

УДК 599.323.44

## РАННЕЕ ПОСТНАТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ЖИРНОХВОСТОЙ ПЕСЧАНКИ (*PACHYUROMYS DUPRASI*, RODENTIA, GERBILLINAE) В ЛАБОРАТОРНОЙ КОЛОНИИ

© 2016 г. А. С. Зайцева<sup>1,2</sup>, О. Г. Ильченко<sup>2</sup>, И. А. Володин<sup>1,2</sup>, Е. В. Володина<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Биологический факультет Московского государственного университета  
им. М.В. Ломоносова, Москва 119991, Россия

<sup>2</sup>Московский зоопарк, Москва 123242, Россия

e-mail: volodinsvoc@gmail.com

Поступила в редакцию 9.06.2015 г.

Жирнохвостая песчанка (*Pachyuromys duprasi*) — один из важных модельных видов грызунов, используемых в медицинских исследованиях лейшманиоза и ряда других болезней, а также для изучения изменения терморегуляции в онтогенезе. Для таких исследований важны формальные показатели роста и развития, однако эти данные плохо представлены в литературе. В этом исследовании изучали постнатальный рост и физическое развитие детенышей в лабораторной колонии жирнохвостой песчанки. Исследовали развитие 42 детенышей из 11 выводков с рождения до 40-дневного (старшего подросткового) возраста. Были проанализированы набор массы тела, увеличение длины тела, длины головы, длины хвоста и длины стопы с возрастом. Для сравнения, независимая выборка в 20 взрослых особей (10 самцов и 10 самок) была проанализирована по тем же параметрам, что и детеныши. Для детенышей были измерены показатели физического развития, такие как открывание глаз и ушей, появление меха и разделение пальцев. Набор массы тела и увеличение линейных размеров тела не различались между полами. В возрасте 40 дней масса тела детенышей составила 33.0% от массы тела взрослых, однако длина тела достигала 79.1% длины тела взрослых животных. Кросс-корреляция величин массы тела и размеров тела позволила выявить периоды скоординированного и нескоординированного роста различных частей тела. Полученные результаты по постнатальному развитию жирнохвостой песчанки обсуждаются с аналогичными литературными данными по другим видам песчанок.

**Ключевые слова:** песчанки, мышевидные грызуны, онтогенез, масса тела, рост

DOI: 10.7868/S0044513416010141

Песчанки, в первую очередь монгольская песчанка (*Meriones unguiculatus*), являются традиционными лабораторными животными, и в последние годы также часто содержатся как домашние любимцы (Западнюк и др., 1983; Володин и др., 1996). Этому способствует относительная простота содержания этих аридных грызунов в неволе. Многие песчанки могут обходиться без воды, получая всю необходимую влагу из сочного корма. Большинство видов семеноядные и не требуют специализированных кормовых рационов. Песчанки хорошо размножаются в неволе, что позволяет создавать лабораторные колонии (Смирнов, 1979; Cheal, 1983; Володин и др., 1996). Поэтому к настоящему времени по постнатальному росту и развитию многих видов песчанок опубликовано довольно много исследований (Loew, 1968; Norris, Adams, 1972; Nel, Stutterheim, 1973; Cheal, Foley, 1985; Dempster, Perrin, 1989; Ascaray, McLachlan, 1991; Lötter, Pillay, 2008).

Жирнохвостая песчанка (*Pachyuromys duprasi*) — североафриканский вид, который в последние годы стал распространяться по лабораторным и зоологическим коллекциям (Felt et al., 2008). От других видов песчанок его отличают выраженная насекомоядность (Osborn, Helmy, 1980) и особая специализация в строении слуховых барабанов, которая обеспечивает повышенную чувствительность к низким частотам (Lay, 1972; Павлинов и др., 1990; Müller et al., 1991; Plassmann, Kadel, 1991). Это один из ключевых модельных видов грызунов, используемых в паразитологических исследованиях (Felt, 2009; Hanafi et al., 2013) и работах по терморегуляции (Refinetti, 1998, 1999). Тем не менее, количественные данные по постнатальному развитию этого вида отрывочны (Felt et al., 2008). Целью нашего исследования было изучение закономерностей изменений массы тела и морфометрических признаков детенышей

жирнохвостой песчанки от рождения до 40-дневного возраста.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### Условия содержания животных

Материал был собран в экспериментальном отделе мелких млекопитающих Московского зоопарка в 2013–2014 г. Животных содержали парами в проволочно-стеклянных клетках (51 × 42.5 × 41.5 см). В качестве субстрата использовали опилки (слой 2–3 см), гнездовым материалом служило сено. Каждая клетка была оборудована как минимум двумя деревянными домиками, чтобы предоставить укрытия каждому из партнеров пары. Кормление осуществляли 3 раза в неделю, по небольшой горсти зерносмеси (исключая подсолнечник), 1 кусочку моркови, свеклы и яблока и 2–3 сверчка на животное. Кроме того раз в неделю ¼ ложка каши и ¼ ложка творога с яичной скорлупой на животное.

Самок в последние дни беременности каждый 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. Детеныши оставались с родителями до окончания сбора данных в возрасте 40 дней.

### Объекты исследования

Основатели лабораторной колонии жирнохвостой песчанки (5 самцов и 3 самки) были привезены из Египта, из природной популяции, в декабре 2007 г. Данное исследование проведено на 11 выводках, родившихся в мае–июле 2013 г. (7 выводков) и с июня по август 2014 г. (4 выводка). Все выводки находились под наблюдением от рождения до 40-дневного возраста детенышей. В выводках при рождении было от 2 до 6 детенышей, всего 44 детеныша. До 40-го дня жизни дожило 42 детеныша (два умерли в возрасте 2–3 дня).

Исследованные выводки были получены от 10 разных самок: два выводка от одной самки и по одному выводку от остальных девяти самок. Возраст самок на момент рождения выводка составлял от 3.7 до 20.4 месяцев (в среднем  $10.2 \pm 5.1$  месяцев). Семь самок имели предшествующий опыт размножения, три молодые самки (в возрасте от 3.7 до 5.4 месяцев) размножались впервые. Пол детенышей определяли по появлению сосков у самок, начиная с возраста в 14 дней, в среднем в  $16 \pm 2.2$  дней. Индивидуальное мечение проводили только после полного расхождения фаланг пальцев в возрасте 18–20 дней.

