. Палеогеография Северной Гоби // Труды Монгольской Комиссии АН СССР. 252 с.
- Наточин Ю.В. 1992. Вторичные мессенджеры в пусковых и адаптационно-трофических влияниях антидиуретического гормона // Физиол. журн. СССР. Т. 78. № 11. С. 1–10.
- Наточин Ю.В., Мещерский И.Г., Гончарова О.А., Макаренко И.Г., Шахматова Е.И., Угрюмова М.В., Феоктистова Н.Ю., Алонзо Г. 1994. Сравнительное изучение осморегулирующей системы у мохноногих хомячков *Phodopus roborovskii*, *Phodopus sungorus* // Журн. Эволюционная биохимия и физиология. Т. 30. № 3 С. 344–357.
- Наумов Н.П. 1975. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вест. АН СССР. № 2. С. 55–62.
- Наумов Р.Л., Борзенкова С.А. 1969. Распределение мышевидных грызунов на северном склоне западного Саяна (левобережье Енисея) // Ученые записки Московского государственного пед. ин-та им. Ленина. Вып. 362. С. 80–94.
- Некипелов Н.В. 1941. Материалы по биологии даурского и джунгарского хомячка // Труды Московского Зоотехнического ин-та. М. Т. 1. С. 141–161.
- Некипелов Н.В. 1960. Забайкальские хомячки и некоторые экологические особенности подсемейства хомяков // Изв. Иркутского гос. н. и. противочумного института Сибири и Дальнего Востока. Т. 23. С. 147–164.

- Новиков С.Н. 1988. Феромоны и размножение млекопитающих. Л.: Наука. 168 с.
- Новиков С.Н. 2006. Белки комплекса MUP как перспективная модель обонятельного кода у грызунов // Материалы IV Международной конференции «Химическая коммуникация животных. Фундаментальные проблемы». М. С. 7.
- Орлов В.Н. 1968. Становление изолирующих механизмов у полевков рода *Clethrionomys* // Проблемы эволюции / Н.Н. Воронцова (ред.). Новосибирск: Наука. Сибирское отделение.
- Основные данные по климату СССР. 1976. (Главное управление гидрометеорологической службы при Сов. Мин. СССР. Всесоюзный НИИ Гидрометеорологической информации, мировой центр данных). Обнинск. 391 с.
- Павлинов И.Я. 2006. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ. 287 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 1998. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения. М.: Изд-во МГУ. 188 с.
- Пантелеев П.А. 1983. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: Наука. 265 с.
- Пантелеев П.А. 1998. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы. М.: Наука. 117 с.
- Пантелеев П.А., Терехина А.Н. 1976. Исследования внутриволюционной изменчивости на примере водяной полевки // Фауна и экология грызунов. М. Т. 13. С. 99–163.
- Пантелеев П.А., Терехина А.Н., Варшавский А.А. 1990. Экогеографическая изменчивость грызунов. М.: Наука. 372 с.
- Петухов М.Г. 1957. Фауна хомячков // Изв. Иркутского гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. № 2.
- Пешков Б.И. 1960. О питании джунгарского и даурского хомячков // Изв. Иркутского гос. н.-и. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока. Т. 23. С. 165–170.
- Погосьянц Е.Э. 1961. Лабораторные животные в онкологических экспериментах // Модели и методы экспериментальной онкологии. М.: Медицина.
- Погосьянц Е.Э., Сокова О.И., Пригожина Е.Л. 1970а. Новое животное для экспериментально онкологических исследований — джунгарский хомячок // Вопросы онкологии. Т. 16. № 3. С. 90–98.
- Погосьянц Е.Э., Сокова О.И., Янович Л.И. 1970б. Нормальный кариотип джунгарского хомячка *Phodopus sungorus campbelli* // Цитология. Т. 12. № 10. С. 1297–1306.
- Подтяжкин О.И., Орлов В.Н. 1986. Фауногенетические группировки грызунов аридной зоны МНР // Зоогеографическое районирование МНР. М. С. 124–136.
- Покровский А.В. 1963. Некоторые вопросы экспериментальной экологии полевков: Автореф. дис... канд. биол. наук. Свердловск. 18 с.

- Покровский А.В. 1966. Сезонные колебания веса тела у полевок // Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск. Т. 51. С. 95–106.
- Потапова Е.Г. 2005. Филогенетические взаимоотношения палеарктических Хомяковых Cricetidae (Rodentia, Muroidea), основанные на строении слуховых барабанов // Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Тр. Зоол. ин-та РАН. Спб. Т. 306. С. 116–141.
- Раджабли С.И. 1975. Кариотипическая дифференциация хомяков палеарктики (Rodentia, Cricetinae) // Докл. АН СССР. Т. 225. № 3. С. 697–700.
- Раджабли С.И. 1977. С-гетерохроматин в эволюции кариотипа млекопитающих // Докл. АН СССР. Т. 234. № 3. С. 935–936.
- Раджабли С.И., Графодатский А.С. 1977. Эволюция кариотипа млекопитающих (структурные перестройки и гетерохроматин) // Цитогенетика гибридов, мутации и эволюция кариотипа. Новосибирск. С. 231–248.
- Раджабли С.И., Крюкова Е.П. 1971. Полиморфизм по х-хромосомам у джунгарского хомячка // Цитология. Т. 13. № 6. С. 790–796.
- Рейхард А.Н. 1923. К биологии джунгарского хомячка // Изв. Сиб. энтомолог. бюро. № 2. С. 59–63.
- Роборовский В.И. 1900. Труды экспедиции Императорского Русского Географического Общества по Центральной Азии, совершенной в 1893-1895 гг. (в 3-х частях). С.-Пб: тип. Стасюлевича. 610 с.
- Роговин К.А., Куликов В.Ф., Сувор А.В., Васильева Н.Ю. 1987. Организация сообществ пустынных грызунов Заалтайской Гоби Монголии. Основные черты экологии совместно обитающих видов. // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 3. С. 418–429.
- Руководство по изучению кожного покрова млекопитающих. 1988. М.: Наука. 278 с.
- Сафронова Л.Д., Малыгин В.М., Левенкова Е.С. Орлов В.Н. 1992. Цитогенетические последствия гибридизации хомячков *Phodopus sungorus* и *Phodopus campbelli* // Докл. АН СССР. Т. 2. № 2. С. 266–271.
- Сафронова Л.Д., Васильева Н.Ю. 1996. Мейотические аномалии у межвидовых гибридов от скрещивания *Phodopus sungorus* (Pallas, 1773) и *Phodopus campbelli* (Thomas, 1905) // Генетика. Т. 32. № 4. С. 560–569.
- Сафронова Л.Д., Черепанова Е.В., Васильева Н.Ю. 1999. Особенности первого деления мейоза у гибридов хомячков *Phodopus sungorus* и *Phodopus campbelli* от возвратного скрещивания // Генетика. Т. 35. № 2. С. 237–242.
- Северцов А.Н. 1931. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Берлин. 371 с. (на немецком языке)
- Северцов С.А. 1936. Морфологический прогресс и борьба за существование // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 5. С. 895–944.
- Скалон В.Н. 1949. К фауне млекопитающих Кентейского аймака Монгольской Народной Республики // Бюл. МОИП. Т. 54. Вып. 3. С. 3–15.

- Скурат Л.Н. 1972. Строение и значение специфических кожных желез грызунов. Автореф. дисс канд. биол. наук. М.: МГУ. 19 с.
- Слесарева А.М., Феоктистова Н.Ю., Гуреев С.Ю., Давыдова Е.Р. 2004. Поведенческий и гормональный ответ самцов хомячка Кэмпбелла на запах мочи эстральных самок своего, симпатрического и аллопатрического видов // Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых». М.: КМК. С. 182–185.
- Сокова О.И., Погосянц Е.Э. 1974. Кариотип джунгарского хомячка *Phodopus sungorus* Pall. при дифференциальной окраске хромосом // Цитология. Т. 16. № 10. С. 1303–1305.
- Соколов В.Е. 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 489 с.
- Соколов В.Е. 1975. Хемокоммуникация млекопитающих // Вест. АН СССР. № 2. С. 44–54.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю. 1993. Гибридизационный анализ подтверждает видовую самостоятельность *Phodopus sungorus* (Pallas, 1773) и *Phodopus campbelli* (Thomas, 1905) // Докл. РАН. Т. 332. № 1. С. 120–123.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., Дёмина Н.И., Феоктистова Н.Ю. 1991. Дополнительные мешочки у устья защечных мешков хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905. Cricetidae, Rodentia) // Докл. АН СССР. Т. 316. № 2. С. 479–483.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., Зинкевич Э.П. 1989. Секрет среднебрюшной железы джунгарского хомячка (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) содержит фактор, регулирующий половое созревание детенышей // Докл. АН СССР. Т. 308. № 5. С. 1274–1277.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., Зинкевич Э.П. 1991. Неизвестная ранее функция специфических кожных желез. Роль секрета среднебрюшной железы самцов хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) в регуляции созревания детенышей // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука. С. 415–433.
- Соколов В.Е., Васильева Н.Ю., Роговин К.А. 1988. К вопросу об эволюции маркировочного поведения у грызунов. Структурный анализ последовательностей движения // Зоол. журн. Т. 67. Вып. 2. С. 251–262.
- Соколов В.Е., Дёмина Н.И. 1992. Развитие мешковидных образований углов рта в онтогенезе хомячков Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 724–732.
- Соколов В.Е., Дёмина Н.И., Васильева Н.Ю. 1990а. Формирование специфических кожных желез сального типа в раннем постнатальном онтогенезе // Докл. АН СССР. Т. 312. № 6. С. 1486–1490.
- Соколов В.Е., Джемухадзе Н.К., Васильева Н.Ю., Суоров А.В. 1987. Возрастные и половые особенности функциональной активности среднебрюшной железы джунгарского хомячка // Докл. АН СССР. Т. 295. № 1. С. 224–226.

- Соколов В.Е., Ляпунова К.Л., Котенкова Е.В., Суров А.В., Васильева Н.Ю., Зинкевич Э.П. 1979. Распознавание принадлежности к своему виду по обонятельным сигналам у серых крыс, домовых мышей и больших песчанок // Первое Всес. совещ. по химич. коммуникации животных. М.: Наука. С. 167–169.
- Соколов В.Е., Мещерский И.Г. 1989. Водный обмен хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) // Зоол. журн. Т. 68. Вып. 5. С. 115–126.
- Соколов В.Е., Мещерский И.Г. 1990. Сравнительная характеристика водного обмена двух видов хомячков Тувы // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 9. С. 98–107.
- Соколов В.Е., Мещерский И.Г., Щелкунова А.Я. 1994. Взаимодействие между уровнем потребления воды, энергии и белкового азота у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) // Зоол. журн. Т. 73. Вып. 9. С. 146–157.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н. 1980. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Наука. 351 с.
- Соколов В.Е., Рожнов В.В. 1989. Изменчивость реакции черных хорей на запаховые сигналы особей разного пола и вида // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 5–10.
- Соколов В.Е., Ушакова Н.А. 1986. Микрофлора и химическая коммуникация животных: некоторые экологические аспекты // Химическая коммуникация животных. М.: Наука. С. 263–271.
- Соколов В.Е., Ушакова Н.А., Приходько В.И. 1990. Особенности микробных ассоциаций в секретах некоторых кожных желез млекопитающих // Микробиология. Т. 59. Вып. 3. С. 472–481.
- Соколов В.Е., Ушакова Н.А., Феоктистова Н.Ю., Васильева Н.Ю. 1995. Бактерии в секрете дополнительных мешочков в устье защечных мешков у хомячка Кэмпбелла // Микробиология. Т. 64. № 2. С. 216–221.
- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю. 1996. Реакция взрослых хомячков Роборовского на запаховые сигналы особей своего и противоположного пола в разные сезоны года // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 578–582.
- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю. 1999. Привлечение детенышей хомячка Кэмпбелла (*Ph. campbelli*) и джунгарского (*Ph. sungorus*) запахом секрета специфических комплексов в углах рта самки-матери // Изв. АН. Сер. биол. № 2. С. 242–245.
- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю. 1998. Ответ взрослых джунгарских хомячков (*Phodopus sungorus*) на запаховые сигналы особей своего и противоположного пола в разные сезоны года, в связи с протеканием процесса размножения // Изв. РАН. Сер. биол. № 3. С. 1–5.
- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю., Васильева Н.Ю. 1993. Онтогенез дополнительных мешочков в устье защечных мешков у хомячка Кэмпбелла и джунгарского хомячка: морфометрический анализ // Изв. РАН. Сер. Биол. № 6. С. 852–858.

- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю., Васильева Н.Ю. 1994. Коммуникативная функция секрета дополнительных мешочков в устье защечных мешков хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) и джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus* Pallas, 1773): роль в индивидуальном распознавании // Докл. АН РАН. Т. 335. № 1. С. 118–120.
- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г. 1993. Влияние специфических образований в углах рта на физиолого-морфологические параметры взрослого организма хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*, Thomas, 1905) // Докл. АН РАН. 330. № 5. С. 667–669.
- Соколов В.Е., Феоктистова Н.Ю., Нестерова Н.Г. 1996. Влияние секрета специфических кожных желез на ферментативную активность ряда отделов пищеварительного тракта у хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli* Thomas, 1905) // Докл. АН РАН. Т. 349. № 1. С. 138–140.
- Соколов В.Е., Чернова О.Ф. 2001. Кожные железы млекопитающих. М.: ГЕОС. 646 с.
- Соколова О.И. 1986. Номенклатура метафазных хромосом джунгарского хомячка // Цитология. Т. 28. № 2. С. 211–214.
- Стеклёнев Е.П. 1985. Межвидовая гибридизация благородного (*Cervus elaphus* L.) и пятнистого (*Cervus nippon hortulorum* Nemn.) // Цитология и генетика. Т. 20. № 2. С. 138–142.
- Сукачев В.Н. 1973. Избранные произведения. Л.: Наука. 352 с.
- Суров А.В. 1986. Влияние обонятельных сигналов на поведение сирийского хомяка (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839) // Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 29 с.
- Суров А.В. 2006. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих. Дис... докт. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 190 с.
- Суров А.В., Телицына А.Ю. 1986. К экологии джунгарского хомячка в зимний период // IV съезд Всерос. Териол. Об-ва. М. Т. 1. С. 354–355.
- Телицына А.Ю. 1993. Особенности пространственно-этологической структуры поселений и поведения двух близких видов хомячков (*Phodopus sungorus* Pall. и *Ph. campbelli* Thomas) в связи с адаптациями к условиям обитания // Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 29 с.
- Тимошенко Т.А., Щенников Г.Н. 1991. Микрофлора анальных желез и ее связь с химической коммуникацией у европейского бобра *Castor fiber* L. // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука. С. 330–334.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В. 1999. Сравнительный анализ роли сенсорной информации у мохноногих хомячков (Rodentia, Cricetinae) // Зоол. журн. Т. 78. № 2. С. 253–259.
- Ушакова Н.А. 2006. Изучение мутуалистических взаимодействий микроорганизмов и животных и использование микросимбионтов в биотехнологических целях. Автореф. дисс... докт. биол. наук. М. 51 с.

- Ушакова Н.А., Андреев Л.В. 1986. Спорообразующие бактерии и другие микроорганизмы в секрете среднебрюшной железы самцов большой песчанки // Химическая коммуникация животных. М.: Наука. С. 272–287.
- Ушакова Н.А., Шубкина А.В. 1991. Участие бактерий млекопитающих в химической коммуникации животных // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука. С. 323–330.
- Ушакова Н.А., Феоктистова Н.Ю., Колганова Т.В., Турова Т.П. 2004. *Microceterium oxydans* — симбионт хомячка Кэмпбелла, обладающий пробиотическими свойствами // Прикладная биохимия и микробиология. Т. 40. № 6. С. 639–644.
- Феоктистова Н.Ю. 1994. Строение и функции специфических комплексов в углах рта у двух видов хомячков рода *Phodopus* // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 196 с.
- Феоктистова Н.Ю. 2006. Поведенческие и гормональные адаптационные возможности хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) к размножению в разные сезоны года // Материалы международной конференции «Адаптации и биоэнергетика, онтогенетические, эволюционные и экологические аспекты», посвященной 80-летию со дня рождения профессора А.И. Зотина. М.: КМК. С. 100–105.
- Феоктистова Н.Ю. 2007. Сравнительный анализ сезонных особенностей биологии размножения хомячков рода *Phodopus* // Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». М.: КМК. С. 519.
- Феоктистова Н.Ю., Васильева Н.Ю. 1995. Коммуникативная функция секрета дополнительных мешочков в устье защечных мешков хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) и джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*): роль в распознавании пола и физиологического состояния // Зоол. журн. Т. 74. Вып. 1. С. 136–143.
- Феоктистова Н.Ю., Гуреев С.Ю. 2005. Межвидовые хемокоммуникативные взаимоотношения между двумя частично симпатричными видами хомячков рода *Phodopus* // Поведение и поведенческая экология млекопитающих М.: КМК. С. 346–348.
- Феоктистова Н.Ю., Кропоткина М.В., Бовин П.М. 2007. Влияние запаха хищника на поведение самцов хомячков рода *Phodopus* // Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий». М.: КМК. С.520.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г. 2003. Роль обонятельных сигналов в межвидовых взаимоотношениях у симпатрических и аллопатрических видов хомячков рода *Phodopus* (Rodentia: Cricetinae) // Докл. РАН. Т. 389. № 6. С. 846–849.

- Феоктистова Н.Ю., Найденко С.В. 2006. Гормональный ответ хомячка Роборовского (*Phodopus roborovskii*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Экология. № 6. С. 464–468.
- Феоктистова Н.Ю., Найденко С.В. 2007. Гормональный ответ джунгарских хомячков (*Phodopus sungorus*) на химические сигналы конспецификов как показатель сезонной динамики размножения // Сенсорные системы. Т. 21. № 3. С. 256–261.
- Феоктистова Н.Ю., Найденко С.В., Кропоткина М.В., Бовин П.М. 2007. Сравнительный анализ влияния запаха хищника на морфофизиологические параметры взрослых самцов хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) и джунгарского (*Phodopus sungorus*) // Экология. № 6. С. 457–460.
- Феоктистова Н.Ю., Ушакова Н.А., Мещерский И.Г. 2004. Участие симбиотических бактерий, обитающих в специфических комплексах в углах рта, в процессах регуляции нормальной жизнедеятельности у хомячка Кэмпбелла (*Phodopus campbelli*) // Докл. РАН. Т. 398. № 3. С. 1–4.
- Флинт В.Е. 1960. К биологии хомячка Роборовского // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 65. Вып. 5. С. 98–101.
- Флинт В.Е., Головкин А.Н. 1961. Очерк сравнительной экологии хомячков Тувы // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 66. Вып. 5. С. 57–75.
- Формозов А.Н. 1929. Млекопитающие Северной Монголии по сборам экспедиции 1926 года. Л.: Изд-во АН СССР. 144 с.
- Химические сигналы животных. 1982. М.: Наука. 319 с.
- Хрущова А.М. 2007. Роль специфических экскреторных образований кожи в регуляции развития на примере хомячков р. *Phodopus*. // Автореф. дис... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН. 26 с.
- Хрущова А.М., Парфенова В.М., Васильева Н.Ю. 2006. Влияние удаления дополнительных мешочков в устье защечных мешков у родителей на скорость полового созревания детенышей у джунгарского хомячка (*Phodopus sungorus*) // Зоол. журн. Т. 85. № 8. С. 998–1006.
- Черепанова Е.В. 2001. Постзиготическая изоляция хомячков *Phodopus campbelli* и *Phodopus sungorus* и цитогенетические характеристики этих видов. Дисс... канд. биол. наук. М.: ИПЭЭ РАН 192 с.
- Чугунов Ю.Д. 1962. Млекопитающие Гобийского Алтая. Сообщение I. Песчанки, хомячки, полевки // Зоол. журн. Т. 41. Вып. 11. С. 1719–1726.
- Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А. 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов // Журн. общей биологии. Т. 25. № 6. С. 417–433.
- Шварц С.С., Копеин К.И., Покровский А.В. 1960. Сравнительное изучение некоторых биологических особенностей полевок *Microtus gregalis gregalis*, *M.g.major* и их помесей // Зоол. журн. Т. 39. № 6. С. 912–926.

- Шварц С.С., Павлинин В.Н., Сюзюмова Л.М. 1957. Теоретические основы построения прогнозов численности мышевидных грызунов в лесостепном Зауралье // Тр. Ин-та биол. УФАН СССР. Т. 8. С. 3–59.
- Швецов Ю.Г. 1986. Фаунистический комплекс млекопитающих высокогорний Западной и Северной Монголии // Зоогеографическое районирование МНР. М. С. 109–123.
- Швецов Ю.Г., Дмитриев П.П., Дуламуцэрэн С., Авармэд Д. 1980. Млекопитающие (Mammalia) Восточного Хангая // Труды биологического ин-та СО АН СССР. Вып. 44. С. 31–58.
- Шевырёва Н.С. 1976. О параллельном развитии некоторых типов зубной системы у грызунов (Rodentia, Mammalia) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Тр. Зоол. ин-та. Л. Т. 66. С. 4–47.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука. 223 с.
- Штайнлехнер С., Пухальский В. 1999. Сезонная регуляция размножения мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. № 1. С. 23–35.
- Энциклопедический словарь. Ф.А. Брокгауз и И.А. Ефрон. Т. 76 (38А). 1903. СПб.
- Юдин Б.С., Галкина Л.И. Потапкина А.Ф. 1979. Млекопитающие Алтае-Саянской горной страны. Новосибирск: Наука, Сибирское отделение. 296 с.
- Abbott P., Thompson A.C., Ferguson E.J., Doerr J.C., Tarapacki J.A., Kostyniak P.J., Syracuse J.A., Carton D.M., Kristal M.B. 1991. Parental opioid-enhancing factor (POEF): Generalisability of effects // *Physiol. Behav.* Vol. 50. P. 933–940.
- Adams M. G. 1980. Odour producing organs of mammals. // *Olfaction in mammals. Symp. Zool. Soc D.M. Stoddart (ed.). London.* Vol. 45. P. 57–86.
- Albone E.S. 1984. *Mammalian semiochemistry. The investigation of chemical signals between mammals.* Chichester, UK: Wiley-interscience. 141 p.
- Albone E.S., Eglinton G. 1974. The anal sac secretion of the red fox (*Vulpes vulpes*): its chemistry and microbiology. A comparison with the anal sac secretion of the lion (*Panthera leo*) // *Life Sci.* Vol. 14. P. 384–400.
- Albone E.S., Perry G. S. 1976. Anal sac secretion of the red fox, *Vulpes vulpes*; volatile fatty acids and diamines: implications for fermentation hypothesis of chemical recognition // *J. Chem. Ecol.* Vol. 2. P. 101–111.
- Albercht E.D., Pepe G.J. 1995. Actions of placental and fetal adrenal steroid hormones in primate pregnancy // *Endocrine Reviews.* Vol. 16. P. 608–648.
- Argyropulo A.I. 1933. Die Gattungen und Arten der Hamster (Cricetinae, Murray, 1866) der Palearktik // *Ztschr. fur Säugetier.* Bd. 8 (3). S. 129–149.
- Aron C. 1979. Mechanisms of control of the reproductive function by olfactory stimuli in female mammals. // *Physiol. Rev.* Vol. 59. No. 2. P. 229–284.
- Allen G.M. 1940. The mammals of China and Mongolia // *Natural History of Central Asia.* American Museum of Natural History. New York. P. II. P. 621–1350.

