

УДК 599.363

ПОСТНАТАЛЬНЫЙ РОСТ И РАЗВИТИЕ ПЕГОГО ПУТОРАКА (*DIPLOMESODON PULCHELLUM*, INSECTIVORA, SORICIDAE) В НЕВОЛЕ

© 2013 г. А. С. Зайцева^{1,2}, Г. В. Вахрушева², О. Г. Ильченко², И. А. Володин^{1,2}

¹Биологический факультет Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия

²Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

e-mail: volodinsvoc@gmail.com

Поступила в редакцию 12.04.2013 г.

Быстрый рост делает землероек удобным объектом для изучения постнатального развития и материнского вклада в размножение. Нами на базе лабораторной популяции пегого поторака (*Diplomesodon pulchellum*) было проведено исследование роста и физического развития 63 детенышей из 18 выводков от рождения до достижения половой зрелости. Из 18 выводков одиннадцать исследовали с рождения до 40-дневного возраста, оставшиеся семь – с рождения до 24-дневного возраста. Масса тела, длина тела, длина головы, длина хвоста и длина стопы были проанализированы в зависимости от возраста детенышей. Для сравнения, те же параметры были измерены для 20 взрослых (10 самцов и 10 самок) потораков. Также у детенышей были оценены показатели физического развития – сроки открывания глаз и ушей, появления шерсти, разделения пальцев и активность передвижений. Ни увеличение массы тела, ни скорость физического развития не зависели от пола. В возрасте 40 дней масса детенышей составляла только 82.0% от массы взрослых, однако все промеры тела детенышей не отличались от таковых взрослых животных. Кросс-корреляция значений массы и размеров тела показала, что в течение онтогенеза детенышей наблюдаются периоды скоординированного и нескоординированного роста различных частей тела. Число детенышей в выводке не зависело от возраста и опыта размножения самки. На каждый грамм массы самки к моменту окончания выкармливания выводка в среднем приходилось 2.465 г массы детенышей. По характеру постнатального развития пегий поторак близок к другим представителям подсемейства белозубок.

Ключевые слова: землеройки, белозубки, онтогенез, масса тела, репродуктивный вклад.

DOI: 10.7868/S0044513413120106

Землеройки являются удобным объектом для изучения постнатального развития, поскольку самки обычно приносят большие выводки, детеныши быстро растут и становятся неотличимыми от взрослых по массе и размерам уже в возрасте 25–30 дней (Dryden, 1968; Vlasak, 1972; Michalak, 1987; Шипанов, Олейниченко, 1993; Вахрушева, Ильченко, 2010). В неволе молодые животные быстро становятся половозрелыми, и первые успешные спаривания могут быть зарегистрированы уже в возрасте 30–40 дней (Ильченко и др., 2011; Олейниченко и др., 2011). Однако скорости постнатального роста и развития сенсорных систем детенышей существенно различаются у представителей разных видов, особенно относящихся к разным подсемействам – бурозубкам (Soricinae) и белозубкам (Crocidae).

Бурозубки и белозубки обладают различными стратегиями размножения (Michalak, 1987; Genoud, Vogel, 1990). У бурозубок беременность длится около 20 дней: 20–21 день у обыкновенной

бурозубки (*Sorex araneus*) (Churchfield, 1990; Олейниченко и др., 2011); 20 дней у бродячей бурозубки (*S. vagrans*) (Hooven et al., 1975) и 21 день у американской водяной землеройки (*S. palustris*) (Gusztak, Campbell, 2004). У белозубок беременность более продолжительна и составляет примерно 30 дней: 29 дней у белобрюхой белозубки (*Crocidura leucodon*) (Шипанов, Олейниченко, 1993); 27–29 дней у малой белозубки (*C. suaveolens*) (Vlasak, 1972); 29–30 дней у гигантской землеройки (*Suncus murinus*) (Dryden, 1968; Hasler et al., 1977; Ishikawa, Namikawa, 1987) и 29–30 дней у пегого поторака (*Diplomesodon pulchellum*) (Вахрушева, Ильченко, 1991; Vakhrusheva, Ilchenko, 1995). Поскольку выводки бурозубок, как правило, также более многочисленны, детеныши бурозубок на момент рождения менее развиты по сравнению с детенышами белозубок, что приводит к сильным различиям в массе новорожденных детенышей относительно массы матери у представителей разных подсемейств (Michalak,

1987; Genoud, Vogel, 1990). Период молочного выкармливания у бурозубок имеет большую длительность (около 30 дней), чем у белозубок (около 20 дней) (Genoud, Vogel, 1990; Вахрушева, Ильченко, 1991). Только у белозубок наблюдается формирование караванчика – особая форма поведения, когда детеныш прихватывает зубами шерсть у основания хвоста самки, затем к нему таким же образом прикрепляется следующий детеныш и далее весь выводок (Vlasak, 1972; Tsuji, Ishikawa, 1984; Щипанов, Олейниченко, 1993). Построение детенышей в караванчик позволяет самке быстро собрать выводок и укрыть его в гнезде или перевести сразу всех детенышей в другое укрытие. Ни у одного вида бурозубок караванчиков отмечено не было (Churchfield, 1990, однако см. Goodwin, 1979).

Для нескольких видов землероек были разработаны системы длительного разведения в неволе, позволяющие получать данные по развитию большого числа выводков (Dryden, 1968; Vlasak, 1972; Hasler et al., 1977; Michalak, 1987; Щипанов, Олейниченко, 1993). Первые случаи размножения пегого поторака в неволе относятся к 1989–1990 гг. (Вахрушева, Ильченко, 1991; Vakhrusheva, Pshenko, 1995). В последние несколько лет была разработана технология размножения и создана самоподдерживающаяся лабораторная популяция этого вида (Вахрушева, Ильченко, 2010; Ильченко и др., 2011). Это позволило исследовать способность пегого поторака к сейсмической вибрации и продукции ультразвука (Volodin et al., 2012), а также собрать представительный материал по постнатальному развитию. Целью нашего исследования было изучение закономерностей изменений массы тела и морфометрических признаков детенышей пегого поторака от рождения до 40-дневного возраста.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Место и условия содержания животных

Материал был собран в экспериментальном отделе мелких млекопитающих Московского зоопарка в 2009–2011 г. Животных содержали поодиночке в пластиковых садках (28 × 43 × 14 см). В качестве субстрата использовали песок (слой 2–3 см), гнездового материала – сухой мох или сфагнум. Каждый садок был оборудован деревянным домиком, двумя-тремя дополнительными укрытиями, беговыми колесами. Кормление осуществлялось 1 раз в день насекомыми (личинки зофобаса, сверчки, саранча) или другими видами белковых кормов (творог, вареное яйцо и т.д.). Иногда добавляли различные фрукты и витаминно-минеральные подкормки. Поилки с водой находились в садках постоянно. Дневная порция еды составляла 4–6 г. Животных, масса тела которых превышала 15–16 г, ограничивали, давая 50%

рациона, пока масса не снижалась. Самкам в конце периода беременности и кормящим увеличивали порции, и у них в садках постоянно находились кормушки с личинками мучного хрущака, в воду добавляли жидкий кальций (Вахрушева, Ильченко, 2010).

Самок на последних днях беременности дважды в день проверяли на наличие выводка, чтобы как можно точнее зарегистрировать его появление и число детенышей при рождении. День рождения детенышей считали первым днем их жизни. После родов самку с детенышами в тот же день пересаживали в большой пластиковый садок (53 × 76 × 42 см) с двумя или тремя деревянными домиками. Детеныши оставались с матерями до возраста 21–23 дней, после чего их отделяли и/или содержали группой (6 выводков), или рассаживали по одному (12 выводков).