### 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 дня их взвешивали и измеряли раз в два дня, далее до возраста 39–40 дней 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 пары и возвращали обратно не позже чем через 40–60 мин. Родители 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 21–24-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. 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 неоднократно проведены для 20 взрослых половозрелых песчанок (10 самцов и 10 самок). Три самки из этой группы имели выводки в сезон взвешивания, однако измерения проводили за 40–50 дней

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

Фактор	Масса тела	Длина тела	Длина головы	Длина хвоста	Длина плюсны
Возраст	$F_{14,138} = 120.8$ $p < 0.001$	$F_{14,138} = 372.6$ $p < 0.001$	$F_{14,138} = 738.8$ $p < 0.001$	$F_{14,138} = 471.7$ $p < 0.001$	$F_{14,138} = 1344.6$ $p < 0.001$
Выводок	$F_{10,138} = 17.6$ $p < 0.001$	$F_{10,138} = 19.9$ $p < 0.001$	$F_{10,138} = 14.5$ $p < 0.001$	$F_{10,138} = 17.4$ $p < 0.001$	$F_{10,138} = 28.0$ $p < 0.001$

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

до рождения выводка, что исключало влияние беременности на массу тела животного.

### Статистический анализ

Все статистические анализы были выполнены в программе STATISTICA 6.0. Средние величины приведены как среднее  $\pm SD$ , все тесты были двусторонними, различия считали достоверными при  $p < 0.05$ . При использовании теста Колмогорова–Смирнова все распределения массы и промеров тела не отличались от нормального ( $p > 0.05$ ), поэтому мы могли применять параметрические тесты.

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 возрастной 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 использовали однофакторный дисперсионный анализ с пост-хок тестом Тьюки. Кросс-корреляцию между значениями массы и промеров тела рассчитывали с помощью коэффициента корреляции Пирсона. Для сравнения парных выборок использовали  $t$ -критерий Стьюдента.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### Развитие детенышей песчанок

Новорожденные жирнохвостые песчанки ( $n = 20$  детенышей, обнаруженных в течение нескольких часов после родов) весили  $2.58 \pm 0.45$  г, имели длину тела  $36.22 \pm 1.85$  мм, головы  $14.06 \pm 1.01$  мм, хвоста  $8.84 \pm 0.68$  мм и плюсны  $6.17 \pm 0.43$  мм. Детеныши рождались голыми и слепыми. Слуховой проход у них был закрыт, ушная раковина представлена кожной складкой, фаланги пальцев не разделены, заметны вибриссы.

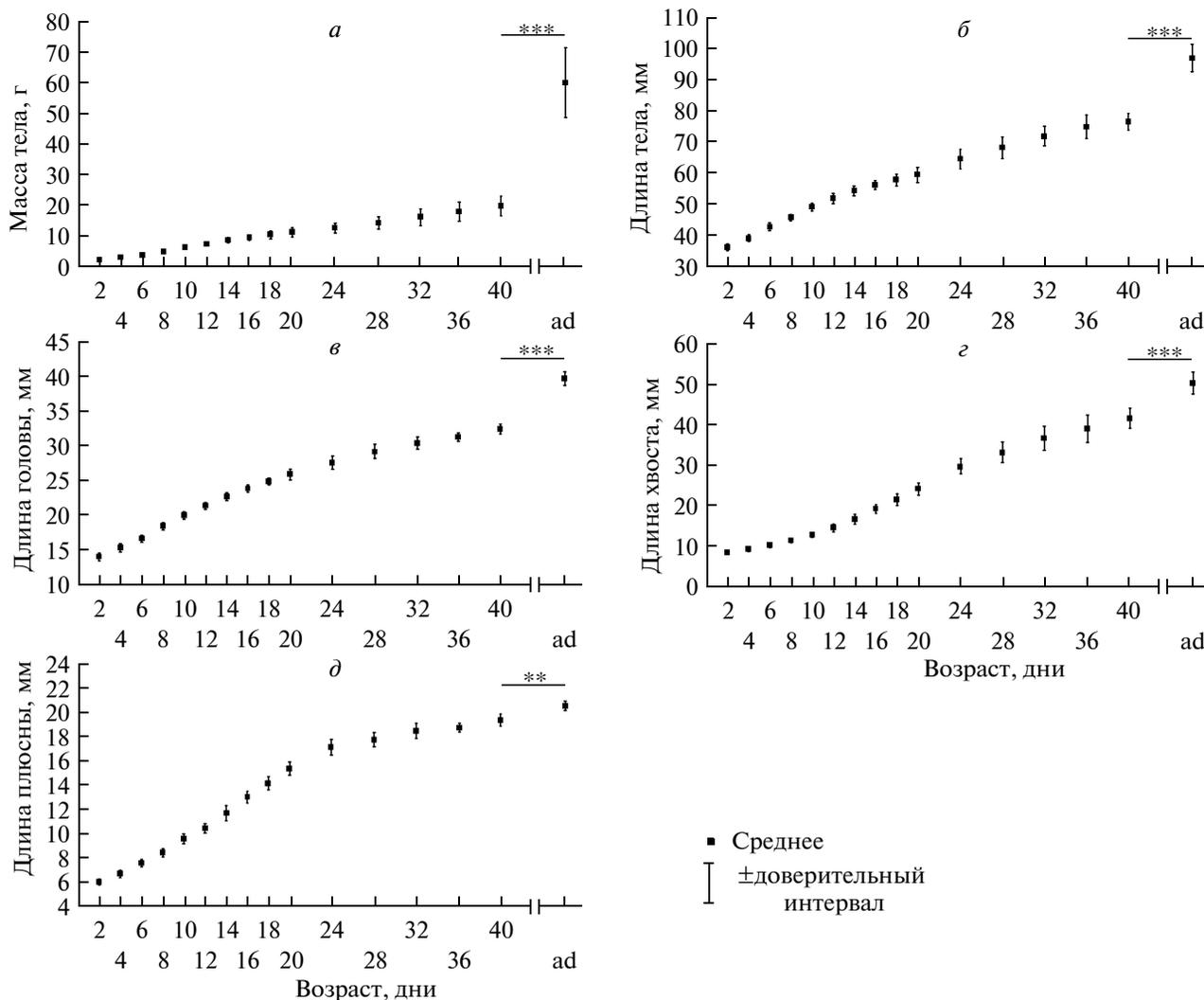
К 3–4 дню детеныши начинали передвигаться ползком, в основном на передних лапах, к 6 дню у них намечалась пигментация кожи. В 12 дней на спине начинала расти короткая темная шерсть, к 16 дню тело детенышей обрастало полностью. К 13–14 дням прорезались верхние и нижние резцы ( $13.5 \pm 1.7$ ,  $n = 9$  выводков). Несмотря на это, до возраста 40 дней включительно детеныши также могли продолжать сосать молоко матери.