- Avice J.C. 2000. Phylogeography: The history and formation of species. Inland. Cambridge, MA.: Harvard University Press. 447 p.
- Bandelt H.J., Forster P., Rohlf A. 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific Phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* No. 16 (1). P. 37–48.
- Beck S.G., Handa R.J. 2004. Dehydroepiandrosterone (DHEA): a misunderstood adrenal hormone and spine-tingling neurosteroid? // *Endocrinology*. Vol. 145 (3). P. 1039–1041.
- Bergey's Manual of Determinative Bacteriology. 1974. Eight edition / R. E. Buchanan, N. E. Gibbons (eds). Baltimore: Williams Wilkins Co. 1152 p.
- Bergey's Manual of Systematic Bacteriology / N.R. Krieg (ed.). 1984. Baltimore, London: Williams Wilkins Co. Vol. 1. 964 p.
- Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 1986. / P. H. A. Sneath (ed.). Baltimore, London, Los Angeles, Sydney: Williams Wilkins Co. Vol. 2. 634 p.
- Bishop R.F., Cameron D.J., Barnes G.L., et al. 1976. The aetiology of diarrhea in newborn infants // *P. Diarrhea in Childhood*. Ciba Foundation Symposium 42. New York: Excerpta Medica.
- Blanchard R.J., Nikulina J.N., Sakai R.R., et al. 1998. Behavioral and endocrine change following chronic predatory stress // *Physiol. Behav.* Vol. 63. P. 561–569.
- Borowski S., Dehnel A. 1952. Materialy do biologii Soricidae // *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. C.* Vol. 7. No. 6. P. 305–436.
- Bradley R. D., Baker R.J. 2001. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals // *J. Mammal.* Vol. 82. P. 960–973.
- Breen M. F., Leshner A. I. 1977. Maternal pheromone: A demonstration of its existence in the mouse (*Mus musculus*) // *Physiol. Behav.* Vol. 18. P. 527–529.
- Broes A., Drolet V., Jacques M., Fairbrother J. M., Johnson W. M. 1988. Natural infection with an attaching and effacing *E. coli* in a diarrhetic puppy // *Can. J. Vet. Res.* Vol. 52. P. 280–282.
- Bronson F.H. 1988. Seasonal regulation of reproduction in mammals // *Physiol. Reproduction*. V. II. / E. Knobil, J. Neill, et al. (eds). New York: Raven Press. P. 1831–1872.
- Bronson F.H. 1989. Mammalian reproductive biology. Chicago: The University of Chicago Press. 336 p.
- Brown R.E. 1979. Mammalian social odors: A critical review // *Adv. Study Behav.* Vol. 10. P. 103–162.
- Brown R.E. 1985. The rodents II: Suborder Myomorpha // *Social odours in mammals* / R.E. Brown, D.W. Macdonald (eds). Oxford: Clarendon Press. Vol. 1. P. 345–457.
- Brown R.E., Murdoch T., Murphy P.R., Moger W.H. 1995. Hormonal responses of male gerbils to stimuli from their mate and pups // *Hormon. Behav.* Vol. 29. P. 474–491.

- Brundin A., Andersson G., Andersson K., Mossing T., Kajlquist L. 1978. Short-chain aliphatic acids in the interdigital gland secretion of reindeer (*Rangifer tarandus*), and the discrimination by reindeer // J. Chem. Ecol. Vol. 4. P. 613–622.
- Burger B.V., le Roux M., Spies H.S., Truter V., Bigalke R.C. 1981. Mammalian pheromone studies. IV. Terpenoid compounds and hydroxyesters from the dorsal gland of the springbok, *Antidorcas marsupialis* // Ztschr. Naturforsch. S. 340–343.
- Burger B.V., Tien F. C., le Roux M., Mo W. P. 1996. Mammalian exocrine secretion. X. Constituents of preorbital secretion of grysbok *Raphicerus melanotis* // J. Chem. Ecol. Vol. 22. P. 739–764.
- Burger B.V., Nell A.E., Spies H.S., le Roux M., Bigalke R.C. Brand P.A.J. 1999a. Mammalian exocrine secretion. XII: Constituents of interdigital secretions of bontbok, *Damaliscus dorcas dorcas*, and blesbok *D.d. phillipsi* // J. Chem. Ecol. Vol. 25. P. 2057–2084.
- Burger B.V., Nell A.E., Spies H.S., le Roux M., Bigalke R.C. 1999b. Mammalian exocrine secretion. XIII: Constituents of preorbital secretion of *Damaliscus dorcas dorcas*, and blesbok *D.d. phillipsi* // J. Chem. Ecol. Vol. 25. P. 2085–2097.
- Burger B.V., Greyling J., Spies H.S. 1999c. Mammalian exocrine secretion. XIV: Constituents of preorbital secretion of steenbok, *Raphicerus campestris* // J. Chem. Ecol. Vol. 25. P. 2099–2108.
- Burger B.V., Smith D., Spies S.C., Schmidt C., Schmidt U., Telitsina A.Y. 2001a. Constituents of exocrine secretion of supplementary sacculi of dwarf hamster, *Phodopus sungorus sungorus* // J. Chem. Ecol. Vol. 27. No. 6. P. 1277–1288.
- Burger B.V., Smit D., Spies S.C., Schmidt C., Schmidt U., Telitsina A.Y., Grierson G.R. 2001b. Constituents of secretion of ventral gland of male dwarf hamster, *Phodopus sungorus sungorus* // J. Chem. Ecol. Vol. 27. No. 6. P. 1259–1276.
- Carleton M.D. 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea), with comments on functional interpretations // Misc. Publ. Mus. Zool., Univ. Michigan. No. 146. P. 1–43.
- Carleton M.D., Musser G.G. 1984. Muroid rodents. // Orders and families of recent mammals of the world / S. Anderson, J.K. Jones, Jr. (eds). New York: Wiley.
- Carleton M.D. and Musser G.G. 1989. Systematic studies of Oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): a synopsis of *Microroryzomys* // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. No. 191. 93 p.
- Castro W.L., Matt K.S. 1997. The importance of social condition in the hormonal and behavioral responses to an acute social stressor in the male Siberian hamster (*Phodopus sungorus*) // Hormon. Behav. Vol. 32. P. 209–216.
- Dark J., Zucker Y. 1985. Seasonal cycles in energy balance in Syrian and Siberian hamster // Ann. N.Y. Acad. Sci. Vol. 453. P. 170–181.
- Darrow J.M., Goldman B.D. 1986. Circadian regulation of pineal melatonin and reproduction in the Djungarian hamster. // J. Biol. Rhythms. No. 1. P. 35–45.

- Dehnel A. 1949. Studies on the genus *Sorex L.* // Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska. C. Vol. 4. No. 2. P. 17–102.
- Devor M., Schneider G. E. 1974. Attraction to home-cage odor in hamster pups: specificity and changes with age // Behav. Biol. Vol. 10. P. 211–221.
- DiPirro J.M., Kristal M.B. 2004. Placenta ingestion by rats enhances delta- and kappa- opioid antinociception // Brain Research. Vol. 1014. P. 22–33.
- Dobzhansky T. 1970. Genetics of the evolutionary process. Ch.10. Reproduction isolation. New York, London: Columb. Univer. Press. P. 311–350.
- Doty R.L. 1975. Determination of odour preferences in rodents: A methodological review // Methods in olfactory research / D.G. Moulton, A. Turk, J.R. Johnston (eds). New-York: Academic Press. P. 395–406.
- Doty R. L. 1986. Odor-guided behavior in mammals // Experientia. Vol. 42. P. 257–271.
- Egan E. A. 1981. Neonatal necrotizing enterocolitis // Textbook of Gastroenterology and Nutrition in Infancy / E. Lebenthal (ed.). New York: Raven. P. 979–986.
- Eisenberg J. F., Kleiman D. G. 1972. Olfactory communication in mammals // Ann. Rev. Ecol. System. Vol. 3. P. 1–32.
- Epple G. 1974. Primate Pheromones // Pheromones / M.C. Birch (ed.). New York: American Elsevier. P. 366–385.
- Erb G.E., Wynne-Edwards K.E. 1993. Preimplantation endocrinology in the Djungarian hamster (*Phodopus campbelli*): progesterone, corpora lutea, and embryonic development // Biol. Reproduction. Vol. 49. P. 822–830.
- Ewer R.F. 1968. Ethology of Mammals. New York: Plenum Press.
- Fachbusch V. 1969. Pliozane und pleistozane Cricetinae (Rodentia, Mammalia) aus Polen // Acta Zool. Cracoviensis. Series Zoologia. Vol. 14. P. 99–137.
- Fernando-Warhakulasuriya G. J. P., Stagers J. E., Frost S.C., Wells M. A. 1981. Studies on fat digestion, absorption, and transport in the suckling rat. Fatty acid composition and concentration of major lipid components // J. Lipid Res. Vol. 11. P. 668–674.
- Feoktistova N. Yu. 1995. Sex discrimination by different odors in the dwarf hamsters, *Phodopus roborovskii* and *Phodopus sungorus*. // Chemical signals in vertebrates / R. Apfelbach, D. Muller-Schwarze, K. Reutter, E. Weiler (eds). New York: Plenum Press. P. 333–338.
- Feoktistova N. Yu., Meschersky I.G. 1999. Behavioral responses of dwarf hamsters (*Phodopus roborovskii* and *Phodopus sungorus*) to same-sex and opposite-sex odors in different seasons // Advances in chemical signals in vertebrates. / R.E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P.W. Sorensen (eds). Kluwer Academic / Plenum Publishers. P. 431–436.
- Feoktistova N. Yu., Meschersky I.G. 2005. Seasonal changes in desert hamster *Phodopus roborovskii* breeding activity // Acta Zoologica Sinica. Vol. 51. No. 1. P. 1–6.

- Feoktistova N. Yu., Slesareva A. M., Meschersky I. G. 2004. The hormonal and behavioral response of *Phodopus roborovskii* males to olfactory signals of estrous females of the genus species // Poster paper on 9th Rodens et Spatium. Lublin. 12–16 July. P. 33.
- Ferkin M. H., Sorokin E. S., Renfroe M. W., Johnston R. E. 1994. Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles // *Physiol. Behav.* No. 55. P. 347–353.
- Figala J., Hoffmann K., Goldau G. 1973. Zur Jahresperiodic beim Dsungarischen Zwerghamster *Phodopus sungorus* Pallas // *Oecologia*. Bd. 12. Hb. 2. S. 89–118.
- Flint W. E. 1966. Die Zwerghamster der Palaarctischen fauna. Wittenberg: A. Ziemgen Verl. S. 1–99.
- Gamperl R., Vistorin G., Rosenkranz W. 1978. Comparison of chromosome banding patterns in five members of Cricetinae with comments on possible relationships // *Cariologia*. Vol. 3. P. 343–353.
- Gerling S., Yahr P. 1982. Maternal and paternal pheromones in gerbils // *Physiol. Behav.* Vol. 29. P. 667–673.
- Gorman M. L. 1976. A mechanism for individual recognition by odour in *Herpestes auro-punctatus* // *Anim. Behav.* Vol. 24. P. 141–145.
- Graievskaya B. M., Surov A. V., Meshersky I. G. 1986. The tongue vein as a source of blood in the golden hamster // *Ztschr. Versuchstierkd.* Vol. 28. P. 41–43.
- Greff J. K., Wynne-Edwards K. E. 2005. Placentophagia in native adults, new fathers, and new mothers in the biparental dwarf hamster, *Phodopus campbelli* // *Devel. Psychobiology*. Vol. 47. P. 179–188.
- Greff J. K., Wynne-Edwards K. E. 2006. In Uniparental *Phodopus sungorus*, new mothers, and fathers present during the birth of their offspring, are the only hamsters that readily consume fresh placenta // *Devel. Psychobiol.* Vol. 47. P. 528–536.
- Guhl A. M., Ortman L. L. 1953. Visual patterns of individuals among chickens // *Condor*. Vol. 55. P. 287–298.
- Guimont F. S., Wynne-Edwards K. E. 2006. Individual variation in cortisol responses to acute «on-back» restraint stress in an outbred hamster // *Hormon. Behav.* Vol. 50. P. 252–260.
- Halpin Z. T. 1974. Individual differences in the biological odors of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // *Behav. Biol.* Vol. 11. P. 253–259.
- Halpin Z. T. 1980. Individual odors and individual recognition: review and commentary // *Biol. Behav.* Vol. 5. P. 233–248.
- Halpin Z. T. 1986. Individual odors among mammals: origing and functions // *Advans. Study Behav.* Vol. 16. P. 39–70.
- Hall T. A., 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. // *Nucl. Acids. Symp. Ser.* 41. P. 95–98.
- Hamann U. 1987. Zu Aktivitund Verhalten von drei Taxa der Zwerghamster der Gattung *Phodopus* Miller, 1910 // *Ztschr. Säugetierk.* Bd. 52. No. 2. S. 65–76.