Объекты исследования

Основатели лабораторной колонии пегих потораков были привезены из Астраханской обл. в 2008–2009 гг. (Вахрушева, Ильченко, 2010). Данное исследование проведено на 18 выводках, родившихся в июле и сентябре 2009 г. (2 выводка), с июня по август 2010 г. (4 выводка) и с апреля по июль 2011 г. (12 выводков). Семь выводков находились под наблюдением от рождения до 24-дневного возраста и 11 выводков – от рождения до 40-дневного возраста детенышей. В выводках при рождении было от 3 до 6 детенышей, всего 69 детенышей. До отсадки от матери (21–24-й день жизни) дожило 63 детеныша (четыре пали в возрасте 1–3 дня, два – в возрасте 15 дней). Из 43 детенышей одиннадцати выводков, которые находились под наблюдением до 40-дневного возраста, до момента отсадки от матери дожило 39 детенышей, а до момента окончания сбора материала (40 дней) дожили 37 детенышей.

Исследованные выводки были получены от 15 разных самок: два от одной (в 2009 и 2010 г.), три от другой (два в 2010 г. с интервалом в два месяца и еще один в 2011 г.); и по одному выводку от остальных тринадцати самок. Возраст пяти самок на момент рождения выводка составлял от 60 до 104 дней (в среднем 77 ± 18 дней), остальные были в возрасте года или старше. Три самки происходили из природной популяции, а остальные принадлежали к 1–5-му поколению в неволе. Девять выводков было получено от самок с опытом размножения в предшествующий год, в то время как 9 других самок размножались впервые.

Пол детенышей определяли по появлению сосков у самок (Вахрушева, Ильченко, 2010) в возрасте 3–9 дней. После 16-го дня сделать это сложнее, поскольку отросшая шерсть скрывает соски у самок, а наружные половые признаки у потораков отсутствуют.

Индивидуальное мечение проводили только после полного расхождения фаланг пальцев в возрасте 12–14 дней (иногда в 16 дней). Мечение детенышей осуществляли путем ампутации крайней фаланги одного из пальцев задних лап. У самцов отрезали палец на правой лапе, у самок – на левой, метки детенышей из одного выводка всегда различались.

Взвешивание и измерения

Детенышей взвешивали и измеряли в первый раз сразу после обнаружения выводка в возрасте одного дня (если детеныши родились утром или днем) или двух дней (если детеныши родились вечером предыдущего дня или ночью). До достижения детенышами возраста 21–22-го дня их взвешивали и измеряли 1 раз в два дня, далее до возраста 39–40 дней – 1 раз в четыре дня. Взвешивание проводили на электронных весах G&G TS-100 (G&G GmbH, Neuss, Германия) с точностью 0.01 г, промеры тела – с помощью электронного штангенциркуля Kraftool (Германия) с точностью 0.01 мм. Для взвешивания и измерений выводок забирали от самки и возвращали обратно не позже чем через 40–60 мин. Самки всегда спокойно принимали выводок; случаев гибели или травмы детенышей от временной изоляции от матери не было.

Маленьких детенышей для взвешивания помещали по одному на платформу весов; подросших детенышей предварительно сажали в прозрачный пластиковый стакан. После этого, удерживая детеныша в руках в максимально естественной позе, у каждого детеныша последовательно измеряли длину тела (от кончика морды до анального отверстия), длину головы (от кончика морды до затылочной части черепа), длину хвоста (от кончика до анального отверстия) и длину стопы (от пятки до окончания фаланг пальцев, без учета когтей). Этот цикл из четырех измерений для детенышей до 21–22-дневного возраста повторяли трижды, записывая результат каждого измерения, и затем вычисляли среднюю величину, что позволяло снизить погрешность измерений. Для детенышей старших возрастов проводили только один цикл измерений, поскольку их подвижность значительно возрастала, и было трудно длительно неподвижно удерживать детеныша в руке. При высокой подвижности детенышей измерения проводили два человека – пока один удерживал детеныша, второй проводил промеры. Также отмечали изменения внешнего вида и поведения детенышей: развитие шерстного покрова, возраст открытия глаз, слуховых проходов, появления резцов и расхождения пальцев на лапах до полного разделения всех фаланг.

Для последующей обработки данные по массе и промерам были сгруппированы в 15 возрастных

классов, следующих через два (2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18 и 20 дней) или четыре дня (24, 28, 32, 36, 40 дней) в зависимости от динамики роста детенышей (смотри ниже). Данные от детенышей 1–2-дневного возраста относили к возрастному классу 2 дня, 3–4-дневного – к возрастному классу 4 дня, 21–24-дневного – к возрастному классу 24 дня и т.д.

Для получения сравнительных данных аналогичные измерения и промеры были однократно проведены для 20 взрослых половозрелых пutorаков (10 самцов и 10 самок). Семь самок из этой группы имели выводки в сезон взвешивания, однако измерения проводили как минимум через месяц после рождения выводка, что исключало влияние родов и кормления выводка на массу тела животного. Хотя мы не оценивали изменчивость массы взрослых пutorаков, животных лабораторной колонии содержали на постоянном рационе, корма постепенно поедались пutorаками в течение дня, что снижало внутрииндивидуальную изменчивость массы. Мы также рассчитали коэффициент репродуктивного вклада самки пutorака (масса детенышей, произведенных на грамм материнской массы, Barrionuevo et al., 2004) как отношение средней суммарной массы выводка в момент окончания молочного выкармливания к средней массе взрослой самки.

Статистический анализ

Все статистические анализы были выполнены в программе STATISTICA 6.0. Средние величины приведены как среднее $\pm SD$, все тесты были двуххвостыми, различия считали достоверными при $p < 0.05$. При использовании теста Колмогорова-Смирнова все распределения массы и промеров тела не отличались от нормального ($p > 0.05$), однако тест Шапиро-Уилка показал, что 12 из 85 распределений отличались от нормального. Поскольку параметрический дисперсионный анализ устойчив к небольшим отклонениям распределений от нормального (Dillon, Goldstein, 1984), это не препятствовало применению параметрических тестов.

Для оценки влияния возрастного класса, номера выводка и пола на значения массы и промеров тела детенышей мы использовали многофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) с пост-хок тестом Тьюки. Для оценки влияния возраста детенышей на массу и промеры тела мы использовали двухфакторный смешанный дисперсионный анализ (GLMM) с пост-хок тестом Тьюки, в котором возрастная класс принимался как фиксированный (fixed) фактор, а номер выводка – как случайный (random) фактор. Для оценки влияния пола на значения массы и промеров тела взрослых животных и для сравнения массы и промеров тела детенышей и взрослых мы использо-