В возрасте 16 дней детеныши передвигались уже на четырех лапах. Пальцы на задних лапах полностью расходились к  $21.4 \pm 3.0$  дню ( $n = 6$  выводков). К моменту полного открытия глаз ( $23.7 \pm 0.9$  дней,  $n = 11$  выводков) молодые песчанки свободно перемещались. Ушной проход открывался лишь к 27 дню ( $27.2 \pm 1.2$ ,  $n = 10$  выводков).

### Влияние взросления на массу и размеры тела детенышей песчанок

Результаты дисперсионного анализа показали, что пол детенышей не оказывал влияния на массу тела ( $F_{1,324} = 0.18$ ,  $p = 0.67$ ) и длину хвоста ( $F_{1,324} = 1.57$ ,  $p = 0.21$ ), однако достоверно влиял на длину тела ( $F_{1,324} = 8.66$ ,  $p = 0.004$ ), головы ( $F_{1,324} = 9.12$ ,  $p = 0.003$ ) и плюсны ( $F_{1,324} = 9.28$ ,  $p = 0.003$ ). Во всех случаях самцы были крупнее самок. Пол взрослых песчанок также не оказывал влияния ни на массу (самцы:  $66.8 \pm 28.3$  г; самки:  $53.3 \pm 18.5$  г;  $F_{1,18} = 1.59$ ,  $p = 0.22$ ), ни на длину головы ( $F_{1,18} = 1.00$ ,  $p = 0.33$ ), хвоста ( $F_{1,18} = 0.54$ ,  $p = 0.47$ ) и плюсны ( $F_{1,18} = 0.16$ ,  $p = 0.69$ ), и только длина тела самцов несколько превышала длину тела самок (самцы:  $102.4 \pm 5.2$  мм; самки:  $91.3 \pm 9.2$  мм;  $F_{1,18} = 11.03$ ,  $p = 0.004$ ). Однако влияние пола на массу и размеры тела всегда было значительно менее выражено, чем влияние возраста и принадлежности к определенному выводку. Поэтому мы смогли объединить всех детенышей в выводке и оперировать средними значениями массы и размеров тела для каждого возрастного класса для выводка.

Возраст и принадлежность к определенному выводку оказывали достоверное влияние на массу и размеры тела детенышей (табл. 1). Детеныши песчанок равномерно набирали массу до 20-дневного возраста – средний прирост за день в первые



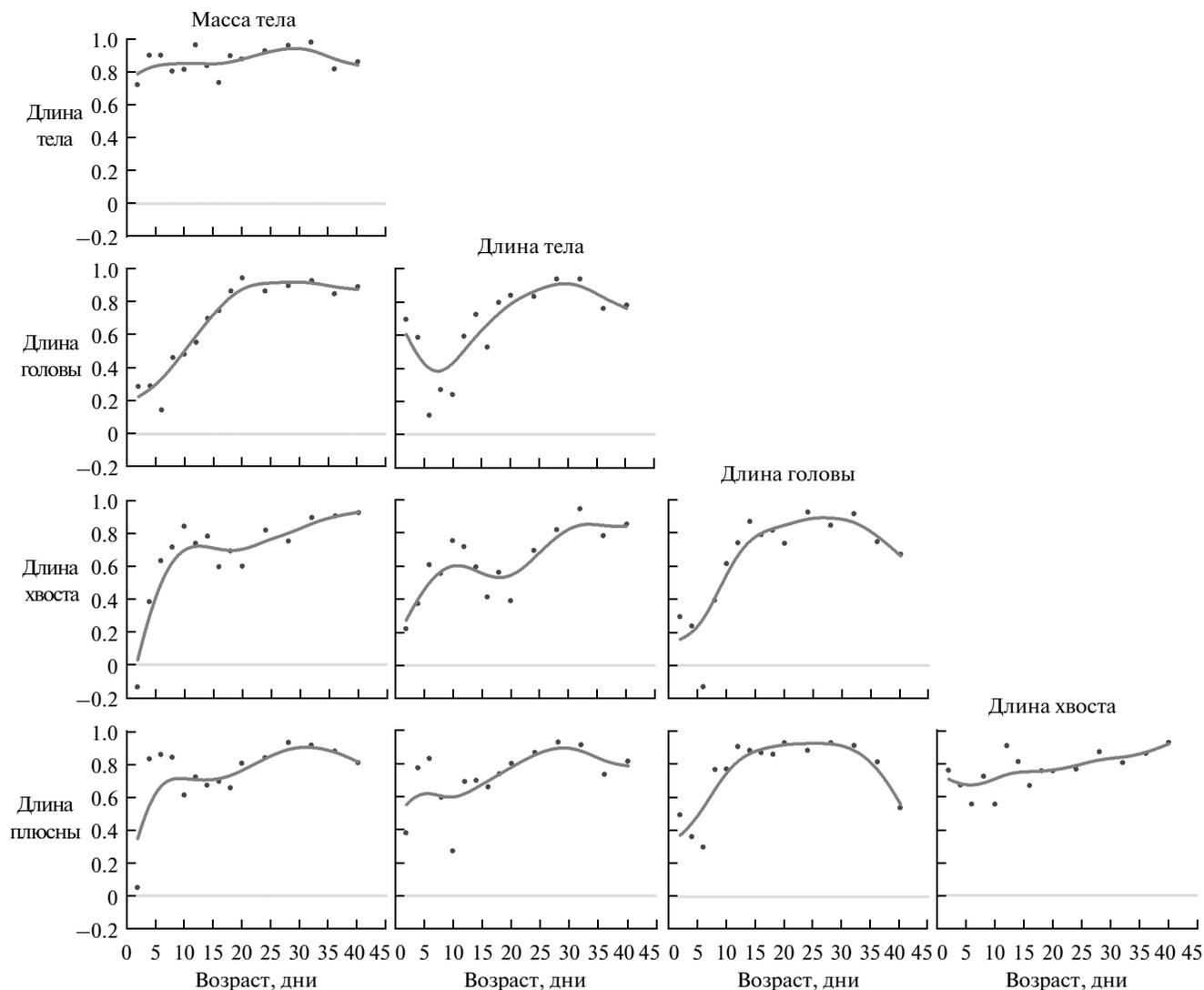
**Рис. 1.** Значения (а) массы тела, (б) длины тела, (в) длины головы, (г) длины хвоста и (д) длины плюсны для детенышей жирнохвостой песчанки от рождения до 40-дневного возраста и для взрослых особей. Указаны средние значения и 95% доверительный интервал, звездочками отмечены достоверные различия между детенышами и взрослыми животными (пост-хок тест Тьюки, \*\* –  $p < 0.01$ , \*\*\* –  $p < 0.001$ ).