- Hart B.L., Powell K.L. 1990. Antibacterial properties of saliva: role in maternal periparturient grooming and licking wounds // *Physiol., Behav.* Vol. 48. P. 383–386.
- Heisler C. 1984. The marking behavior of the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) // *Biologische Rundschau*. Bd. 22. S. 181–183.
- Heldmaier G. 1975. Metabolic and thermoregulatory responses to heat and cold in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus* // *Compar. Physiol.* Vol. 102. B. No. 2. P. 115–122
- Heldmaier G., Steinlechner S. 1981. Seasonal control of energy requirements for thermoregulation in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) living in natural photoperiod // *J. Comp. Physiol.* Vol. 142B. No. 4. P. 429–437.
- Heldmaier G., Steinlechner S., Rafael J., Latteier B. 1982b. Photoperiod and ambient temperature as environmental cues for seasonal thermogenic adaptation in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) // *Int. J. Biometeorol.* Vol. 26. No. 4. P. 229–345.
- Heldmaier G., Steinlechner S., Rafael J. 1982a. Nonshivering thermogenesis and cold resistance during seasonal acclimatization in the Djungarian hamster // *J. Comp. Physiol.* Vol. 149B. No. 1. P. 1–9.
- Hemelrad J. 1981. De for van Russische hamsters (*Phodopus sungorus*) in Nederland // *Biotechniek*. Vol. 20. No. 7. P. 123–129.
- Herberg L., Buchanan K. D., Herbertz L. M., Kern H. F., Kley H. K. 1980. The Djungarian hamster, a laboratory animal with appropriate hyperglycemia // *Comp. Biochem. Physiol.* Vol. 65. P. 35–60.
- Heth G., Todrank J. 2000. Individual odour similarities across species parallel phylogenetic relationships in the *S. ehrenbergi* superspecies of mole rats // *Animal Behav.* Vol. 60. P. 789–795.
- Hir J. 1997. A short scetch of the evolution and stratigraphy of the Plio-Pleistocene cricetids (Rodentia, Mammalia) in Hungary // *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis*. Vol. 22. P. 43–49.
- Hoffmann K. 1973. The influence of photoperiod and melatonin on testis size, body weight, and pelage colour in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) // *J. Comp. Physiol.* Vol. 85. P. 267–282.
- Hoffmann K. 1978. Effects of short photoperiods on puberty, growth and moult in the Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*). // *J. Reprod. Fertil.* Vol. 54. P. 29–35.
- Holister N. 1912. New mammals from the highlands of Siberia // *Smiths. Misc. Coll.* Vol. 60. No. 14. P. 1–6.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. 2001. MrBayes: A Program for the Bayesian inference of Phylogeny. New York: Rochester.
- Huggins G.R., Preti G. 1976. Volatile constituents of human vaginal secretions // *Am. J. Obstet. Gynecol.* Vol. 126. P. 129–136.

- Hume J.H., Wynne-Edwards K.E. 2005. Castration reduces male testosterone, estradiol, and territorial aggression, but not paternal behavior in biparental dwarf hamster (*Phodopus campbelli*) // *Hormon. Behav.* Vol. 48. P. 303–310.
- International geographic encyclopedia and atlas. 1979. L.: MacMillan Press. P. 1–890.
- Jemiolo B., Andreolini F., Wiesler D., Novotny M. 1978. Variations in mouse (*Mus musculus*) urinary volatiles during different periods of pregnancy and lactation // *J. Chem. Ecol.* Vol. 13. P. 1941–1956.
- Johnston R.E. 1980. Responses of male hamsters to odors of females in different reproductive states // *J. comp. Physiol. Psychol.* Vol. 94. P. 894–904.
- Johnston R.E. 1983. Mechanisms of individual discrimination in hamsters // *Chemical signals in Vertebrates / D. Muller-Schwarze, R.M. Silverstein (eds).* Vol. 3. New York: Plenum Press. P. 245–258.
- Johnston R.E. 1986. Effect of female odors on the sexual behavior of male hamsters // *Behav. Neural. Biol.* Vol. 46. P. 168–188.
- Johnston R.E., Colpin B. 1979. Development of responses to vaginal secretion and other substances in golden hamsters // *Behav. Neural. Biol.* Vol. 25. P. 473–489.
- Johnston R.E., Derzie A., Chiang G., Jernigan P., Ho-Chang L. 1992. Individual scent signatures in golden hamster: evidence for specialization of function // *Anim. Behav.* (in print).
- Jones R. L. 1987. Special considerations for appropriate antimicrobial therapy in neonates // *Vet. Clin. North Am. (Small Anim. Pract.).* Vol. 17. P. 577–602.
- Jones J.S., Wynne-Edwards K.E. 2000. Paternal hamsters mechanically assist the delivery, consume amniotic fluid and placenta, remove fetal membranes, and provide parental care during the birth process // *Hormon. Behav.* Vol. 37. P. 116–125.
- Jordan J. 1971. The establishment of a colony of Djungarian hamster (*Phodopus sungorus*) in the United Kingdom // *J. Inst. Anim. Tech.* P. 56–60.
- Jorgenson J.W., Novotny M., Carmack M., Copland G.B., Wilson S.R., Katona S., Whitten W.K. 1978. Chemical constituents in the urine of the red fox (*Vulpes vulpes*), during the winter season // *Science.* Vol. 199. P. 796–798.
- Kilpatrick S.J., Lee T.C., Moltz H. 1983. The maternal pheromone of the rat: testing some assumptions underlying a hypothesis // *Physiol. Behav.* Vol. 30. P. 539–543.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., Edwards S.V., Paabo S., Villablanca F.X., Wilson A.C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA.* Vol. 86. P. 6196–6200.
- Kowalski K. 2001. Pleistocen rodents of Europe // *Folia Quarternaria.* Vol. 72.

- Krischke N. 1986. Die Murndwinkeldrüsen des Dshungarischer Zwerghamsters *Phodopus sungorus*: struktur und funktion // Saugetierk. Mutt. Bd. 33. No. 2–3. S. 195–204.
- Kumar S., Tamura K., Nei M. 2004. MEGA 3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment // Briefing in Bioinformatics 5. P. 150–163.
- Lai S. C., Vasilieva N. Yu., Johnston R.E. 1996. Different odors providing sexual information in Djungarian hamsters: Evidens for across-odor code // Hormon. Behav. Vol. 30. P. 317–323.
- Lake A. M., Walker W. A. 1977. Neonatal necrotizing enterocolitis: a disease of altered host defense // Clin. Gastroenterol. Vol. 6. P. 463–480.
- Laskowsky M. 1955. Enzymes and protein metabolism, chymotrypsinogens and chymotrypsin // Methods Ensymology. Vol. 2. P. 8–26.
- Lavocat R., Parent J. P. 1985. Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil and living rodents // Evolutionary relationships among rodents, a multidisciplinary analysis / W.P. Luckett and J.-L. Hartenberger (eds). New York, L.: Plenum Press. P. 333–354.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesacov A.S., Abramson N.I. 2007. Molecular phylogens of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrom b gees // Zoologica Scripta. Vol. 36 (6). P. 547–563.
- Lederer E. 1949. Chemistry and biochemistry of some mammalian secretions and excretions // J. Chem. Soc. P. 2115–2125.
- Lee T.M., Moltz H. 1980. How rat young govern the release of a maternal pheromone // Physiol. Behav. Vol. 24. P. 963–989.
- Lee T.M., Moltz H. 1984a. The maternal pheromone and brain development in preweanling rat // Physiol. Behav. Vol. 33. P. 385–390.
- Lee T.M., Moltz H. 1984b. The maternal pheromone and deoxycholic acid in relation to brain myelin in the preweanling rat // Physiol. Behav. Vol. 33. P. 391–395.
- Leon H. 1974. Maternal pheromone // Physiol. Behav. Vol. 13. P. 441–453.
- Leon M. 1975. Dietary control of pheromone in the lactating rat // Physiol. Behav. Vol. 14. P. 311–319.
- Leon M. 1983. Chemical communication in mother - young interactions // Pheromones and reproduction in mammals / J.G. Vandenberg (ed.). New York: Accademic Press. P. 39–77.
- Leon M., Moltz H. 1971. Maternal pheromone: discrimination by preweaning albino rats // Physiol. Behav. Vol. 7. P. 265–267.
- Leon M., Moltz H. 1972. The development of pheromonal bond in the albino rat // Physiol. Behav. Vol. 8. P. 683–686.
- Leonard S.T., Ferkin M.H. 1999. Prolactin and testosterone mediate seasonal differences in male preference for the odors of females and the attractiveness

- of male odors to females // Advances in chemical signals in vertebrates. / R.E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P.W. Sorensen (eds). Kluwer Academic / Plenum Publishers. P. 437–443.
- Lerchi A., Schlatt S. 1993. Influence of photoperiod on pineal melatonin synthesis, fur color, body weight, and reproductive function in the female Djungarian hamster, *Phodopus sungorus* // Neuroendocrinology. Vol. 57. P. 359–364.
- Madubunyi L.C., Hassanali A., Ouma W., Nyarango D., Kabp J. 1996. Chemoeological role of mammalian urine in host location by tsetse, *Glossina spp.* (Diptera: Glossinidae) // Chem. Ecol. Vol. 22. P. 1187–1199.
- Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Third edition. 2005. Vol. 2. / D.E. Wilson, D. Reeder (eds). Baltimore: The J. Hopkins University Press.
- Masuda A., Oishi T. 1988. Effects of photoperiod and temperature on body weight, food intake, food storage and pelage color in the Djungarian hamster, *Phodopus sungorus* // J. Exp. Zool. Vol. 248. No. 2. P. 134–139.
- Milette J.J., Turek F.W. 1986. Circadian and photoperiodic effects of brief light pulses in male Djungarian hamsters. // Biol. Reprod. Vol. 35. P. 336–346.
- Miller G. S. 1910. Two new Genera of Murine Rodents // Smiths. Misc. Coll. Vol. 52. P. 4.
- Mo W.P., Burger B.V., le Roux M., Spies H.S 1995. Mammalian exocrine secretion. IX. Constituents of preorbital secretion of oribi, *Ourebia ourebi* // Chem. Ecol. Vol. 21. P. 1191–1215.
- Moltz H. 1984. Of rats and infants and necrotizing enterocolitis // Perspectives in Biology and Medicine. Vol. 27. № 3. P. 327–334.
- Moltz H., Lee T. M. 1981. The maternal pheromone of the rat: identity and functional significance // Physiol. Behav. Vol. 26. P. 301–306.
- Moltz H., Lee T. M. 1983. The coordinate roles of mother and young in establishing and maintaining pheromonal symbiosis in rat // Symbiosis in Parent-Youngs Interactions / L.A. Rosenblum, H. Molts (eds). New York: Plenum Press. P. 45–60.
- Moltz H., Lendahy L., Rowland D. 1974. Prolongation of pheromone emission in the maternal rat // Physiol. Behav. Vol. 12. P. 409–412.
- Murphy E.L., Flath R.A., Black D.R., Mon T.R., Teranishi R., Timm R.M., Howard W.E. 1978. Isolation, identification and biological activity assay of chemical fractions from estrus urine attractive to the coyote // Flavor Chemistry of Animal Foods. ACS Symposium Series 190 / R.W. Bullard (ed.). Washington: American Chemical Society. P. 66–77.
- Neter E. 1976. *Escherichia coli* as a pathogen // J. Pediatr. Vol. 89. P. 166–168.
- Neumann K., Michaux J., Lebedev V., Yigit N., Colak E., Ivanova N., Poltoraus A., Surov A., Markov G., Maak S., Naumann S., Gattermann R. 2006. Molecular phylogeny of the Cricetinae subfamily based on the mitochondrial

- cytochrome b and 12S rRNA genes and the nuclear vWF gene // J. Mol. Phylog. Evol. Vol. 39. No. 1. P. 135–148.
- Nung S., Zhou L., Zhang B., Z Yao T., Zou G. 2007. Phylogeographical patterns in China based on mitochondrial cytochrome b gene of great gerbil *Rhombomys opimus* // Материалы международной конференции «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики». М.: КМК. с. 162–164.
- Ohloff G. 1987. Recent developments in the field of naturally occurring aroma compound // Fortsch. Chem. Organ. Naturst. Bd. 35. S. 431–527.
- Palchykova S., Deboer T., Tobler I. 2003. Seasonal aspect of sleep in the Djungarian hamster // BMC Neuroscience. 4:9 doi: 10.1186/1471-2202-4-9. (электронный журнал)
- Pallas P.S. 1773. Reise durch verschiedene Provinzen des Russuschen Reichs. Th. 2. S.-Ptb.: K. Acad. Wiss. P. 369–744.
- Pallas P.S. 1778. Novae species quadrupedum e glirum ordine. Erlangae.
- Pallas P.S. 1811. Zoographia Rosso-Asiatica, sistens omnium animalis in extenso Imperio Rossico et adjacentibus maribus observatorum recensionem domicila, mores et desriptiones, anatomen atque icons plurimorum. Petropoli. S.-Ptb.: K. Acad. Wiss. Vol.1.
- Parent, J.P. 1983. Anatomis et value systematique de l'oreill moienne des rongeurs actueles et fossiles // Mammalia. T. 47. No. 1. P. 93–122.
- Parkening T.A., Collins T.J. 1991. Reproduction, pregnancy and circulating reproductive hormones in the lactating Siberian hamster (*Phodopus sungorus*) // J. Exp. Zool. No. 257(3) P. 401–407
- Pellis S.M., Pellis V.C. 1989. Targets of attack and defense in play-fighting of Djungarian hamster *Phodopus campbelli*: links to fighting and sex // Aggressive Behavior. Vol. 15. P. 217–234.
- Pheromones and Reproduction in Mammals. 1983. / J.G. Vandenberg (ed.). New York: Academic Press. 298 p.
- Potapova E.G., Lebedev V.S. 2007. Evolution of *Phodopus* Miller, 1910 (Cricetinae, Rodentia) from morphological viewpoint // 5th European Congress of Mammalogy // J. Mammal. (n.s.). Supl. Vol. 1. P. 151.
- Powers J.B., Bergondy M.L., Matochik J.A. 1985. Male hamster sociosexual behaviors: effects of testosterone and its metabolites // Physiol. Behav. No. 35. P. 607–616.
- Pucek Z. 1963. Seasonal changes in the braincase of some representatives of the genus *Sorex* from the Palearctic // J. Mammal. Vol. 44. № 4. P. 523–536.
- Quay W.B. 1962. Apocrine sweat glands in the *angulus oris* of microtine rodents // J. Mammal. Vol. 43. P. 303–310.
- Quay W.B. 1963. Variation and significance of the apocrine sudoriferous glands of the oral lips and angle of rodents // Amer. Zool. Vol. 3. P. 554.