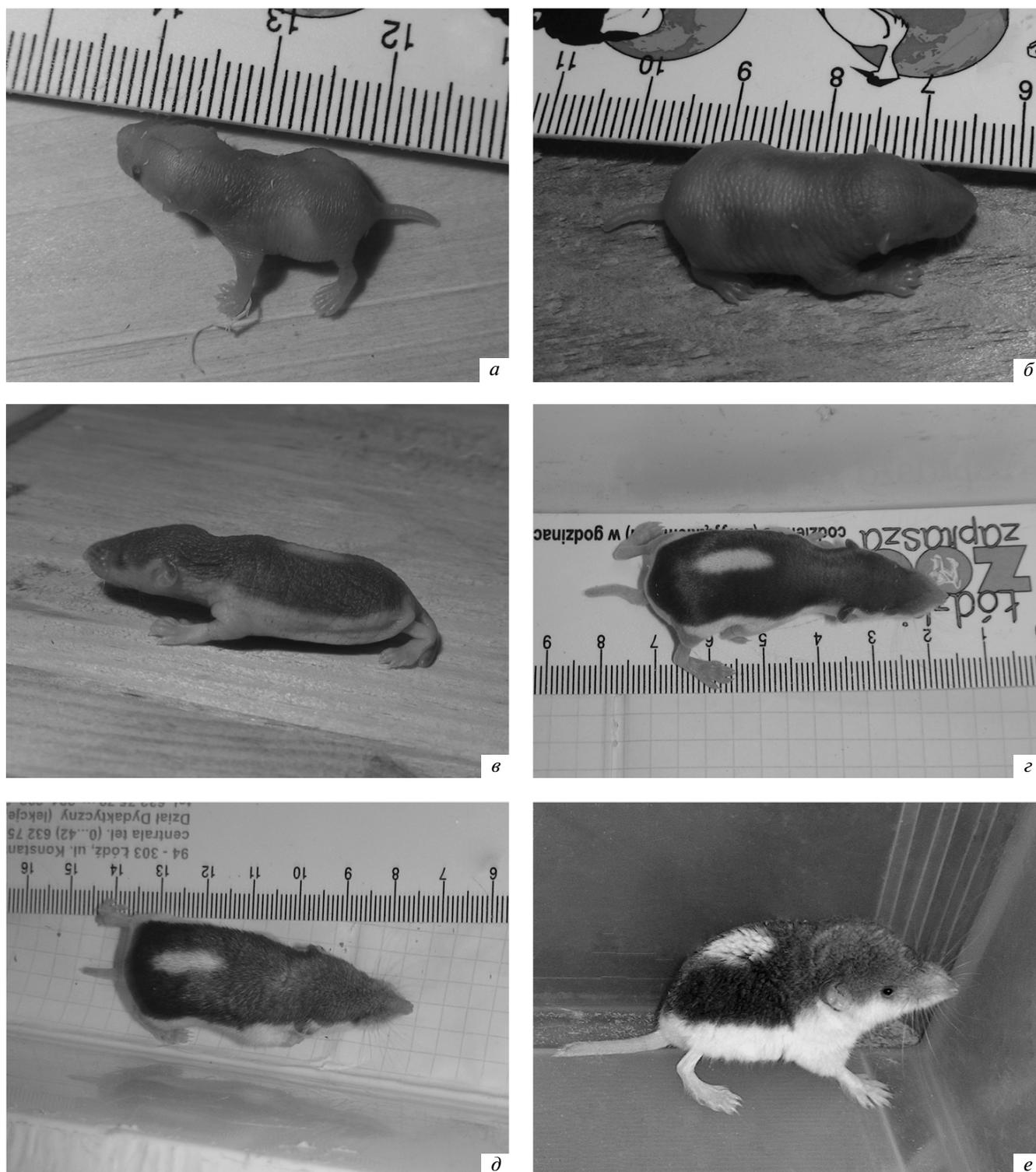


Рис. 1. Физическое развитие детенышей пегого пutorака: *a* – 1-й день, *б* – 4-й день, *в* – 8-й день, *г* – 12-й день, *д* – 16-й день, *е* – 20-й день.

вали однофакторный дисперсионный анализ с пост-хок тестом Тьюки. Кросс-корреляцию между значениями массы и промеров тела рассчиты-

вали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Для сравнения парных выборок использовали *t*-критерий Стьюдента.

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа, оценка влияния возраста и принадлежности к определенному выводку на массу и размеры тела детенышей пугорака в возрасте от 1 до 40 дней

Фактор	Масса тела	Длина тела	Длина головы	Длина хвоста	Длина плюсны
Возраст	$F_{14,208} = 293.9$ $p < 0.001$	$F_{14,205} = 612.5$ $p < 0.001$	$F_{14,203} = 289.1$ $p < 0.001$	$F_{14,206} = 311.5$ $p < 0.001$	$F_{14,206} = 364.3$ $p < 0.001$
Выводок	$F_{17,208} = 19.5$ $p < 0.001$	$F_{17,205} = 12.0$ $p < 0.001$	$F_{17,203} = 12.0$ $p < 0.001$	$F_{17,206} = 14.2$ $p < 0.001$	$F_{17,206} = 7.8$ $p < 0.001$

F – критерий Фишера, в подстрочном индексе указано число степеней свободы.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Развитие детенышей пугорак

Новорожденные пугораки ($n = 15$) весили 0.75 ± 0.17 г, имели длину тела 24.9 ± 1.7 мм, головы – 11.7 ± 0.3 мм, хвоста – 5.2 ± 0.5 мм и плюсны – 4.7 ± 0.5 мм. Детеныши рождались голыми и слепыми. Слуховой проход у них был закрыт, ушная раковина представлена кожной складкой, фаланги пальцев не разделены, заметны вибриссы. На рис. 1 приведены фотографии детенышей пегого пугорака по мере взросления до отсадки от матери.

К 3–4 дню детеныши начинали передвигаться ползком, у них намечалась пигментация кожи. До 10-го дня изменение качественных признаков отмечалось только в развитии шерстного покрова.

В 10–11 дней тело детенышей покрывалось короткой шерстью (голым оставался только живот). Детеныши передвигались, используя в основном передние лапы, на которых пальцы полностью разделялись (9.0 ± 0.1 дней, $n = 6$), намечалась глазная щель (10.8 ± 0.5 дней, $n = 4$), формировалась ушная раковина, но слуховой проход еще был закрыт.

В возрасте 12–13 дней у детенышей открывался слуховой проход (11.6 ± 0.9 дней, $n = 5$), начинали прорезаться верхние резцы (12.2 ± 0.9 дней; $n = 5$), полностью разделялись пальцы на задних лапах и на них формировались щеточки из жестких волосков. К моменту полного открытия глаз (14.5 ± 1.0 дней, $n = 6$) молодые пугораки свободно перемещались.

Самка продолжала кормить детенышей молоком до отделения выводка, о чем можно было судить по состоянию ее сосков. К 20–23 дням, когда выводок отсаживали от матери, детеныши внешне почти не отличались от взрослых животных.

Влияние взросления на массу и размеры тела детенышей пугорак

Результаты дисперсионного анализа показали, что пол детенышей не оказывал влияния ни на массу ($F_{1,618} = 0.85$, $p = 0.36$), ни на длину тела

($F_{1,608} = 0.02$, $p = 0.90$), головы ($F_{1,609} = 0.56$, $p = 0.45$), хвоста ($F_{1,609} = 0.03$, $p = 0.86$) и плюсны ($F_{1,609} = 0.19$, $p = 0.66$). Аналогично, пол взрослых пугорак также не оказывал влияния ни на массу ($F_{1,18} = 2.14$, $p = 0.16$), ни на размеры: длину тела ($F_{1,18} = 1.45$, $p = 0.24$), хвоста ($F_{1,18} = 0.90$, $p = 0.36$) и плюсны ($F_{1,18} = 0.31$, $p = 0.58$), и только длина головы самцов несколько превышала длину головы самок ($F_{1,18} = 7.45$, $p = 0.013$). Поскольку влияние пола на массу и размеры тела не было значимо ни для детенышей, ни для взрослых, мы смогли объединить всех детенышей в выводке и оперировать средними значениями массы и размеров тела для каждого возрастного класса для вывода.