10 дней жизни составлял 0.491 г в день, и с 11 по 20 день – 0.498 г. Однако затем набор массы несколько замедлялся и с 21 по 40 день составлял 0.421 г в день (рис. 1, табл. 2). К возрасту 40 дней масса детенышей была достоверно меньше массы взрослых песчанок и составляла всего 33.3% от массы взрослых (табл. 2,  $p < 0.001$ , пост-хок тест Тьюки). Все промеры тела 40-дневных детенышей также достоверно отличались от таковых взрослых животных (табл. 2,  $p < 0.01$ , пост-хок тест Тьюки). Длина тела 40-дневных детенышей составляла 79.1% от длины тела взрослых, длина головы – 81.7%, длина хвоста – 82.8%, длина плюсны – 94.3%.

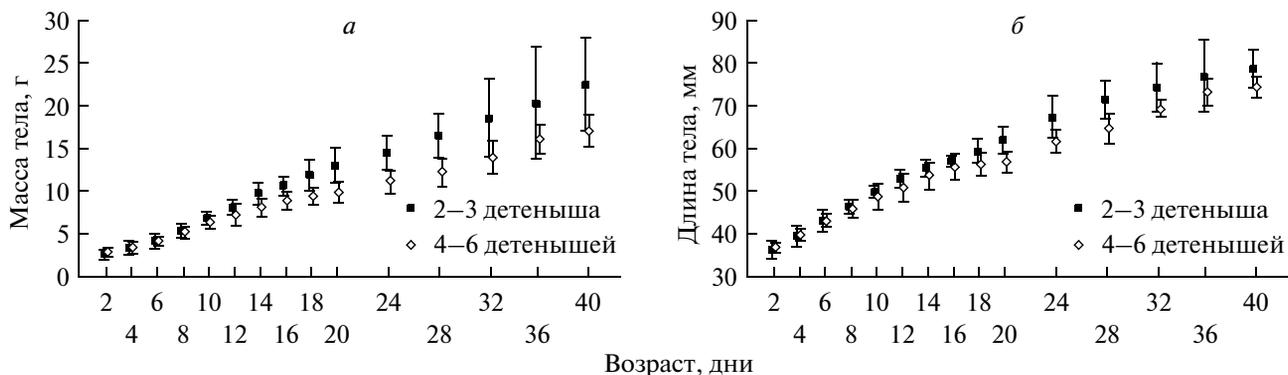
Кросс-корреляция значений массы и размеров тела до 40-дневного возраста показала, что в течение онтогенеза детенышей наблюдаются перио-

ды скоординированного и нескоординированного роста различных частей тела. До 15–20-дневного возраста наблюдалась слабая корреляция массы с размерами тела и различных измерений размеров тела между собой (рис. 2). Затем корреляция между морфометрическими признаками усиливалась, причем нескоординировано для разных признаков, и значения коэффициентов корреляции не опускались ниже 0.7–0.8 (рис. 2).

Помимо возраста, принадлежность к определенному выводку оказывала сильное влияние на массу и размеры тела детенышей (табл. 1). При рождении в выводках было от 2 до 6 детенышей, в среднем  $4.00 \pm 1.34$  детеныша. Только в одном выводке в пять детенышей два умерли в возрасте 2–3 дня, поэтому в возрасте 40 дней в выводках было  $3.82 \pm 1.33$  детеныша. Поскольку три моло-



**Рис. 2.** 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 жирнохвостой песчанки. По осям ординат – величины коэффициентов корреляции, горизонтальная линия разделяет положительные (сверху) и отрицательные (снизу) значения коэффициентов корреляции.



**Рис. 3.** Значения (а) массы тела и (б) длины тела для детенышей жирнохвостой песчанки от рождения до 40-дневного возраста из маленьких выводков, состоящих из 2–3 детенышей (черные квадраты) и больших выводков, состоящих из 4–6 детенышей (светлые ромбы). Указаны средние значения и 95% доверительный интервал.