- Quay W.B. 1965. Comparative survey of the sebaceous and sudoriferous gland of the oral lips and angle in rodents // J. Mammal. Vol. 46. P. 23–37.
- Quay W.B. 1968. The specialized posterolateral sebaceous glandular regions in microtine rodents // J. Mammal. Vol. 49. P. 427–445.
- Quay W.B. 1972. Integument and environment: glandular composition, function, and evolution // Am. Zool. Vol. 12. P. 95–108.
- Rasa A.E. 1973. Marking behaviour and its social significance in African dwarf mongoose *Helogate undulata rufula* // Ztschr. Tierpsychol. Vol. 32. P. 293–318.
- Rausch R.L., Bridgens J.G. 1989. Structure and function of sudoriferous facial glands in Nearctic Marmots, *Marmota* spp. (Rodentia: Sciuridaie) // Zool. Anz. Bd. 223. P. 265–282.
- Reasner D.S., Johnston R.E. 1987. Scent marking by dwarf hamsters (*Phodopus sungorus campbelli*) in response to conspecific odors // Behav. Neural Biol. Vol. 48. P. 43–48.
- Reburn J.R., Wynne-Edwards K.E. 1999. Hormonal changes in males of a naturally biparental and a uniparental mammal // Hormon. Behav. Vol. 35. P. 163–176.
- Reichstein H. 1962. Beitrage zur Biologie eines Steppennagers, *Microtus agrestis* L., (*Phaeomys*) *brandtii* // Ztschr. Säugetierk. Bd. 86. Hf. 3. P. 146–163.
- Rensberger M. 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals // J. Paleont. Vol. 47. No. 3. P. 55–70.
- Romanenko S.A., Volobouev V.T., Perelman P.L., Lebedev V.S., Serdukova N.A., Trifonov V.A., Biltueva L.S., Nie W., O'Brien C.M., Bulatova N.Sh., Feringson-Smith M.A., Yang F., Graphodatsky A.S. 2007. Kariotype evolution and phylogenetic relationships of hamsters (Cricetidae, Muroidea, Rodentia) inferred from chromosomal painting and banding comparison // Chrom. R. Vol. 11. No. 24. P. 1–15.
- Ross P.D., Cameron D.M. 1989. A comparison of the physical development and ontogeny of behavior in the Djungarian hamster and the Desert hamster // Acta Theriol. Vol. 34. No. 18. P. 253–268.
- Ross P.D. 1994. *Phodopus roborovskii* // Mammalia Species. Cumulative index for mammalian Species published by American Society of Mammalogists. № 459 Link to PDF: <http://www.science.smith.edu/departments/Biology/VHAYSSSEN/msi/pdf/iOo76-3519-01-0001.pdf>
- Ross P.D. 1995. *Phodopus campbelli* // Ibid. № 459. P. 1–4.
- Ritter F.J., Bruggemann I.E.M., Gut J., Persoons C.J. 1982. Recent pheromone research in the Netherlands on muskrats and some insects // Insect Pheromone Technology: Chemistry and Applications. ACS Symposium Series. B.A. Leonhardt and M. Beroza (eds). №190. Washington: American Chemical Society. P. 107–130.

- Sachs B.D. 1997. Erection evoked in male rats by airborne scent from estrous females // *Physiol. Behav.* Vol. 62. P. 921–924.
- Satunin K.A. 1902. Neue Nagetiere aus Centralasien // *Ежег. Зоол. Муз. Импер. АН. Изд. Императорской Академии Наук.* Т. 7. С. 39–41.
- Schierwater B., Klingel H. 1984. Food digestibility and water requirements in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus* // *Ztschr. Säugetierk.* Bd. 50 (1). P. 35–39.
- Schlenker E.H. 1985. Ventilation and metabolism of the Djungarian hamster, (*Phodopus sungorus*) and the albino mouse // *Compar. Biochem. and Physiol.* Vol. 82 A. № 2. P. 293–295.
- Shaohua Z. 1984. A revision of the fossil cricetinea (Rodentia, Mammalia) from Zhoukoudain, the Peking Man site // *Vertebrata PalAsiatica.* Vol. 22. P. 179–197.
- Shaohua Z., Cai B. 1991. Fossil micromammals from the Donggou section of Dongyazitou Yuxian country, Hebei province // *Contribution to INQUA.* XIII. P. 100–131.
- Schmid M., Haaf T., Weis H., Schempp W. 1986. Chromosomal homologies in hamster species of the genus *Phodopus* (Rodentia, Cricetinae) // *Cytogenetica and Cell Genetics.* No. 43. P. 168–173.
- Schneider S., Roessli D., Excoffier L. 2000. ARLEQUIN. Version 2.000. University of Geneva. Switzerland.
- Schulz S. 1986. The role of ozone/oxygen in clindamycin-associated enterocolitis in Djungarian hamster (*Phodopus sungorus sungorus*) // *Lab. Anim.* Vol. 20. No. 1. P. 41–48.
- Schum J.E., Wynne-Edwards K.E. 2005. Estradiol and progesterone in paternal and non-paternal hamsters (*Phodopus*) becoming fathers: conflict with hypothesized roles // *Hormon. Behav.* Vol. 47. P. 410–418.
- Smith H. W., Crabb W. E. 1961. The faecal bacteria flora of animal and man: its development in the young // *J. Pathol. Bacteriol.* Vol. 82. P. 53–66.
- Soini A.H., Wiesler D., Apfelbach R., König P., Vasilieva N., Novotny M.V. 2005. Comparative investigation of the volatile urinary profiles in different *Phodopus* hamster species // *J. Chem. Ecol.* Vol. 31. No. 5. P. 1125–1147.
- Sokolov V.E., Vasilieva N.Yu., Zinkevich E.P. 1992. Influence of specific skin glands on the sexual maturation of male golden and Campbell's hamsters // *Chemical signals in vertebrate.* Doty R., Muller -Schvarze D. (eds). Vol. 6. N.Y.: Plenum Press. P. 59–262.
- Spener F., Mangold H.K., Sansone G., Hamilton J.G. 1969. Long-chain alkyl acetates in the preputial gland of the mouse // *Biochim. Biophys. Acta.* Vol. 192. P. 516–521.
- Spyropoulos B., Ross P.D., Moens P.B., Cameron D.M. 1982. The synaptonemal complex karyotypes of the Palearctic hamsters, *Phodopus roborovskii* Satunin and *Phodopus sungorus* Pallas // *Chromosoma.* Berlin. Vol. 86. P. 397–408.

- Stafford M., Horning M.G., Zlatkis A. 1976. Profiles of volatile metabolites in body fluids // J. Chromatogr. Vol. 126. P. 495-502.
- Steinlechner S. 1998. Djungarian hamster and/or Siberian hamster: who is who? // European Pineal Society News. № 38. P. 7-11.
- Sweet A.Y. 1980. Epidemiology // Neonatal Necrotizing Enterocolitis / E.G. Brown, A.Y. Sweet (eds). New York: Grune and Station.
- Swofford D.L. 1998. PAUP—Phylogenetic Analysis using Parsimony (and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- The golden hamster reproduction and behavior. 1985 / H.I. Siegel. (ed.). N.Y.: Plenum Press.
- Thomas O. 1905. A new *Cricetulus* from Mongolia // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. 15. No. 87. P. 322–323.
- Tomas O. 1908. The Duke of Bedford's zoological exploration in eastern Asia, XI // On mammals from the provinces of Shansi and Shen-si, northern China. Proc. Zool. Soc. London. P. 963–983.
- Trojan M. 1979. Vergleichende Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Nierenfunktion der Palaartischen Hamster *Cricetus cricetus* (Leske, 1779), *Mesocricetus auratus* (Waterhouse, 1839), *Cricetulus griseus* (Milne-Edwards, 1867) und *Phodopus songorus* (Pallas, 1770) // Zool. Jahr. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere. Bd. 83. № 2. P. 192-223.
- Vasilieva N. Yu. Is the involvement of specific skin glands in regulation of reproductive development a general phenomenon? // 2nd Eur. Cong. Mammal. Abstr. oral and poster papers / Gurnell. J. (ed.). 1995. Southampton: University Press. P. 85.
- Vasilieva N. Yu. 2000. Odor cues Influencing sexual maturation in Mongolian gerbils // Chemical signals in vertebrate. IX. Cracov. Abstr. P. 90.
- Vasilieva N. Yu., Cherepanova E.V., Safronova L.D. 1999. Influence of cats' urinary chemosignals on sexual maturation and meiosis in Campbell's hamster males (*Phodopus campbelli*) // Adv. Chem. Signals in Vertebrates / R.E. Johnston et al. (eds). New York: Kluwer Acad. Plenum Publishers. P. 445–455.
- Vasilieva N. Yu., Petrova E.V., Apfelbach R. 1996. The role of out and alte breeding experience for social odours preference in mate choice in two Dwarf hamster (*Phodopus campbelli* and *Phodopus sungorus*) // Etholog. August. Groningen. Programm und Kurzfassungen. KV. S. 25–30.
- Voeltier D., Breitmaier E., König W., Gupta D., Breitmaier G. 1970. Isolierung von Oxindol aus Urin von Kindern // Ztschr. Naturforsch. Bd. 26b. S. 1380–1381
- Voznessenskaya V.V. et al. 1999. Long-lasting effects of chemical exposures in mice // Advances Signal in Vertebrates / R.E. Johnston, D. Muller-Schwarze, P.W. Sorensen (eds). Kluwer Academic/ Plenum Publishers. P. 563–572.
- Wade G.N., Bartness T.J. 1984. Effects of photoperiod and gonadoectomy on food intake, body weight and body composition in Siberian hamsters // Am. J. Physiol. Vol. 246. No. 1. P. R26–R30.