Возраст и принадлежность к определенному выводку оказывали достоверное влияние на массу и размеры тела детенышей (табл. 1). Детеныши пугорак наиболее быстро набирали массу сразу после рождения – средний прирост за день в первые 10 дней жизни составлял 0.462 г в день, с 11 по 20-й день – 0.306 г, а с 21 по 40-й день – 0.094 г (рис. 2, табл. 2). К 21–24-дневному возрасту, когда детеныши становятся полностью самостоятельными и их отсаживают от матерей, их масса составляла 66.7% от массы взрослых, длина тела – 88.7%, длина головы – 92.7%. Даже в возрасте 40 дней масса детенышей была достоверно меньше массы взрослых пугорак и составляла всего 82.0% от массы взрослых (табл. 2, $p < 0.001$, пост-хок тест Тьюки). Однако все промеры тела 40-дневных детенышей не отличались достоверно от таковых взрослых животных (пост-хок тест Тьюки). Разные части тела детенышей достигали размеров взрослых неравномерно – быстрее всего плюсна (в 20 дней), потом хвост (в 24 дня), потом голова (в 28 дней), и только потом все тело (в 36 дней) (рис. 2, табл. 2).

Кросс-корреляция значений массы и размеров тела была рассчитана только для 11 выводков, прослеженных до 40-дневного возраста. Кросс-корреляция показала, что в течение онтогенеза детенышей наблюдаются периоды скоординированного и нескоординированного роста различных частей тела. До 14–16-дневного возраста на-

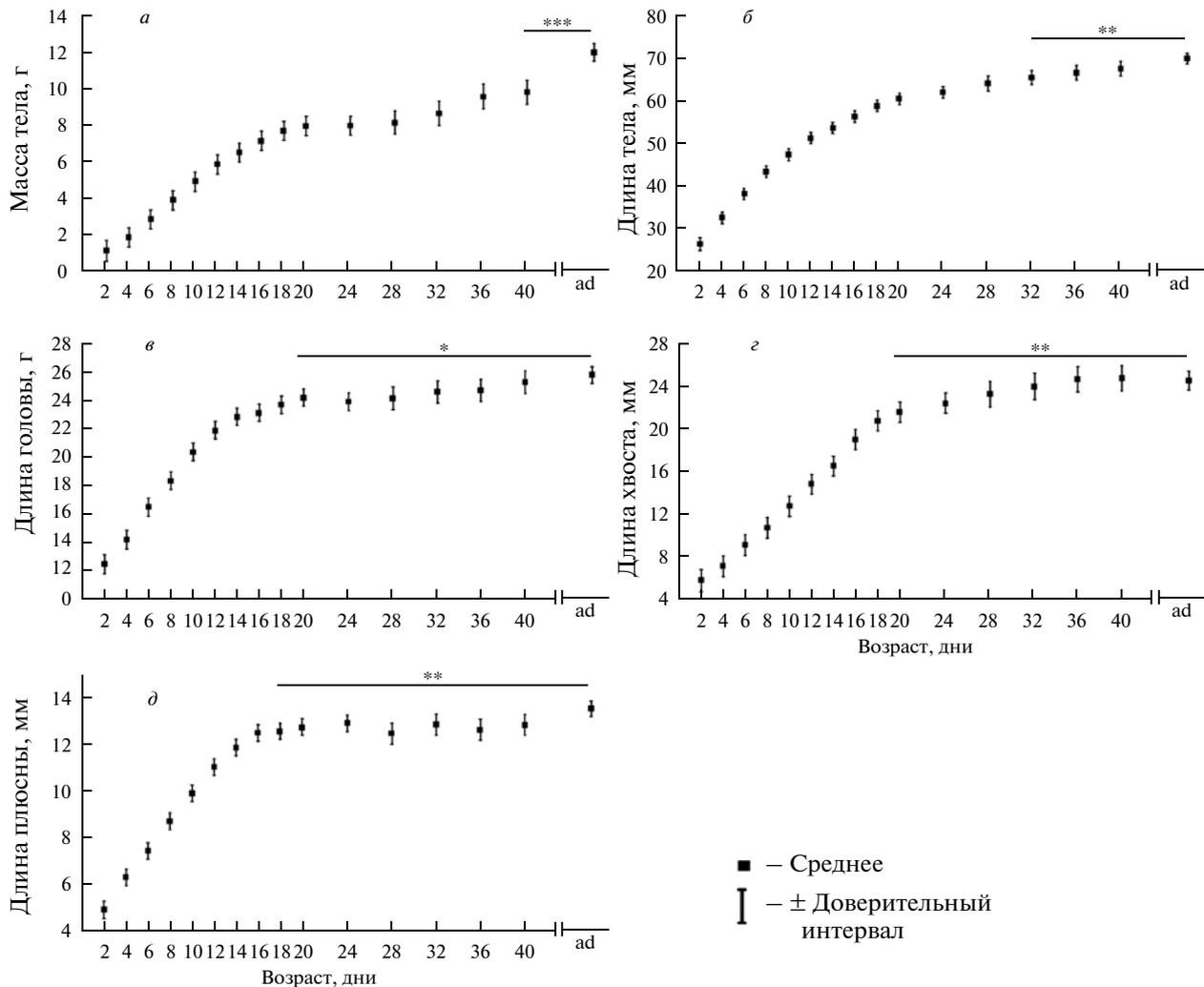


Рис. 2. Значения (а) массы тела, (б) длины тела, (в) длины головы, (г) длины хвоста и (д) длины плюсны для детенышей пегого путорака от рождения до 40-дневного возраста и для взрослых особей. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между детенышами и взрослыми животными (пост-хок тест Тьюки, * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$, *** – $p < 0.001$).

блюдалась высокая корреляция массы с размерами тела и различных измерений размеров тела между собой (значения коэффициентов корреляции не опускались ниже 0.4–0.5, рис. 3). Затем корреляция между морфометрическими признаками быстро снижалась, причем нескоординировано для разных признаков, и для некоторых возрастов наблюдалась даже недостоверная отрицательная корреляция между различными измерениями размеров тела детенышей (рис. 3).

Помимо возраста, принадлежность к определенному выводку оказывала сильное влияние на массу и размеры тела детенышей (табл. 1). При рождении в выводках было в среднем 3.83 ± 0.99 детеныша, при отсадке от матери в возрасте 21–24 дня в выводках было 3.50 ± 0.86 детенышей. Мы оценили влияние возраста, опытности самки и длительности размноже-

ния в неволе на число выкормленных детенышей в выводке в момент отсадки от матери. Возраст самки не оказывал влияния на число детенышей, которое составляло в среднем 3.62 ± 0.96 ($n = 13$) для перезимовавших самок и 3.40 ± 0.55 ($n = 5$) для самок, размножавшихся в год рождения (тест Стьюдента, $t = 0.47$, $p = 0.65$). Число детенышей в выводке также не зависело от опытности самки ($t = 0.54$, $p = 0.60$) и составляло 3.67 ± 1.12 ($n = 9$) для ранее размножавшихся самок и 3.44 ± 0.53 ($n = 9$) для впервые рожающих самок. Число детенышей в выводках, относящихся к первым трем поколениям в неволе (3.60 ± 1.07 , $n = 10$), не отличалось от числа детенышей в выводках 4–6 поколений в неволе (3.38 ± 0.52 , $n = 8$; $t = 0.54$, $p = 0.60$).