**Таблица 2.** Значения (среднее  $\pm$  SD) массы и размеров тела детенышей песчанок от рождения до 40-дневного возраста и взрослых животных и 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	Ключевые моменты развития детенышей
1–2	11	2.7 $\pm$ 0.5	36.6 $\pm$ 1.5	14.1 $\pm$ 0.9	8.5 $\pm$ 0.7	6.1 $\pm$ 0.4	
3–4	11	3.3 $\pm$ 0.6	39.5 $\pm$ 1.7	15.4 $\pm$ 0.9	9.3 $\pm$ 0.8	6.8 $\pm$ 0.4	Передвижение ползком
5–6	11	4.1 $\pm$ 0.6	43.1 $\pm$ 1.9	16.7 $\pm$ 0.7	10.3 $\pm$ 0.8	7.6 $\pm$ 0.5	Начеается пигментация кожи
7–8	11	5.3 $\pm$ 0.7	46.1 $\pm$ 1.5	18.4 $\pm$ 0.8	11.5 $\pm$ 0.9	8.5 $\pm$ 0.5	
9–10	11	6.6 $\pm$ 0.6	49.3 $\pm$ 2.0	20.0 $\pm$ 0.8	12.9 $\pm$ 0.9	9.6 $\pm$ 0.6	
11–12	10	7.7 $\pm$ 0.9	52.1 $\pm$ 2.2	21.4 $\pm$ 0.7	14.6 $\pm$ 1.4	10.5 $\pm$ 0.6	Появление шерсти на спине
13–14	11	9.0 $\pm$ 1.4	54.5 $\pm$ 2.3	22.7 $\pm$ 0.8	16.7 $\pm$ 1.7	11.8 $\pm$ 0.9	Прорезывание резцов
15–16	11	9.9 $\pm$ 1.3	56.4 $\pm$ 2.0	23.8 $\pm$ 0.8	19.2 $\pm$ 1.7	13.1 $\pm$ 0.7	Тело обрастает шерстью, передвижение на четырех лапах
17–18	11	10.7 $\pm$ 1.9	58.0 $\pm$ 2.8	24.8 $\pm$ 0.7	21.5 $\pm$ 2.0	14.2 $\pm$ 0.8	
19–20	11	11.6 $\pm$ 2.2	59.7 $\pm$ 3.7	25.9 $\pm$ 1.2	24.1 $\pm$ 2.3	15.4 $\pm$ 0.8	
21–24	11	12.9 $\pm$ 2.3	64.7 $\pm$ 4.7	27.5 $\pm$ 1.4	29.7 $\pm$ 2.8	17.1 $\pm$ 1.0	Открытие глаз, пальцы на задних лапах полностью разошлись
25–28	11	14.5 $\pm$ 3.0	68.4 $\pm$ 5.0	29.1 $\pm$ 1.5	33.2 $\pm$ 3.8	17.8 $\pm$ 0.9	Открытие ушного прохода
29–32	11	16.5 $\pm$ 4.0	72.0 $\pm$ 4.7	30.3 $\pm$ 1.3	36.6 $\pm$ 4.3	18.5 $\pm$ 0.9	
33–36	10	18.2 $\pm$ 4.2	75.0 $\pm$ 5.2	31.2 $\pm$ 0.9	39.0 $\pm$ 4.8	18.8 $\pm$ 0.5	
37–40	11	20.0 $\pm$ 4.7	76.6 $\pm$ 3.9	32.3 $\pm$ 1.0	41.6 $\pm$ 3.6	19.4 $\pm$ 0.7	
Взрослые	20	60.0 $\pm$ 24.3	97.0 $\pm$ 9.2	39.6 $\pm$ 2.1	50.2 $\pm$ 5.8	20.6 $\pm$ 0.8	

*n* – число выводков (для детенышей) или особей (для взрослых).

дые самки размножались впервые, мы оценили влияние опытности самки на число выкормленных детенышей в выводке в момент отсадки от матери. Число детенышей в выводке составляло  $4.13 \pm 1.36$  ( $n = 8$ ) у ранее размножавшихся самок и  $3.00 \pm 1.00$  ( $n = 3$ ) у впервые рожающих самок, однако достоверная зависимость размера выводка от опыта самок не была обнаружена ( $t = 1.29$ ,  $p = 0.23$ ).

Мы также оценили влияние числа детенышей в выводке (2–3 детеныша, 5 выводков, или 4–6 детенышей, 6 выводков) на увеличение массы и размеров тела с возрастом (рис. 3). Набор массы тела ( $F_{1,147} = 42.5$ ,  $p < 0.001$ ), увеличение длины тела ( $F_{1,147} = 31.8$ ,  $p < 0.001$ ), головы ( $F_{1,147} = 10.5$ ,  $p = 0.001$ ), хвоста ( $F_{1,147} = 35.0$ ,  $p < 0.001$ ) и плюсны ( $F_{1,147} = 15.1$ ,  $p < 0.001$ ) происходили достоверно быстрее у детенышей из маленьких выводков по сравнению с детенышами из больших выводков (рис. 3).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные в этом исследовании данные по биологии размножения жирнохвостой песчанки в неволе хорошо совпадали с результатами предшествующей работы по разведению этого вида в неволе (Felt et al., 2008). По данным Фелт с соавторами (Felt et al., 2008) длительность беременности составляла 21–22 дня, число детенышей в выводке варьировало от 1 до 7 и составляло в среднем 3.1, что было несколько меньше, чем в нашем исследовании (4.0 детеныша). Масса новорожденных (2.4–2.6 г) не отличалась от наших данных (табл. 3), масса взрослых животных (самцы: 80.3–81.6 г; самки: 54.7–60.5 г) была сходна с таковой для нашей лабораторной колонии (самцы:  $66.8 \pm 28.3$  г; самки:  $53.3 \pm 18.5$  г). Масса самцов на 20% превышала массу самок, тогда как у Фелт с соавторами (Felt et al., 2008) – на 25%. Масса жирнохвостых песчанок в неволе может вдвое превышать таковую в природе (Felt et al., 2008), поэтому различия в массе взрослых животных двух лабораторных колоний могли быть обусловлены особенностями содержания и кормления.