- Walro J.M., Meier P.T., Svendsen G.E. 1983. Anatomy and histology of the scent glands associated with the oral angle in Woodchucks // J. Mammal. Vol. 64. No.4. P. 701–703.
- Walsberg G.E., Treacy R.E., Hoffman C.M. 1997. Do metabolic responses to solid radiation scale directly with intensity of irradiance? // Exper. Biol. Vol. 200. P. 2115–2121.
- Wasteson Y., Olsvik O., Skanacke E., Bopp C.A., Fossum K. 1988. Heat-stable-enterotoxin-producing *Escherichia coli* strains isolated from dogs // J. Clin. Microbiol. Vol. 26. P. 2564–2566.
- Weiner J., Heldmaier G. 1987. Metabolism and thermoregulation in two races of Djungarian hamster: *Phodopus sungorus sungorus* and *Phodopus sungorus campbelli* // Compar. Biochem. Physiol. Vol. 86 A. No. 4. P. 639–642.
- Wellington J.L., Byrne K.J., Preti G., Beauchamp G.K., Smith A.B. 1979. Perineal scent gland of wild and domestic guinea pigs. A comparative chemical and behavioral study // J. Chem. Ecol. No. 5. P. 737–751.
- White S.J., White R.E. C., Thorpe W.H. 1970. Acoustic basis for individual recognition in the gannet // Nature, London. Vol. 225. P. 1156–1158.
- Wilson E. D. 1970. Chemical communication within animal species // Chemical Ecology / E. Sondheimer, J.B. Simeone (eds). New York: Academic Press. P. 133–155.
- Wynne-Edwards K.E. 1987. Evidence for obligate monogamy in the Djungarian hamster, *Phodopus campbelli*: pup survival under different parenting condition // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 20. P. 528–536.
- Wynne-Edwards K.E. 1988. Evolution of parental care in *Phodopus*: conflict between adaptations for survival and adaptations for rapid reproduction // Amer. Zool. Vol. 38. P. 238–250.
- Wynne-Edwards K.E. 1995. Biparental care in Djungarian but not Siberian dwarf hamster (*Phodopus*) // Anim. Behav. Vol. 50. P. 1571–1585.
- Wynne-Edwards K.E. 2003. From dwarf hamster to daddy: the intersection of ecology, evolution, and physiology that produces paternal behavior // Adv. Study Behav. 32. P. 207–261.
- Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D. 1987. Behavioral interactions differentiate Djungarian (*Phodopus campbelli*) and Siberian (*Phodopus sungorus*) hamster // Can. Zool. Vol. 65. P. 2229–2235.
- Wynne-Edwards K.E., Lisk R.D. 1989. Differential effects of parental presence on pup survival in two species of dwarf hamster (*Phodopus sungorus* and *Phodopus campbelli*) // Physiol. Behav. Vol. 45. P. 465–469.
- Wynne-Edwards K.E., Reburn C.J. 2000. Behavioural endocrinology of mammalia fatherhood // Trends Ecol. Evol. Vol. 15. P. 464–468.
- Wynne-Edwards K.E., Surov A.V., Telitsyna A. Yu. 1992. Field studies of chemical signaling: direct observation of dwarf hamster (*Phodopus*) in Soviet Asia //

- Chemical signals in vertebrates. / R.J. Doty, D. Muller-Schwarze (eds). New York. P. 485–492.
- Wynne-Edwards K.E., Surov A.B., Telizina A.Yu. 1999. Endogenous activity differences within the genus *Phodopus* // *J. Mammal.* Vol. 80. P. 855–865.
- Zhan X., Wang D. 2004. Energy metabolism and thermoregulation of desert hamster (*Phodopus roborovskii*) in Hunshandake desert of Inner Mongolia, China // *Acta Theriol. Sinica.* Vol. 24. № 2. P. 152–159.
- Zhang J.X., Cao C., Gao H., et al. 2003. Effects of weasel odor on behavior and physiology of two hamster species // *Physiol. Behav.* Vol. 79. P. 549–552.
- Zou G., Zhou L., Zha X., Zhang B., Zhao T., Liang J. 2007. Geographical pattern and historical demography of midday gerbil mitochondrial DNA control region // *Материалы международной конференции «Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики»*. М.: КМК. С. 73–85.
- Zucker I., Johnston P.G., Frost D. 1980. Comparative, physiological and biochronometric analysis of rodent seasonal reproductive cycles // *Prog. Reprod. Biol.* No. 5. P. 102–103.
- Xie J., Zhang Z. 2005. Mitochondrial DNA phylogeography of populations of *Cricetulus triton* in the north China plain // *J. Mammal.* Vol. 86. No. 4. P. 833–840.

Содержание

Введение	3
Часть I. История описания, систематика, филогеография мохноногих хомячков и создание лабораторных колоний	7
Глава 1. История описания видов рода <i>Phodopus</i> и создание лабораторных колоний	7
Глава 2. Систематическое положение рода <i>Phodopus</i> в подсемействе Cricetinae и видов в пределах рода. Механизмы изоляции	24
2.1. Пре- и постзиготические механизмы изоляции у хомячков	29
Глава 3. Распространение и биотопическая приуроченность	43
Глава 4. Кариологические особенности	50
Глава 5. Происхождение и филогения (<i>глава написана совместно с И.Г. Мецкерским</i>)	56
Часть II. Морфология мохноногих хомячков	84
Глава 6. Фенотипические особенности видов	84
Глава 7. Кожно-волосая покров (<i>глава написана совместно с О.Ф. Черновой</i>)	89
Глава 8. Строение черепа (<i>глава написана совместно с Е.Г. Потаповой</i>)	134
Глава 9. Системы внутренних органов	153
Часть III. Функциональное значение экскретов	174
Глава 10. Химический состав экскретов	174
Глава 11. Бактериальный компонент секрета специфических комплексов углов рта хомячка Кэмпбелла	178
Глава 12. Своеобразные функции секретов специфических кожных желез	187
12.1. Значение секрета дополнительных мешочков в углах рта для организма взрослых особей хомячка Кэмпбелла	187
12.2. Влияние секрета дополнительных мешочков в углах рта на рост и развитие детенышей хомячка Кэмпбелла	197
12.3. Влияние биологически значимых экскретов взрослых особей хомячка Кэмпбелла и джунгарского на половое созревание их детенышей	219
Глава 13. Роль секретов специфических кожных желез и других естественных метаболитов в химической коммуникации каждого из исследуемых видов	222
13.1. Значение различных естественных экскретов для распознавания пола	227
13.2. Роль различных естественных экскретов в распознавании физиологического состояния	235
13.3. Роль запахов различных экскретов в индивидуальном распознавании	239
ЧАСТЬ IV. Физиология мохноногих хомячков	246
Глава 14. Энергетический обмен и терморегуляция (<i>глава написана совместно с И.Г. Мецкерским</i>)	246

Глава 15. Потребность в воде и азоте (<i>глава написана совместно с И.Г. Мецкерским</i>)	259
Глава 16. Радиорезистентность	273
Часть V. Экология, поведение и химическая коммуникация мохноногих хомячков	
Глава 17. Численность и продолжительность жизни	275
Глава 18. Убежища и запасание корма	280
Глава 19. Особенности питания	283
Глава 20. Особенности поведения мохноногих хомячков в природе и в условиях, приближенных к естественным	287
20.1. Поведение хомячков Кэмпбелла и джунгарского в природе	289
20.2. Поведение самцов хомячка Кэмпбелла в период рецептивности самок	290
20.3. Поведение хомячка Роборовского в условиях вольерного содержания при естественном световом и температурном режимах	292
Глава 21. Беременность. Особенности роста и развития детенышей	298
21.1. Рецептивность и беременность	298
21.2. Особенности постнатального развития детенышей в разные сезоны года при содержании в условиях естественного светового и температурного режимов	301
21.3. Сроки полового созревания	310
21.4. Смертность детенышей при содержании в условиях естественного температурного и светового режимов	313
21.5. Формирование поведенческого репертуара в постнатальном онтогенезе	314
21.6. Популяционные различия постнатального онтогенеза хомячка Кэмпбелла	315
Глава 22. Взаимоотношения между родителями и детенышами. Отцовская забота о потомстве	321
Глава 23. Влияние гетероспецифических сигналов на поведение мохноногих хомячков	325
23.1. Межвидовые хемокоммуникативные взаимоотношения	325
23.2. Поведенческие, морфологические и гормональные реакции мохноногих хомячков на запахи хищника	330
Глава 24. Сезонные особенности	339
24.1. Фотопериодизм	339
24.2. Изменение массы тела	343
24.3. Сезонные особенности размножения	349
24.4. Динамика изменения тестостерона и кортизола в течение года	354
24.5. Сезонные особенности поведенческой реакции на запаховые сигналы особей-конспецификов	358
24.6. Сезонные особенности гормональных ответов самцов на запаховые сигналы особей-конспецификов	363
Заключение	375
Литература	384



Рис. 2.3. Ареал хомячка Кэмпбелла (обозначен красными треугольниками) и ареал джунгарского хомячка (обозначен синими треугольниками).



Рис. 3.2. Типичный биотоп джунгарского хомячка в Восточном Казахстане (район пос. Шидерты, Павлодарская область).



Рис. 3.3а. Джунгарский хомячок в естественном биотопе (район деревни Новониколаевка) (фото П.А. Сорокина).



Рис. 3.4. Типичный биотоп хомячка Кэмпбелла (Западная форма) в Чуйской степи.



Рис. 3.5. Типичный биотоп хомячка Кэмпбелла (Западная форма) в Курайской степи.



Рис. 3.6. Типичный биотоп хомячка Кэмпбелла (Восточная форма) в пойме р. Тола (Монголия) (фото А.В. Сурова).



Рис. 3.6а. Хомячок Кэмпбелла в естественном биотопе (фото А.В. Сурова).



Рис. 3.7. Перекрытие типичных биотопов хомячка Кэмпбелла (Западная форма) (закрепленные пески) и хомячка Роборовского (песок) в пойме р. Ширэгийн-гол (Восточный край котловины Больших Озер, Монголия) (фото А.В. Сурова).



Рис. 3.8. Типичный биотоп хомячка Роборовского (район оз. Орог-Нур, Монголия) (фото А.В. Сурова).



Рис. 3.9. Типичный биотоп хомячка Роборовского в Зайсанской котловине.

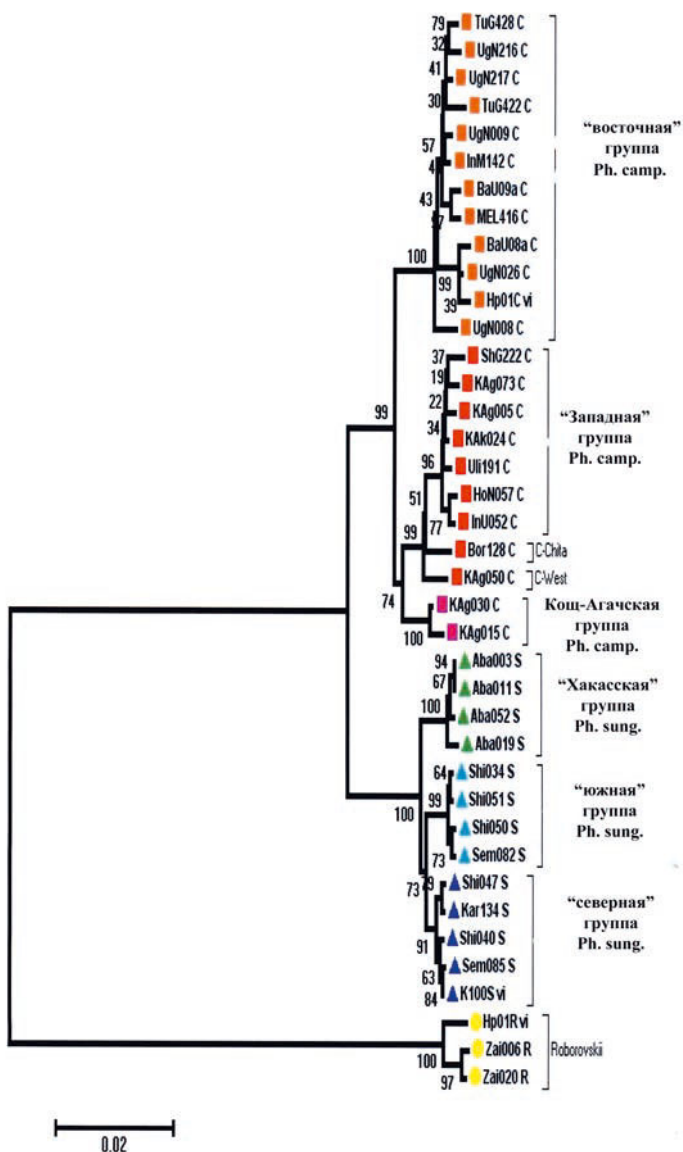


Рис. 5.12. Кладограмма гаплотипов объединенного участка мтДНК хомячков рода *Phodopus*, построенная методом ближайшего соседа (NJ) (K2P). Числа в узлах — индексы бутстрепа (1000 репликаций).

