Труды Зоологического института РАН
Том 328, № 3, 2024, с. 486–499
10.31610/trudyzin/2024.328.3.486

УДК 599.323

Особенности размножения и постэмбрионального онтогенеза полевок *Microtus kermanensis* и *M. mystacinus* подрода *Microtus* (Rodentia, Arvicolinae)

С.А. Саблина* и Е.П. Тихонова

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: Svetlana.Sablina@zin.ru, sve-sablina@yandex.ru

Представлена 12 марта 2024; после доработки 23 мая 2024; принята 20 июня 2024.

РЕЗЮМЕ

Полевки *Microtus kermanensis* Roguin, 1988 и *M. mystacinus* De Filippi, 1865 являются представителями группы «*mystacinus*» (2*n* = 54) в подроде *Microtus*. Работу по изучению репродукции этих видов проводили в течение трех лет в лаборатории териологии Зоологического института РАН. Основателями лабораторных популяций послужили животные, пойманные на территории Ирана. Под наблюдением находились 38 пар *M. kermanensis* и 18 пар *M. mystacinus*. При изучении постэмбрионального онтогенеза были обследованы 39 пометов (166 детенышей) *M. kermanensis* и 14 пометов (51 детеныш) *M. mystacinus*. Для сравнения использовали 10 пометов (47 детенышей) *M. arvalis* Pallas, 1978 (форма «*arvalis*» из Владимирской области). Размножение животных проходило круглогодично. Среднее число детенышей в помете составило у *M. kermanensis* – 4.3, у *M. mystacinus* – 3.6, у *M. arvalis* – 4.7; соотношение полов у всех видов близко к 1:1. Отмечена высокая смертность у более крупной керманской полевки *M. kermanensis* (28.3%) при более низких показателях у *M. mystacinus* (15.7%) и у *M. arvalis* (17.0%). В целом развитие детенышей всех трех видов на протяжении первых 12 дней жизни идет сравнительно быстро. Из отличительных особенностей онтогенеза *M. mystacinus* следует отметить более раннее обособление ушных раковин. Для керманской полевки характерно более быстрое расхождение пальцев на передних и задних конечностях, которое заканчивается к 10-му дню (у *M. mystacinus* и *M. arvalis* – к 12-му дню). Также у *M. kermanensis* растянуты сроки прорезывания резцов: нижние резцы начинают прорезываться на 3-й день и к 9-му дню появляются у 100% детенышей (у двух других видов – на 7-й день). Верхние резцы начинают прорезываться с 4-го дня, и к 10-му дню они имеются у 100% детенышей (у *M. mystacinus* и *M. arvalis* – на 8-й день). Прозревание у всех трех видов начинается с 9-го дня и полностью заканчивается к 12-му дню; такое единообразие может служить подтверждением филогенетической близости этих видов. Для исследованных видов отмечено инцест-табу.

Ключевые слова: Arvicolinae, *Microtus*, онтогенез, полевки, размножение

Features of reproduction and postembryonic ontogenesis in voles *Microtus kermanensis* and *M. mystacinus* of the subgenus *Microtus* (Rodentia, Arvicolinae)

S.A. Sablina* and E.P. Tikhonova

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb.1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mails: Svetlana.Sablina@zin.ru, sve-sablina@yandex.ru

Submitted March 12, 2024; revised May 23, 2024; accepted June 20, 2024.