Средняя масса новорожденных жирнохвостых песчанок (2.58 г) составляла 4.3% относительно массы тела взрослых особей (60.0 г, это исследование). Относительная масса детенышей жирнохвостой песчанки при рождении была сравнима с таковой у других крупных видов песчанок и была несколько меньше относительной массы новорожденных мелких видов песчанок (табл. 3). Так, у крупных видов песчанок: дневной (*Psammomys obesus*), белобрюхой (*Gerbilliscus leucogaster*), Брантса (*G. brantsii*) и южноафриканской гололапой (*G. afra*), масса новорожденных детенышей варьировала от 3.7 до 6.0% от массы тела взрослых (Neal, 1990; Dempster et al., 1992; Kam, Degen,

1993, 1994; Lötter, Pillay, 2008). У монгольской (*Meriones unguiculatus*) и полуденной (*M. meridianus*) песчанок, сопоставимых по массе тела с жирнохвостой песчанкой, масса новорожденных составляла 4.1–5.1% от массы взрослых (Norris, Adams, 1972; Cheal, Foley, 1985; Özkurt et al., 2001). В то же время, у мелких видов песчанок масса новорожденных составляла от 6.1% от массы взрослых особей у песчанки Сетцера (*Gerbillurus setzeri*) (Dempster, Perrin, 1991) до 8.6% у южноафриканской песчанки (*Gerbillurus paeba paeba*) (Dempster, Perrin, 1989).

До 40-дневного возраста набор массы у детенышей жирнохвостой песчанки происходил практически линейно, как и у других исследованных видов песчанок (Norris, Adams, 1972; Nel, Stutterheim, 1973; Dempster, Perrin, 1989, 1991; Shafi et al., 1989; Ascaray, McLachlan, 1991; Dempster et al., 1992; Lötter, Pillay, 2008). По-видимому, жирнохвостые песчанки достигают массы взрослых особей к 110–120 дню (16–20 недель, Felt et al., 2008), как это было показано для монгольской, белобрюхой и южноафриканской песчанок (Norris, Adams, 1972; Ascaray, McLachlan, 1991; Lötter, Pillay, 2008). Масса тела у детенышей жирнохвостой песчанки нарастала медленнее, чем линейные размеры тела, что также было сходно с развитием детенышей других видов песчанок (Ascaray, McLachlan, 1991; Özkurt et al., 2001; Lötter, Pillay, 2008). Детеныши жирнохвостой песчанки из больших выводков (4–6 особей) медленнее росли и набирали массу тела по сравнению с детенышами из маленьких выводков (2–3 особи). Это хорошо согласуется с данными по монгольской и дневной песчанкам, для которых тоже был показан замедленный рост и развитие детенышей из крупных выводков по сравнению с более мелкими (Norris, Adams, 1972; Kam, Degen, 1993).

Детеныши жирнохвостой песчанки развиваются несколько медленнее детенышей других видов песчанок. Открытие глаз и ушей происходит позднее, чем у других исследованных видов (табл. 3). Молочное выкармливание у жирнохвостой песчанки продолжается до 40-дневного возраста, тогда как у монгольской, полуденной, короткоухой и южноафриканской оно заканчивается к 30 дню (Norris, Adams, 1972; Nel, Stutterheim, 1973; Смирнов, 1979; Ascaray, McLachlan, 1991; Özkurt et al., 2001), а у белобрюхой, кустохвостой песчанок и песчанок Брантса и Сетцера – к 26–28 дню жизни детенышей (Dempster, Perrin, 1991; Lötter, Pillay, 2008). Однако наши данные расходятся с результатами Фелт с соавторами (Felt et al., 2008), согласно которым глаза детенышей жирнохвостых песчанок открываются на 16-й день, а молочное выкармливание заканчивается к 28 дню.

Для детенышей жирнохвостой песчанки было обнаружено неравномерное развитие разных частей тела на протяжении онтогенеза (рис. 2). Ана-

Таблица 3. Показатели роста и развития детенышей разных видов песчанок

Вид	Масса взрослых, г	Масса новорожденных, г	Масса новорожденных относительно массы взрослых, %	Открытие ушей, дни	Открытие глаз, дни
Монгольская песчанка ( <i>Meriones unguiculatus</i> ) <sup>1; 2</sup>	Самцы: 61.7 <sup>1</sup> ; 70.1 <sup>2</sup> Самки: 55.4 <sup>1</sup> ; 60.3 <sup>2</sup>	Самцы: 2.9 <sup>1</sup> ; 3.3 <sup>2</sup> Самки: 2.8 <sup>1</sup> ; 2.9 <sup>2</sup>	Самцы: 4.7 <sup>1</sup> ; 4.7 <sup>2</sup> Самки: 5.1 <sup>1</sup> ; 4.8 <sup>2</sup>	12–15 <sup>3; 4</sup>	17–20 <sup>5; 6; 7</sup>
Полуденная песчанка ( <i>Meriones meridianus</i> ) <sup>8; 9</sup>	60.0 <sup>8</sup>	2.45 <sup>8</sup>	4.1 <sup>8</sup>	27–28 <sup>8</sup> ; 15 <sup>9</sup>	18–19 <sup>8</sup> ; 15 <sup>9</sup>
Белобрюхая песчанка ( <i>Gerbilliscus leucogaster</i> ) <sup>10; 11</sup>	72.0 <sup>10</sup> ; 78.1 <sup>11</sup>	2.8 <sup>10</sup> ; 3.7 <sup>11</sup>	3.9 <sup>10</sup> ; 4.7 <sup>11</sup>	14–16 <sup>11</sup>	19–21 <sup>10</sup> ; 16–18 <sup>11</sup>
Песчанка Брантса ( <i>Gerbilliscus brantsii</i> ) <sup>10; 11</sup>	92.0 <sup>10</sup> ; 115.0 <sup>11</sup>	5.5 <sup>10</sup> ; 4.7 <sup>11</sup>	6.0 <sup>10</sup> ; 4.1 <sup>11</sup>	14–17 <sup>11</sup>	20 <sup>10</sup> ; 15–22 <sup>11</sup>
Южноафриканская гололапая песчанка ( <i>Gerbilliscus afra</i> ) <sup>11; 12</sup>	97.1 <sup>11</sup> ; 95.0 <sup>12</sup>	4.1 <sup>11</sup> ; 4.1 <sup>12</sup>	4.2 <sup>11</sup> ; 4.3 <sup>12</sup>		18–21 <sup>11</sup> ; 20 <sup>12</sup>
Дневная песчанка ( <i>Psammotomys obesus</i> ) <sup>13</sup>	172–188	6.6	3.7		
Южноафриканская песчанка ( <i>Gerbillurus raeba exilis</i> ) <sup>14</sup>	32.4	2.3	7.1	17	17
Южноафриканская песчанка ( <i>Gerbillurus raeba raeba</i> ) <sup>15</sup>	22	1.9	8.6		14–18
Намибийская песчанка ( <i>Gerbillurus tuptonisi</i> ) <sup>15</sup>	25	1.9	7.6		22–24
Кустовая песчанка ( <i>Gerbillurus vulliamus</i> ) <sup>16</sup>	31.5	2.0	6.3		16–20
Песчанка Сетцера ( <i>Gerbillurus setzeri</i> ) <sup>16</sup>	37.6	2.3	6.1		18
Короткоухая песчанка ( <i>Desmodillus auricularis</i> ) <sup>17</sup>	29.0 (45 дней)	1.84	6.3	23	22
Жирнохвостая песчанка ( <i>Pachyuromys duprasi</i> ) <sup>18</sup>	Самцы: 81.0 Самки: 57.7	2.4–2.6	Самцы: 3.1 Самки: 4.3		16
Жирнохвостая песчанка <sup>19</sup>	60	2.58	4.3	27	24