Средняя суммарная масса выводка в возрасте 21–24 дня, когда молодые могли обходиться без матери, составляла для путорака 27.83 ± 7.41 г

Таблица 2. Значения (среднее \pm SD) массы и размеров тела детенышей путорака от рождения до 40-дневного возраста и взрослых животных, а также результаты сравнения значений между детенышами и взрослыми с помощью дисперсионного анализа

Возраст, дней	<i>n</i>	Масса тела, г	Длина тела, мм	Длина головы, мм	Длина хвоста, мм	Длина плюсны, мм
1–2	15	1.11 \pm 0.29*	26.8 \pm 2.3*	12.5 \pm 0.8*	6.1 \pm 1.0*	4.9 \pm 0.1*
3–4	17	1.84 \pm 0.48*	32.9 \pm 2.3*	14.2 \pm 0.9*	7.1 \pm 1.0*	6.3 \pm 0.4*
5–6	18	2.83 \pm 0.59*	38.5 \pm 2.8*	16.5 \pm 1.5*	9.4 \pm 1.6*	7.4 \pm 0.8*
7–8	18	3.88 \pm 0.70*	43.6 \pm 2.7*	18.3 \pm 1.4*	11.0 \pm 1.4*	8.7 \pm 0.7*
9–10	18	4.90 \pm 0.82*	47.6 \pm 3.1*	20.3 \pm 1.3*	13.0 \pm 2.1*	9.9 \pm 0.8*
11–12	18	5.85 \pm 0.83*	51.3 \pm 2.6*	21.8 \pm 1.4*	15.0 \pm 2.3*	11.0 \pm 0.8*
13–14	18	6.50 \pm 0.81*	53.7 \pm 2.6*	22.8 \pm 1.1*	16.7 \pm 2.3*	11.8 \pm 0.8*
15–16	18	7.15 \pm 1.00*	56.3 \pm 2.5*	23.0 \pm 1.2*	19.2 \pm 2.2*	12.5 \pm 0.5*
17–18	18	7.70 \pm 1.12*	58.8 \pm 2.7*	23.6 \pm 1.3*	20.9 \pm 2.3*	12.6 \pm 0.6*
19–20	18	7.96 \pm 1.15*	60.4 \pm 2.7*	24.1 \pm 1.2*	21.7 \pm 2.4*	12.7 \pm 0.7
21–24	18	8.00 \pm 1.39*	61.9 \pm 3.0*	23.8 \pm 1.3*	22.5 \pm 2.2	12.9 \pm 0.6
25–28	11	8.18 \pm 1.11*	64.0 \pm 1.2*	24.0 \pm 1.1	23.4 \pm 2.3	12.5 \pm 0.4
29–32	11	8.69 \pm 1.06*	65.4 \pm 2.8*	24.5 \pm 1.4	24.1 \pm 1.9	12.9 \pm 0.6
33–36	11	9.62 \pm 1.43*	66.5 \pm 2.3	24.6 \pm 1.4	24.8 \pm 2.4	12.6 \pm 0.6
37–40	11	9.84 \pm 1.30*	67.4 \pm 1.9	25.2 \pm 0.8	24.9 \pm 1.3	12.8 \pm 0.9
Взрослые	20	12.00 \pm 2.25	69.8 \pm 4.6	25.7 \pm 2.0	24.6 \pm 2.3	13.5 \pm 1.3

n – число выводков (для детенышей) или особей (для взрослых), * – значения достоверно отличаются от взрослых ($p < 0.05$, пост-хок тест Тьюки).

($n = 18$ выводков), а средняя масса взрослой самки – 11.29 ± 1.92 г ($n = 10$ самок). Таким образом, для путорака репродуктивный вклад самки составил 2.465, то есть на каждый грамм массы самки к моменту окончания выкармливания выводка в среднем приходилось 2.465 г массы детенышей.

ОБСУЖДЕНИЕ

Средняя масса новорожденных путораков была 0.75 г, что составляло 6.3% массы тела взрослых особей (12.0 г, это исследование). Относительная масса детенышей путорака при рождении была сравнима с таковой у других белозубок и несколько превышала массу новорожденных бурозубок (табл. 3). Так, у бурозубок относительная масса новорожденных детенышей варьировала от 2.8% от массы тела взрослых у американской водяной землеройки (Gusztak, Campbell, 2004) до 7.2% у масковой (*Sorex cinereus*) и обыкновенной бурозубок (Forsyth, 1976; Churchfield, 1990). У белозубок масса новорожденных варьировала от 5.7% от массы взрослых у африканской гигантской белозубки (*Crociodura olivieri*) до 8.1% у сенегальской белозубки (*C. viaria*) (Genoud, Vogel, 1990), и до 8.8% у мышинной белозубки (*Myosorex varius*), от-

носящейся к отдельному подсемейству африканских белозубок *Myosoricinae* (Baxter, Lloyd, 1980). Наше исследование было проведено с детенышами из лабораторной колонии (Вахрушева, Ильченко, 2010; Ильченко и др., 2011), большинство из которых (58 из 69) принадлежали к 3–6-му поколению в неволе. Животные лабораторных колоний, которые адаптированы к жизни в неволе и тратят гораздо меньше энергии на добычу пищи, обычно имеют большую массу, чем животные того же вида из природы (Michalak, 1987). Возможно, это позволяет самкам рожать относительно более крупных детенышей. Так, средняя масса 42-х взрослых путораков в Астраханской обл. (популяции, из которой происходили животные-основатели лабораторной колонии Московского зоопарка) в августе–сентябре 2009 г. составляла 7.10 ± 1.09 г (В.Ю. Дубровский, личное сообщение), т.е. всего 59.2% от массы взрослых путораков в неволе.

Несмотря на относительно большую массу детенышей при рождении, скорость увеличения массы у путорака довольно высока по сравнению с другими видами землероек. Этот показатель максимален в первые 10 дней жизни детенышей путораков (0.46 г в день), снижается в следующие 10 дней (0.31 г в день) и резко уменьшается после

Таблица 3. Показатели роста и развития детенышей разных видов землероек

Вид	Масса взрослых, г	Масса новорожденных, г	Масса новорожденных относительно веса взрослых	Масса подростков относительно веса взрослых	Открытие ушей, дни	Открытие глаз, дни	Начало формирования караванчика, дни	Репродуктивный вклад
Американская водяная землеройка (<i>Sorex palustris</i>) ¹	15.0	0.42	2.8%	73% (в 19 дней)	18	21	Не отмечено	
Когтитая бурозубка (<i>S. inguiculatus</i>) ²	14.4	0.60	4.2%	66.7% (в 29 дней)		15	Не отмечено	
Масковая бурозубка (<i>S. cinereus</i>) ³	3.9	0.28	7.2%	89.7% (в 20 дней)	14–17	17–19	Не отмечено	
Обыкновенная бурозубка (<i>S. araneus</i>) ⁴	9	0.65	7.2%	86.1% (в 18 дней)		16–18	Не отмечено	
Бродячая бурозубка (<i>S. vagrans</i>) ⁵	5.9	0.35	5.9%	76.3% (в 21 день)		21		
Черношапочная бурозубка (<i>S. coronatus</i>) ⁶	10.3	0.57	5.5%	83.5% (в 27 дней)		Около 20		4.25
Малая бурозубка (<i>S. minutus</i>) ⁶	4.9	0.22	4.5%	65.3% (в 27 дней)		Около 20		5.87
Равнозубая бурозубка (<i>S. isodon</i>) ⁷	14	0.9	6.4%	54.2% (в 25 дней)		16		3.64
Обыкновенная кутора (<i>Neomys fodiens</i>) ⁸	18	0.62	3.4%	61.3% (на 21 день)		21		3.61
Обыкновенная белозубка (<i>Crocidura russula</i>) ⁶	13.8	1.11	8.0%	65.2% (в 19 дней)		9–10		2.86
Сенегальская белозубка (<i>C. varia</i>) ⁶	17.1	1.39	8.1%	80.1% (в 19 дней)		9–10		2.80
Африканская гигантская белозубка (<i>C. olivieri</i>) ⁶	39.5	2.26	5.7%	52.4% (в 19 дней)		9–10		1.99
Малая белозубка (<i>C. saaveolens</i>) ⁹	6–8	0.53	7.6%		7–10	7–9	7	
Двухцветная белозубка (<i>C. bicolor</i>) ¹⁰					11–13	10–12	6–7	
Белобрюхая белозубка (<i>C. leucodon</i>) ¹¹					13–14	10	7–10	
Мышиная белозубка (<i>Myosorex varius</i>) ¹²	11.4	1	8.8%			15	13–14	
Гигантская землеройка (<i>Sipicus murinus</i>) ¹³	44 (самцы), 26 (самки)	2.0–2.3	5.2–7.7%	34.1% (самцы), 50.8% (самки) (в 20 дней)	6–8	6–8	5–6	
Пегий пугторак ¹⁴	12	0.75	6.3%	66.7% (в 21–24 дня)	11–12	13–14	11–12	2.47