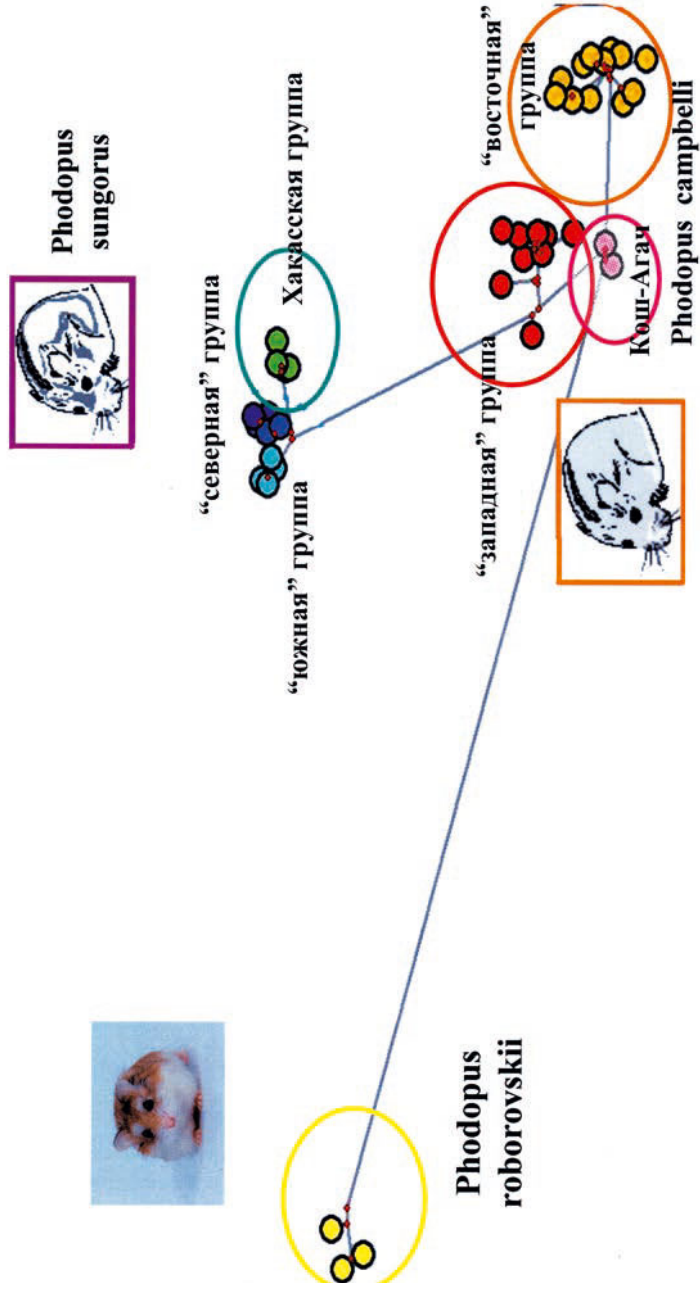


Рис. 5.13. Схема, отражающая последовательность основных филогенетических событий в эволюции рода *Phodopus*.



Рис. 6.1. Внешний вид джунгарского хомячка летом.



Рис. 6.2. Внешний вид джунгарского хомячка зимой.



Рис. 6.3. Внешний вид хомячка Кэмпбелла, принадлежащего к «Восточной» группе, летом.

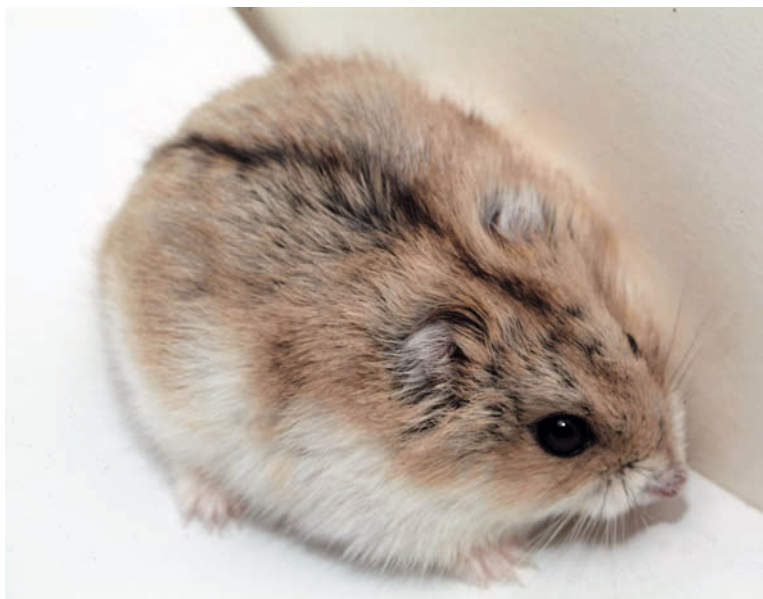


Рис. 6.4. Внешний вид хомячка Кэмпбелла, принадлежащего к «Восточной» группе, зимой.



Рис. 6.5. Внешний вид хомячка Роборовского летом.

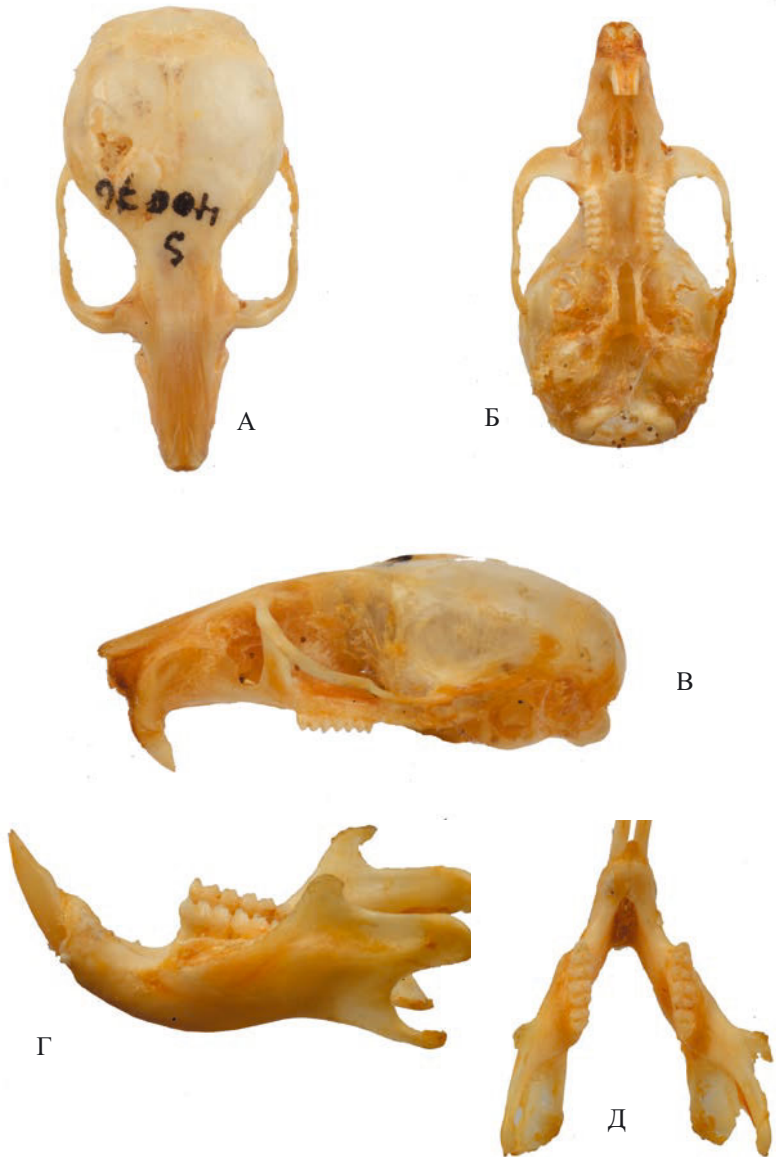


Рис. 8.1. Внешний вид черепа *Ph. roborovskii* по экз. № S-400765 из колл. Зоологического музея Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (ЗММУ): А (сверху), Б (снизу), В (сбоку), Г — внешний вид нижней челюсти (сбоку), Д — внешний вид нижней челюсти (сверху).

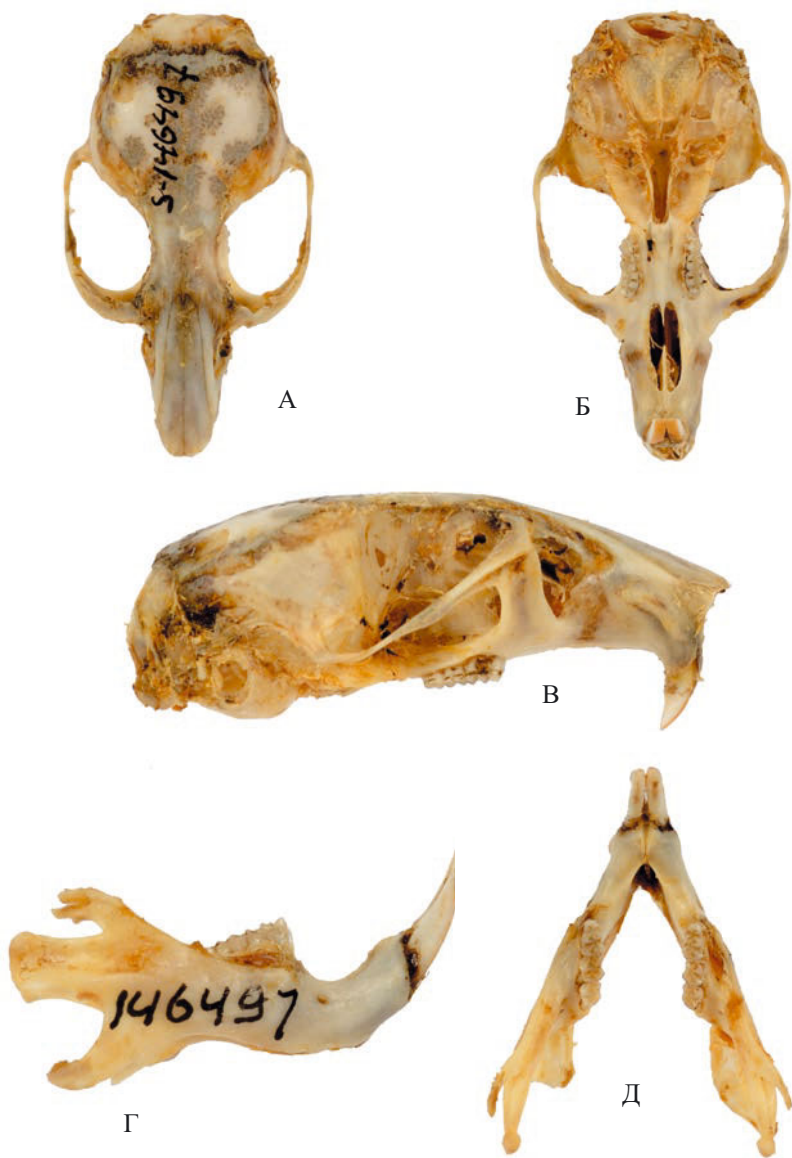


Рис. 8.2. Внешний вид черепа *Ph. campbellii* по экз. № S-146497 из колл. ЗММУ: А (сверху), Б (снизу), В (сбоку), Г — внешний вид нижней челюсти (сбоку), Д — внешний вид нижней челюсти (сверху).

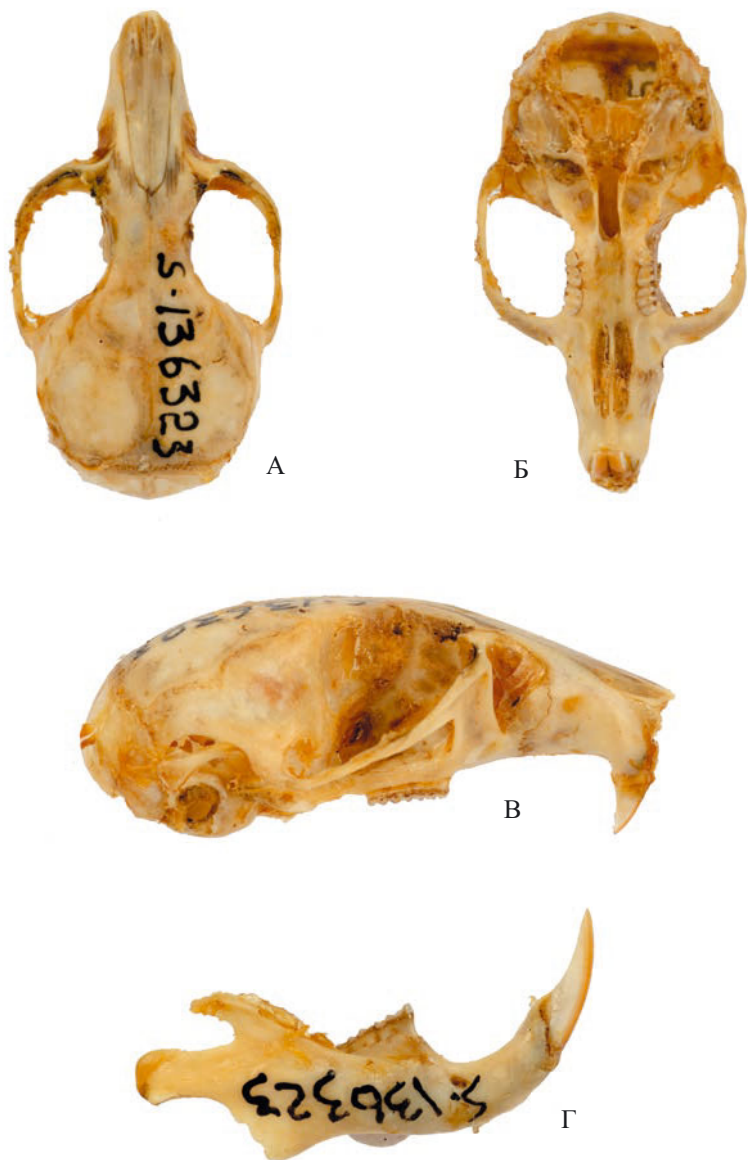


Рис. 8.3. Внешний вид черепа *P. sungorus* по экз. № S-136323 из колл. ЗММУ: А (сверху), Б (снизу), В (сбоку), Г — внешний вид нижней челюсти (сбоку).