<sup>1</sup> – Norris, Adams, 1972; <sup>2</sup> – Cheal, Foley, 1985; <sup>3</sup> – Woolf, Ryan, 1984; <sup>4</sup> – McFadden et al., 1996; <sup>5</sup> – Elwood, Broom, 1978; <sup>6</sup> – Clark, Galef, 1980, 1981; <sup>7</sup> – Salo, French, 1989; <sup>8</sup> – Özkurt et al., 2001; <sup>9</sup> – Смирнов, 1979; <sup>10</sup> – Neal, 1990; <sup>11</sup> – Löfiter, Pillay, 2008; <sup>12</sup> – Dempster et al., 1992; <sup>13</sup> – Kam, Degen, 1993, 1994; <sup>14</sup> – Ascaray, McLachlan, 1991; <sup>15</sup> – Dempster, Perrin, 1989; <sup>16</sup> – Dempster, Perrin, 1991; <sup>17</sup> – Nel, Stutterheim, 1973; <sup>18</sup> – Felt et al., 2008; <sup>19</sup> – наши данные.

логичные данные по кросс-корреляции значений массы и размеров тела ранее были получены только для детенышей пегого поторака (*Diplomesodon pulchellum*) (Зайцева и др., 2013), что позволило сравнить эти два вида мелких млекопитающих. У поторака до 14–16-дневного возраста наблюдался период скоординированного роста (значения корреляции между увеличением массы и ростом разных частей тела очень высоки), который затем сменялся периодом несоординированного роста разных частей тела (Зайцева и др., 2013), тогда как у жирнохвостой песчанки, наоборот, корреляция между морфометрическими признаками увеличивалась с возрастом. Более того, значения корреляции между увеличением массы и длины тела у жирнохвостой песчанки всегда были очень высоки, что не наблюдалось ни для одной пары морфометрических признаков у поторака. Таким образом, два исследованных к настоящему времени вида мелких млекопитающих в раннем онтогенезе показывают противоположные тренды в скоординированности набора массы и роста различных частей тела.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны сотрудникам отдела мелких млекопитающих Московского зоопарка за помощь в проведении исследования.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского Научного Фонда (14-14-00237).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Володин И.А., Ильченко О.Г., Попов С.В., 1996. Песчанки: содержание и демография популяций разных видов в неволе. М.: Московский зоопарк. 233 с.
- Зайцева А.С., Вахрушева Г.В., Ильченко О.Г., Володин И.А., 2013. Постнатальный рост и развитие пегого поторака (*Diplomesodon pulchellum*, Insectivora, Soricidae) в неволе // Зоологический журнал. Т. 92. № 12. С. 1463–1474.
- Западнюк И.П., Западнюк В.И., Захария Е.А., Западнюк Б.В., 1983. Лабораторные животные. Разведение, содержание, использование в эксперименте. Киев: Вища школа. 380 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., 1990. Песчанки мировой фауны. М.: Наука. 368 с.
- Смирнов П.К., 1979. К биологии полуденной песчанки (*Meriones meridianus* Pall.) // Вестник Ленинградского университета. № 9. Биология. Вып. 2. С. 13–18.
- Ascaray C.M., McLachlan A., 1991. Postnatal growth and development of the hairy-footed gerbil, *Gerbillurus pae-ba exilis* // South African Tydskrif Dierk. V. 26. № 2. P. 70–77.
- Clark M.M., Galef B.G., 1980. Effects of rearing environment on adrenal weights, sexual development, and behavior in gerbils: An examination of Richter's domestication hypothesis // Journal of Comparative and Physiological Psychology. V. 94. № 5. P. 857–863.
- Clark M.M., Galef B.G., 1981. Environmental influence on development, behavior and endocrine morphology of gerbils // Physiology & Behavior. V. 27. № 5. P. 761–765.
- Cheal M., 1983. Lifespan ontogeny of breeding and reproductive success in Mongolian gerbil // Laboratory Animals. V. 17. № 3. P. 240–245.
- Cheal M., Foley K., 1985. Developmental and experiential influences on ontogeny: the gerbil (*Meriones unguiculatus*) as a model // Journal of Comparative Psychology. V. 99. № 3. P. 289–305.
- Dempster E.R., Perrin M.R., 1989. Maternal behaviour and neonatal development in three species of Namib Desert rodents // Journal of Zoology. V. 218. № 3. P. 407–419.
- Dempster E.R., Perrin M.R., 1991. Neonatal development of *Gerbillurus vullinus* and *G. setzeri* // Madoqua. V. 18. P. 51–53.
- Dempster E.R., Perrin M.R., Nuttall R.J., 1992. Postnatal development of three sympatric small mammal species of southern Africa // Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 57. P. 103–111.
- Elwood R.W., Broom D.M., 1978. The influence of litter size and parental behaviour on the development of Mongolian gerbil pups // Animal Behaviour. V. 26. № 2. P. 438–454.
- Felt S.A., 2009. Acariasis in captive fat-tailed jirds (*Pachyuromys duprasi*) // Journal of Zoo and Wildlife Medicine. V. 40. № 1. P. 217–219.
- Felt S.A., Hussein H.I., Helmy I.H., 2008. Biology, breeding, husbandry and diseases of the captive Egyptian fat-tailed jird (*Pachyuromys duprasi natronensis*) // Laboratory Animals. V. 37. № 6. P. 256–261.
- Hanafi H.A., Fryauff D.J., Kittell C.E., 2013. Evaluation of the fat-tailed gerbil, *Pachyuromys duprasi* (Rodentia: Gerbillidae), as a new animal model for studies of *Leishmania major* infection and transmission // Vector-Borne and Zoonotic Diseases. V. 13. № 9. P. 650–656.
- Kam M., Degen A.A., 1993. Energetics of lactation and growth in the fat sand rat, *Psammomys obesus*: new perspectives of resource partitioning and the effect of litter size // Journal of Theoretical Biology. V. 162. № 3. P. 353–369.
- Kam M., Degen A.A., 1994. Body mass at birth and growth rate of fat sand rat *Psammomys obesus* pups: effect of litter size and water content of *Atriplex halimus* consumed by pregnant and lactating females // Functional Ecology. V. 8. P. 351–357.
- Lay D.M., 1972. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of Gerbilline rodents // Journal of Morphology. V. 138. № 1. P. 41–120.
- Loew F.M., 1968. Differential growth rates in male Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) // Canadian Veterinary Journal. V. 9. № 10. P. 237–238.
- Lötter T.K., Pillay N., 2008. Reproduction and postnatal development of the bushveld gerbil *Gerbilliscus* (formerly *Tatera*) *leucogaster* // Mammalian Biology. V. 73. № 6. P. 430–437.
- McFadden S.L., Walsh E.J., McGee J., 1996. Onset and development of auditory brainstem responses in the Mon-