¹ – Gusztak, Campbell, 2004; ² – Nesterenko, Ohdachi, 2001; ³ – Forsyth, 1976; ⁴ – Searle 1984; Churchfield, 1990; Vajkowska et al., 2009; Олейниченко и др., 2011; ⁵ – Hooven et al., 1975; ⁶ – Genoud, Vogel, 1990; ⁷ – Skaren, 1982; ⁸ – Michalak, 1987; ⁹ – Vlasak, 1972; ¹⁰ – Ansell, 1964; Dippel, 1979; ¹¹ – Шцпанов, Олейниченко, 1993; ¹² – Baxter, Lloyd, 1980; ¹³ – Dryden, 1968; Hasler et al., 1977; Tsuji, Ishikawa, 1984; Ishikawa, Namikawa, 1987; Schneiderova, 2013; ¹⁴ – Вахрушева, Ильченко, 1991, 2010; Vakhruшева, Ilchenko, 1995; наши данные.

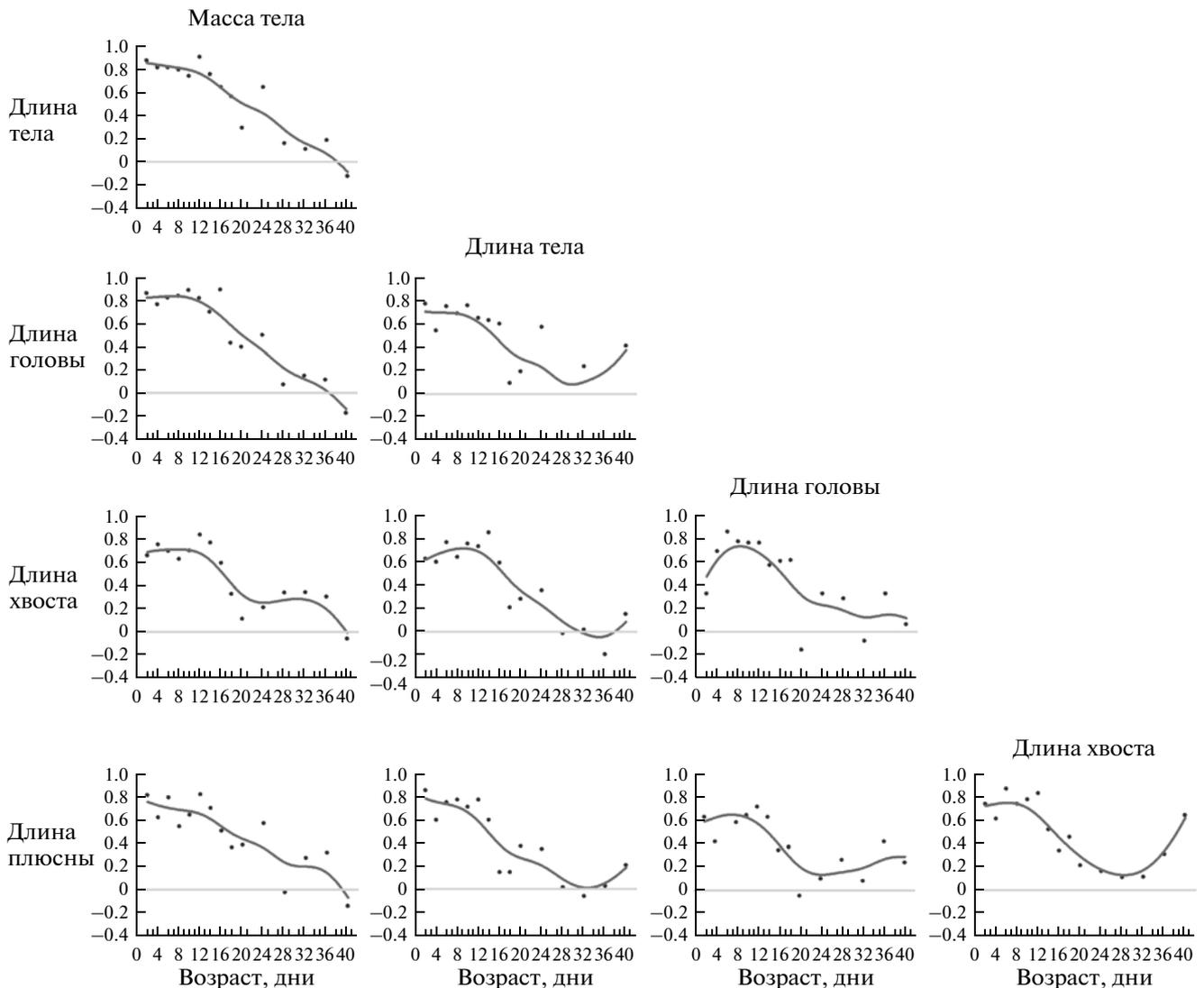


Рис. 3. Изменение коэффициентов корреляции Пирсона (точки и аппроксимирующая их линия) между значениями массы и размеров тела, а также различных измерений размеров тела между собой внутри каждого возрастного класса по мере взросления детенышей пегого пutorака. По осям ординат – величины коэффициентов корреляции, серая горизонтальная линия разделяет положительные (сверху) и отрицательные (снизу) значения коэффициентов корреляции.

24 дня жизни (0.09 г в день). Для гигантской землеройки также показано, что скорость увеличения массы детенышами была максимальна сразу после рождения и постепенно уменьшалась с возрастом (Ishikawa, Namikawa, 1987). Скорость увеличения массы у пutorаков примерно соответствует таковой у детенышей бродячей и когтистой (*Sorex unguiculatus*) бурозубок (0.20–0.23 г в день, Hooven et al., 1975; Nesterenko, Ohdachi, 2001) и масковой бурозубки до 20 дневного возраста (0.16 г в день, Forsyth, 1976), но она ниже, чем у американской водяной землеройки (0.51 г в день, Guszak, Campbell, 2004). Более того, у американской водяной землеройки скорость увеличения массы детенышами была максимальна с 10-го по 19-й день (0.67 г в день), а не сразу после рожде-

ния. У обыкновенной бурозубки скорость увеличения массы также была очень высока – 0.60 г в день в первые 10 дней жизни и 0.45 г в день с 10-го по 20-й день (Соколова, 1962).