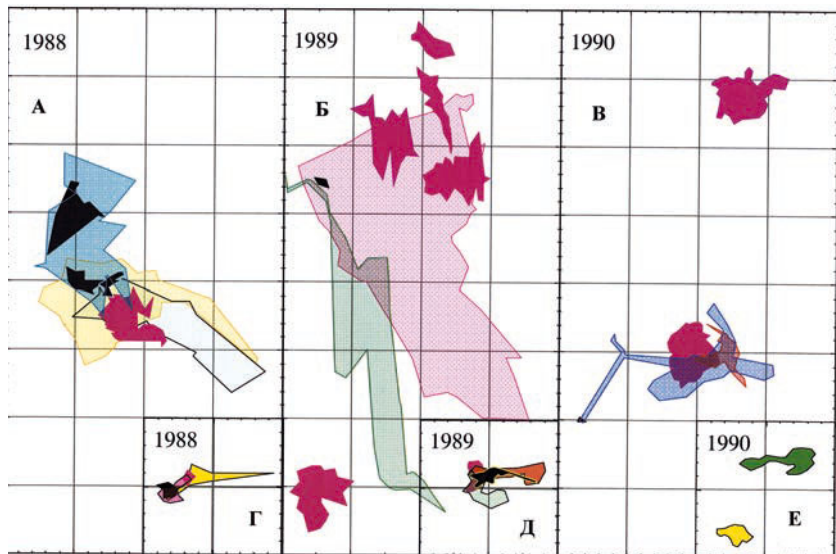
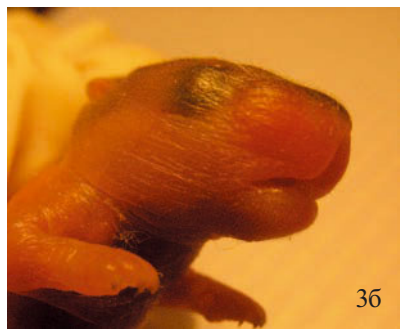


Рис. 20.1. Конфигурация индивидуальных участков хомячков Кэмпбелла и джунгарского (Хакасия) в разные годы наблюдений (Тува, 1989–1990) (рисунок предоставлен А.В. Суоровым). Розовым и черным цветом обозначены участки самок, иные цвета — участки самцов.





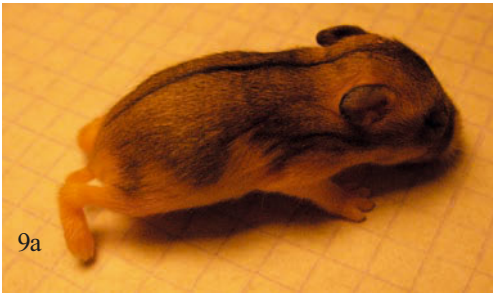


Рис. 21

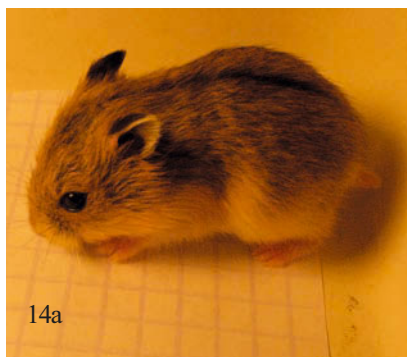
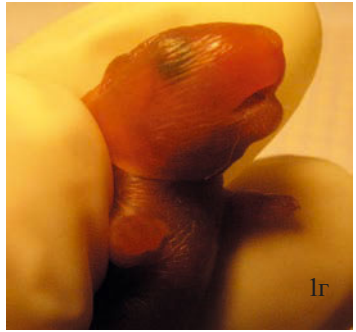


Рис. 21.1а – 21.14а — внешний вид детенышей хомячка Кэмпбелла с 1-го по 14-й день развития;

Рис. 21.1б – 21.14б — внешний вид головы хомячка Кэмпбелла с 1-го по 14-й день развития.



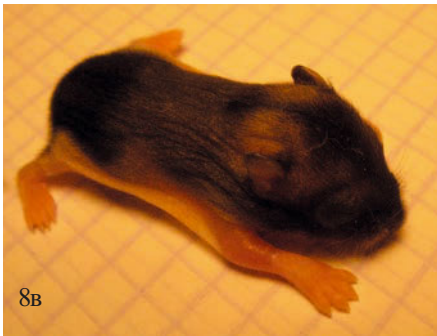


Рис. 21

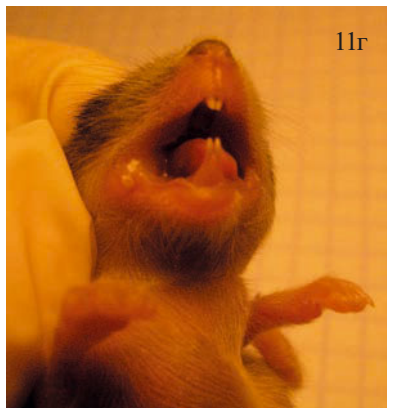
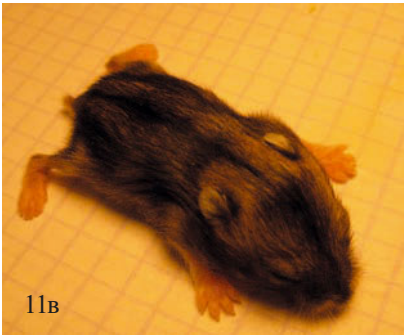
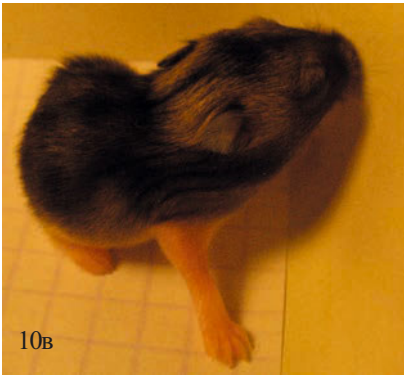
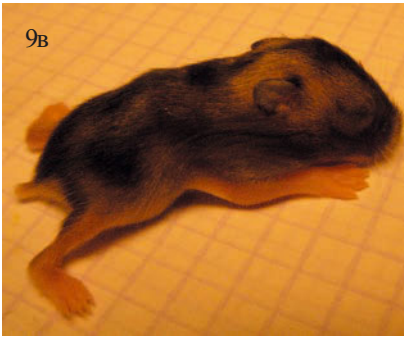


Рис. 21

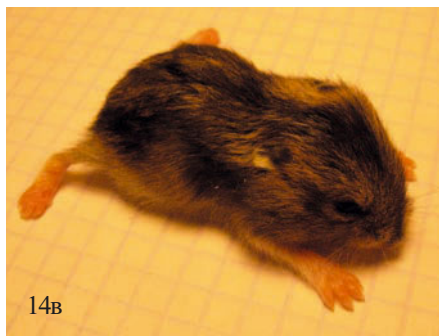
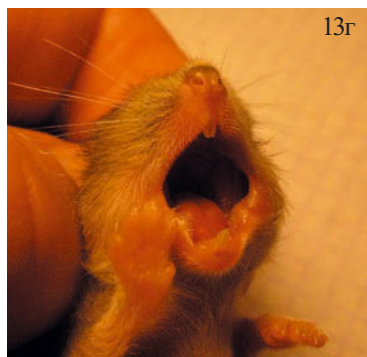


Рис. 21.1в – 21.14в — внешний вид детенышей джунгарского хомячка с 1-го по 14-й день развития;

Рис. 21.1г – 21.14г — внешний вид головы джунгарского хомячка с 1-го по 14-й день развития.

Рис. 21



Рис. 21

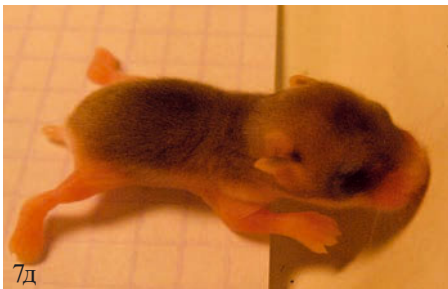


Рис. 21





Рис. 21.1д – 21.14д — внешний вид детенышей хомячка Роборовского с 1-го по 14-й день развития.

Рис. 21.1е – 21.14е — внешний вид головы хомячка Роборовского с 1-го по 14-й день развития.

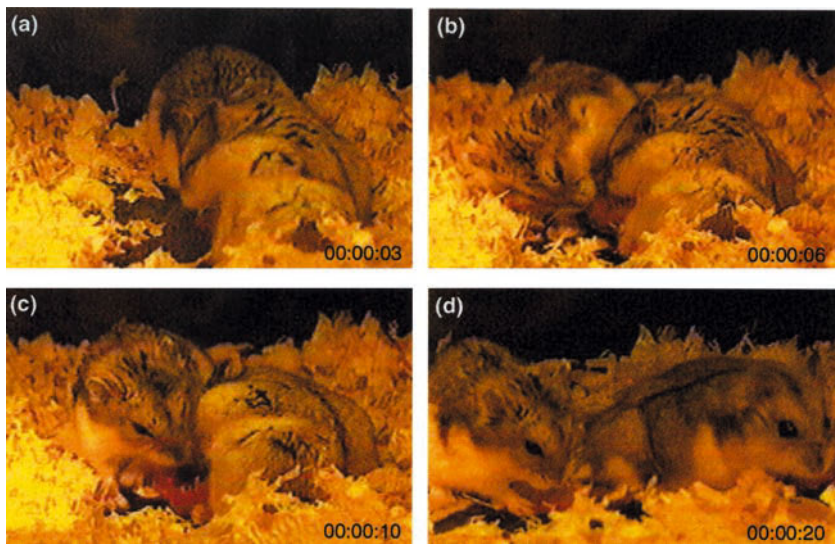


Рис. 22.1. «Акушерская» помощь самцов хомячка Кэмпбелла рожаящей самке (по: Wynne-Edwards, Greff, 2000).



А

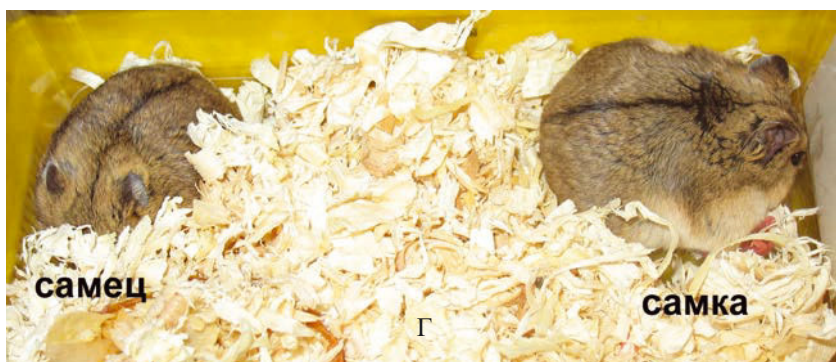


Б



В

1



самец

самка

Г

Рис. 22.2. Отсутствие «акушерской» помощи самцов хомячка Кэмпбелла «Восточной» группы рожающей самке: А — самка вылизывает родовые пути в процессе родов; Б — самка с новорожденным детенышем (1), самка поедает плаценту; Г — положение самца и самки во время родов.



Рис. 22.3. Самец и самка в гнезде с новорожденными детенышами (через несколько часов после родов).