- golian gerbil (*Meriones unguiculatus*) // Hearing Research. V. 100. № 1–2. P. 68–79.
- Müller M., Ott H., Bruns V., 1991. Frequency representation and spiral ganglion cell density in the cochlea of the gerbil *Pachyuromys duprasi* // Hearing Research. V. 56. № 1–2. P. 191–196.
- Neal B.R., 1990. Observations on the early post-natal growth and development of *Tatera leucogaster*, *Aethomys chrysophilus* and *A. namaquensis* from Zimbabwe, with a review of the pre- and post-natal growth and development of African Muroid rodents // Mammalia. V. 54. № 2. P. 245–270.
- Nel J.A.J., Stutterheim C.J., 1973. Notes on early post-natal development of the Namaqua gerbil *Desmodillus auricularis* // Koedoe. V. 16. P. 117–125.
- Norris M.L., Adams C.E., 1972. The growth of the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*, from birth to maturity // Journal of Zoology. V. 166. № 3. P. 277–282.
- Osborn D.J., Helmy I., 1980. The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). Fieldiana Zoology, New Series, N 5. Chicago, Illinois: Field Museum of Natural History. 579 p.
- Özkurt S., Yiğit N., Colak E., Sözen M., Verimli R., 2001. Observations on the reproduction biology of *Meriones meridianus* Pallas, 1773 (Mammalia: Rodentia) in Turkey // Zoology in the Middle East. V. 23. № 1. P. 23–29.
- Plassmann W., Kadel M., 1991. Low-frequency sensitivity in a gerbilline rodent, *Pachyuromys duprasi* // Brain, Behavior and Evolution. V. 38. № 2–3. P. 115–126.
- Refinetti R., 1998. Homeostatic and circadian control of body temperature in the fat-tailed gerbil // Comparative Biochemistry and Physiology Part A. V. 119. № 1. P. 295–300.
- Refinetti R., 1999. Amplitude of the daily rhythm of body temperature in eleven mammalian species // Journal of Thermal Biology. V. 24. № 5–6. P. 477–481.
- Salo A.L., French J.A., 1989. Early experience, reproductive success, and development of parental behaviour in Mongolian gerbils // Animal Behaviour. V. 38. № 4. P. 693–702.
- Shafi M.M., Ahmed S.M., Pervez A., 1989. Observations on the reproductive biology of the Indian gerbil, *Tatera indica* (Hardwicke) in captivity // Mammalia. V. 53. № 4. P. 643–650.
- Woolf N.J., Ryan A.F., 1984. The development of auditory function in the cochlea of the Mongolian gerbil // Hearing Research. V. 13. № 3. P. 277–283.

## EARLY POSTNATAL DEVELOPMENT OF THE FAT-TAILED GERBIL (*PACHYUROMYS DUPRASI*, RODENTIA, GERBILLINAE) IN A LABORATORY COLONY

A. S. Zaytseva<sup>1,2</sup>, O. G. Ilchenko<sup>2</sup>, I. A. Volodin<sup>1,2</sup>, E. V. Volodina<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow 119991, Russia

<sup>2</sup>Moscow Zoo, Moscow 123242, Russia

e-mail: volodinsvoc@gmail.com

The postnatal growth and physical development of pups in a laboratory colony of the fat-tailed gerbil, *Pachyuromys duprasi*, were investigated. Forty-two pups from 11 litters from birth to the age of 40 days were examined. The increase in the body mass, body length, head length, tail length, and foot length was analyzed related to the pups' age. For comparison, an independent sample of 20 adults (10 males and 10 females) was examined using the same parameters that were chosen for pups. In the pups, variables of physical development, such as the opening of eyes and ears, the appearance of fur, and the separation of fingers were determined. The body mass gain and the physical growth did not differ between the individuals of different sexes. At the age of 40 days, the pup body mass was 33.0% of the body mass of adults; however, the body length was 79.1% of the body length in adults. The cross-correlation of the body mass and body size allowed revealing periods of coordinated and uncoordinated growth of different body parts. The pathway of the postnatal development of the fat-tailed gerbil was compared to those in other species of gerbils.

**Keywords:** gerbils, muroid rodents, ontogeny, body weight, growth