В 24 дня, когда молодые пutorаки могли вести самостоятельный образ жизни, их масса достигала 66.7% массы взрослых особей, и даже в 40-дневном возрасте составляла всего 82.0% массы взрослых. У других изученных видов землероек (табл. 3) масса молодых при достижении самостоятельности составляла от 52.4% массы взрослых в 19 дней у африканской гигантской белозубки (Genoud, Vogel, 1990) до 89.7% в 20 дней у масковой бурозубки (Forsyth, 1976). Вместе с тем, увеличение линейных размеров тела опережало увеличение массы, как у пutorака, так и у детенышей

масковой бурозубки, длина ступни которых достигала размера взрослых на 17-й день жизни, а длина хвоста — на 20-й день (Forsyth, 1976), и у детенышей бродячей бурозубки, у которых длины головы и хвоста (но не тела) достигали размера взрослых к 21-му дню жизни (Hooven et al., 1975). У детенышей равнозубой бурозубки (*Sorex isodon*) длина ступни практически достигла размеров взрослых уже на 14-й день жизни, хотя масса и длина тела детенышей продолжали увеличиваться (Skaren, 1982).

У детенышей многих видов землероек наблюдалось небольшое снижение массы тела после окончания молочного кормления и полного перехода на самостоятельное питание (к примеру, Hooven et al., 1975; Forsyth, 1976; Michalak, 1987; Gusztak, Campbell, 2004). У детенышей путорака в этом возрасте (21–24 дня) также наблюдалось замедление увеличения массы, приводящее к появлению кратковременного плато (табл. 2, рис. 1). Интересно, что в этот период, совпадающий с началом расселения с материнского участка, детеныши землероек имеют в 3.8 раза больше подкожного жира, чем взрослые (Forsyth, 1976). Таким образом, дефицит пищи из-за недостаточного развития охотничьих навыков у детенышей и связанная с этим потеря массы в какой-то мере могут быть компенсированы жировыми запасами, накопленными во время молочного выкармливания (Forsyth, 1976).

Интересной особенностью постнатального онтогенеза детенышей путорака является обнаруженное нами неравномерное развитие разных частей тела на протяжении всего онтогенеза. Период скоординированного роста, когда корреляции между увеличением массы и ростом разных частей тела были очень высокими, продолжался до 14–16-дневного возраста детенышей, после которого наступил период нескоординированного роста разных частей тела. Интересно, что граница между этими периодами примерно совпадала с возрастом открытия глаз у детенышей и начала самостоятельного освоения окружающего пространства.

Хотя онтогенез детенышей всех видов землероек протекает в сжатые сроки, и к 20–30 дню молодые становятся самостоятельными, развитие сенсорных систем очень сильно различается у представителей двух подсемейств (табл. 3). У всех изученных видов белозубок детеныши демонстрировали более быстрое развитие слуховой и зрительной систем по сравнению с бурозубками. Наиболее быстро открывались глаза и уши у гигантских землероек — уже на 6–8-й день, у детенышей, еще не способных к самостоятельному перемещению (Ishikawa, Namikawa, 1987). Примерно с этого времени детеныши гигантской землеройки начинали проявлять попытки формирования караванчиков (Tsuji, Ishikawa, 1984;

Schneiderova, 2013). Примерно в том же возрасте (7–9 дней) открываются глаза и уши и начинается формирование караванчиков у детенышей малой белозубки (Vlasak, 1972). Детеныши двуцветной белозубки (*Crocidura bicolor*) начинают формировать караванчики в возрасте 7 дней, раньше, чем у них открываются глаза (10–12-й день) и уши (11–13-й день) (Ansell, 1964; Dippenaar, 1979). У белобрюхой белозубки глаза открывались на 10-й день, и это также совпадало с началом формирования караванчиков из матери с детенышами (Щипанов, Олейниченко, 1993). У путорака уши открывались на 11–12-й день, глаза — на 14-й день (относительно поздно для белозубок), и примерно с 11–12-го дня самки начинали выводить караванчик детенышей из домика (Вахрушева, Ильченко, 2010). У детенышей мышинной белозубки глаза открывались только после 15-го дня, уши — на 13–14-й день, что совпадало с началом формирования караванчика (Baxter, Lloyd, 1980).

Примерно в те же сроки, что и у путорака и мышинной белозубки (на 15-й день), открывались глаза у детенышей когтистой бурозубки (Nesterenko, Ohdachi, 2001), чуть позже (на 16-й день) — у детенышей равнозубой бурозубки (Skaren, 1982). У детенышей масковой бурозубки уши открывались на 14–17-й день, а глаза — на 17–19-й день (Forsyth, 1976), в те же сроки, что и у обыкновенной бурозубки — на 18-й день (Олейниченко и др., 2011). Но позже всех это происходит у детенышей американской водяной землеройки — уши открываются только на 18-й день и глаза — на 21-й день (Gusztak, Campbell, 2004), у бродячей землеройки и куторы (*Neomys fodiens*), детеныши которых прозревают также на 21-й день (Hooven et al., 1975; Michalak, 1987). Ни у одного из видов бурозубок не было отмечено образования караванчика из самки с детенышами.

Можно предположить, что скорость развития сенсорных систем детенышей и поведения формирования караванчика, при котором самка переводит еще не полностью самостоятельных детенышей по поверхности из укрытия в укрытие, определяется различиями в степени развития новорожденных и климатическими условиями мест обитания белозубок и бурозубок. Бурозубки по сравнению с белозубками как правило имеют более короткую беременность (20 и 30 дней соответственно), более крупные выводки (более и менее 5 детенышей соответственно). Это приводит к некоторому недоразвитию новорожденных бурозубок по сравнению с белозубками и удлинению периода лактации (Michalak, 1987; Genoud, Vogel, 1990). Кроме этого, белозубки распространены преимущественно в теплом климате тропических, пустынных и степных областей, тогда как бурозубки придерживаются в основном умеренных широт. Это может определять возраст перво-

го выхода из гнезда детенышей с еще несовершенной терморегуляцией — более раннему у белозубок, живущих в более теплом климате, и более позднему у живущих в более холодном климате бурозубок.

Репродуктивный вклад самки к настоящему времени был определен только для пяти видов землероек (Genoud, Vogel, 1990; Barrionuevo et al., 2004). Мы дополнительно рассчитали величины репродуктивного вклада для равнозубой бурозубки и обыкновенной куторы по литературным данным (Skarep, 1982; Michalak, 1987), а также для пегого поторака по результатам этого исследования (табл. 3). Для трех видов бурозубок и куторы репродуктивный вклад самки был выше, чем для трех видов белозубок и поторака. В соответствии с экспоненциальным уравнением, описывающим отрицательную зависимость между массой тела самки и ее репродуктивным вкладом (Barrionuevo et al., 2004), ожидаемый репродуктивный вклад для поторака должен составлять величину около 3.5, что на 40% выше наблюдаемой величины (2.47). Причина этого различия остается неясной, и для прояснения зависимости между массой тела и репродуктивным вкладом самки необходимы данные по большему числу видов землероек.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны А.Л. Чеботаревой и Е.И. Ивановой за помощь в сборе данных, В.Ю. Дубровскому за предоставление данных о массе пегого поторака в природе, Е.В. Володиной за просмотр рукописи и ценные комментарии, И. Шнейдеровой (I. Schneiderova), В.Ю. Олейниченко и Т.Б. Демидовой за предоставленную литературу, а также анонимному рецензенту за ценные замечания, которые помогли улучшить рукопись.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (12-04-00260а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вахрушева Г.В., Ильченко О.Г., 1991. Случай размножения пегих потораков (*Dipolomesodon pulchellum* Lichtenstein, 1823) в Московском зоопарке // Научные исследования в зоологических парках. Вып. 1. М.: Московский зоопарк. С. 15–16. — 2010. Содержание и разведение пегого поторака (*Dipolomesodon pulchellum*) в Московском зоопарке // Содержание и разведение млекопитающих редких видов в зоопарках и питомниках. М.: Московский зоопарк. С. 36–44.
- Ильченко О.Г., Вахрушева Г.В., Тупикин А.А., Лукьянова И.В., 2011. Половое поведение пегих потораков (*Dipolomesodon pulchellum*) при содержании в неволе // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы межд. совещ. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 187.
- Олейниченко В.Ю., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Щупанов Н.А., 2011. Заметки о репродуктивном поведении обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в неволе // Зоол. журн. Т. 90. Вып. 2. С. 199–205.
- Соколова З.А., 1962. Постэмбриональное развитие обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) // Науч. докл. высш. школы, биол. науки. Вып. 3. С. 60–62.
- Щупанов Н.А., Олейниченко В.Ю., 1993. Белобрюхая белозубка: поведение, пространственно-этологическая и функциональная структура популяции. М.: Наука. 193 с.
- Ansell W.F.H., 1964. Captivity behavior and postnatal development of the shrew *Crocidura bicolor* // Proc. Zool. Soc. London. V. 142. P. 123–127.
- Bajkowska U., Chetnicki W., Fedyk S., 2009. Breeding of the common shrew, *Sorex araneus*, under laboratory conditions // Folia Zool. V. 58. P. 1–8.
- Barrionuevo F.J., Zurita F., Burgos M., Jimenez R., 2004. Developmental stages and growth rate of the mole *Talpa occidentalis* (Insectivora, Mammalia) // J. Mammal. V. 85. P. 120–125.
- Baxter R.M., Lloyd C.N.V., 1980. Notes on the reproduction and postnatal development of the forest shrew // Acta Theriol. V. 25. P. 31–38.
- Churchfield S., 1990. The natural history of shrews. London: Christopher Helm Publ., A&C Black Publ. 178 p.
- Dillon W.R., Goldstein M., 1984. Multivariate analysis: Methods and applications. New York: Wiley. 608 p.
- Dippenaar N.J., 1979. Notes on the early post-natal development and behaviour of the tiny musk shrew, *Crocidura bicolor* Bocage, 1889 (Insectivora: Soricidae) // Mammalia. V. 43. P. 83–91.
- Dryden G.L., 1970. Post-parturitional conception in captive musk shrews, *Suncus murinus* // J. Reprod. Fert. V. 23. P. 493–495.
- Forsyth D.J., 1976. A field study of growth and development of nestling masked shrews (*Sorex cinereus*) // J. Mammal. V. 57. P. 708–721.
- Genoud M., Vogel P., 1990. Energy requirements during reproduction and reproductive effort in shrews (Soricidae) // J. Zool. Lond. V. 220. P. 41–60.
- Goodwin M.K., 1979. Notes on caravan and play behavior in young captive *Sorex cinereus* // J. Mammal. V. 60. P. 411–413.
- Gusztak R.W., Campbell K.L., 2004. Growth, development and maintenance of American water shrews (*Sorex palustris*) in captivity // Mammal Study. V. 29. P. 65–72.
- Hasler M.J., Hasler J.F., Nalbandov A.V., 1977. Comparative breeding biology of musk shrews (*Suncus murinus*) from Guam and Madagascar // J. Mammal. V. 58. P. 285–290.
- Hooven E.F., Hoyer R.F., Storm R.M., 1975. Notes on the vagrant shrew, *Sorex vagrans*, in the Willamette Valley of western Oregon // Northwest Science. V. 49. P. 163–173.
- Ishikawa A., Namikawa T., 1987. Postnatal growth and development in laboratory strains of large and small musk shrews (*Suncus murinus*) // J. Mammal. V. 68. P. 766–774.

- Michalak I.*, 1987. Growth and postnatal development of the European water shrew // *Acta Theriol.* V. 32. P. 261–288.
- Nesterenko V., Ohdachi S.D.*, 2001. Postnatal growth and development in *Sorex unguiculatus* // *Mammal Study.* V. 26. P. 145–148.
- Schneiderova I.*, 2013. Vocal repertoire ontogeny of the captive Asian house shrew *Suncus murinus* suggests that the male courtship call develops from the caravanning call of the young // *Acta Theriol.* doi: 10.1007/s13364-013-0141-1.
- Searle J.B.*, 1984. Breeding the common shrew (*Sorex araneus*) in captivity // *Labor. Anim.* V. 18. P. 359–363.
- Skaren U.*, 1982. Intraspecific aggression and postnatal development in the shrew *Sorex isodon* Turov // *Ann. Zool. Fenn.* V. 19. P. 87–91.
- Tsuji K., Ishikawa T.*, 1984. Some observations of the caravanning behaviour in the house musk shrew *Suncus murinus* // *Behaviour.* V. 90. P. 167–183.
- Vakhrusheva G.V., Ilchenko O.G.*, 1995. Maintaining and breeding the piebald shrew in captivity // *Int. Zoo News.* V. 42. № 2. P. 89–93.
- Vlasak P.*, 1972. The biology of reproduction and post-natal development of *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811 under laboratory conditions // *Acta Univ. Carol. Biol.* V. 1970. № 3. P. 207–292.
- Volodin I.A., Zaytseva A.S., Ilchenko O.G., Volodina E.V., Chebotareva A.L.*, 2012. Measuring airborne components of seismic body vibrations in a Middle-Asian sand-dwelling Insectivora species, the piebald shrew (*Diplomesodon pulchellum*) // *J. Exp. Biol.* V. 215. № 16. P. 2849–2852.

POSTNATAL DEVELOPMENT OF PIEBALD SHREWS (*DIPLOMESODON PULCHELLUM*, INSECTIVORA, SORICIDAE) IN CAPTIVITY

A. S. Zaytseva^{1,2}, G. V. Vakhrusheva², O. G. Ilchenko², I. A. Volodin^{1,2}

¹Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia

²Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

e-mail: volodinsvoc@gmail.com

Fast growth and early maturation make shrews a convenient object for studying the postnatal development and maternal breeding effort. Based on a laboratory colony of piebald shrews (*Diplomesodon pulchellum*), the growth and physical development of 63 individual pups from 18 litters were studied from birth to maturation. Eleven of 18 litters were examined up to the age of 40 days and other 7 ones, to the age of 24 days. The body mass, body length, head length, tail length and foot length were analyzed related to the age of the pups. For comparison, the same parameters were obtained for an independent sample composed of 20 adults (10 males and 10 females). In pups, indices of physical development (times of opening eyes and ears, appearance of fur, separation of fingers and movement activity) were also recorded. The body mass gain and the physical growth did not differ between shrews of different sexes. At the age of 40 days, the pup body mass was 82.0% of the body mass of the adults; however, all other measures did not differ from those in adults. The cross-correlation of the body mass and body sizes showed that there were periods of coordinated and uncoordinated growth of different body parts in pups. The female age and breeding experience had no significant effects on the number of pups in the litters. At weaning, 2.465 g of the litter weight fell per each 1 g of the mother body mass. By the pathway of the postnatal development, the piebald shrew is close to other Crocidurinae species.