* *Автор-корреспондент / Corresponding author*

ABSTRACT

The voles *Microtus kermanensis* Roguin, 1988 and *M. mystacinus* De Filippi, 1865 are representatives of the "*mystacinus*" group in the subgenus *Microtus* (2n = 54). A three-year study of reproduction of these species was conducted in the Laboratory of Theriology of the Zoological Institute RAS. The laboratory populations of voles were created from animals caught in Iran. In this study, 38 pairs of *M. kermanensis* and 18 pairs of *M. mystacinus* were under observation. For the study of postembryonic ontogenesis, 39 litters (166 pups) of *M. kermanensis* voles and 14 litters (51 pups) of *M. mystacinus* were examined. For comparison, 10 litters (47 pups) of *M. arvalis* Pallas, 1978 (form "*arvalis*" from the Vladimir region) were used. The breeding of animals continued all year round. The average number of pups per litter was 4.3 in *M. kermanensis*, 3.6 in *M. mystacinus*, and 4.7 in *M. arvalis*; the sex ratio in all species was close to 1:1. High mortality was noted in the larger *M. kermanensis* (28.3%), with lower rates in *M. mystacinus* (15.7%) and *M. arvalis* (17.0%). In general, the development of pups of all three species during the first 12 days of life is fast. Among the distinctive features, the early separation of the auricles in *M. mystacinus* is of note. The large *M. kermanensis* is characterized by earlier divergence of the fingers on the fore and hind limbs, which ends by day 10 (in *M. mystacinus* and *M. arvalis* by day 12). Also, in *M. kermanensis* the timing of incisor eruption is extended; the lower incisors begin to erupt on day 3 and appear by day 9 in 100% of the pups (by day 7 in the other two species). The upper incisors begin to erupt from day 4, and 100% of the pups have them by day 10 (in *M. mystacinus* and *M. arvalis*, they completely erupt on day 8). In all three species, their eyes start opening at 9 days and open completely by day 12; such uniformity can serve as confirmation of the phylogenetic proximity of these species. All three species are characterized by the avoidance of incest.

Key words: Arvicolinae, *Microtus*, ontogeny, voles, reproduction

ВВЕДЕНИЕ

Подрод *Microtus* Schrank, 1798 включает шесть видов полевок: *M. arvalis* Pallas, 1778 – обыкновенная (с двумя кариоморфами, «*arvalis*» и «*obscurus*»), *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 – восточноевропейская, *M. ilaeus* Thomas, 1912 – илийская, *M. transcaspicus* Satunin, 1905 – закаспийская, *M. kermanensis* Roguin, 1988 – белуджистанская, или керманская полевка, и *M. mystacinus* De Filippi, 1865 (Shenbrot and Krasnov 2005; Павлинов и Лисовский [Pavlinov and Lissovsky] 2012; Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2019). Полевки из Ирана, *M. kermanensis* и *M. mystacinus,* являются одними из наименее изученных представителей этой группы и до недавнего времени считались двумя формами неясного таксономического статуса (Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2019).

Позднее, благодаря результатам сравнительного анализа последовательностей гена cytb и экспериментальной гибридизации всех номинальных 54-хромосомных форм полевок группы «*mystacinus*» (*M. kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. rossiaemeridionalis*), а также при сравнении полевок этой группы с наиболее близкими к ним полевками подрода *Microtus* – *M. arvalis* (2n = 46) и *M. transcaspicus* (2n = 52), была доказана видовая валидность *M. mystacinus*, *M. kermanensis* и *M. rossiaemeridionalis* (Bikchurina et al. 2021; Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2022). Консенсусная кладограмма видов подрода *Microtus* представлена на Рис. 1, где отмечены виды, с которыми мы работали. Следует отметить, что из трех видов исследованных нами полевок *M. kermanensis* отличается значительно более крупными размерами по сравнению с *M. mystacinus* и *M. arvalis*.

Изучению размножения и особенностей постэмбрионального онтогенеза полевок подрода *Microtus* посвящен ряд работ (Башенина [Bashenina] 1962; Мейер [Meyer] 1971; Зоренко [Zorenko] 1981; Маликов и Мейер [Malikov and Meyer] 1990; Башенина и Мейер [Bashenina and Meyer] 1994; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996; Чепракова и др. [Cheprakova et al.] 2002; Чепракова [Cheprakova] 2005), в которых наиболее подробно были изучены виды *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis*, *M. ilaeus* и *M. transcaspicus*. Авторы отмечали высокие темпы развития детенышей, относительно ранние сроки их полового созревания, сезонные колебания скорости роста и наличие резких колебаний численности в природных условиях. Были обнаружены также морфологические различия между изученными видами, которые прослеживались с первых этапов онтогенеза.

Известно, что последовательность и сроки появления основных признаков развития

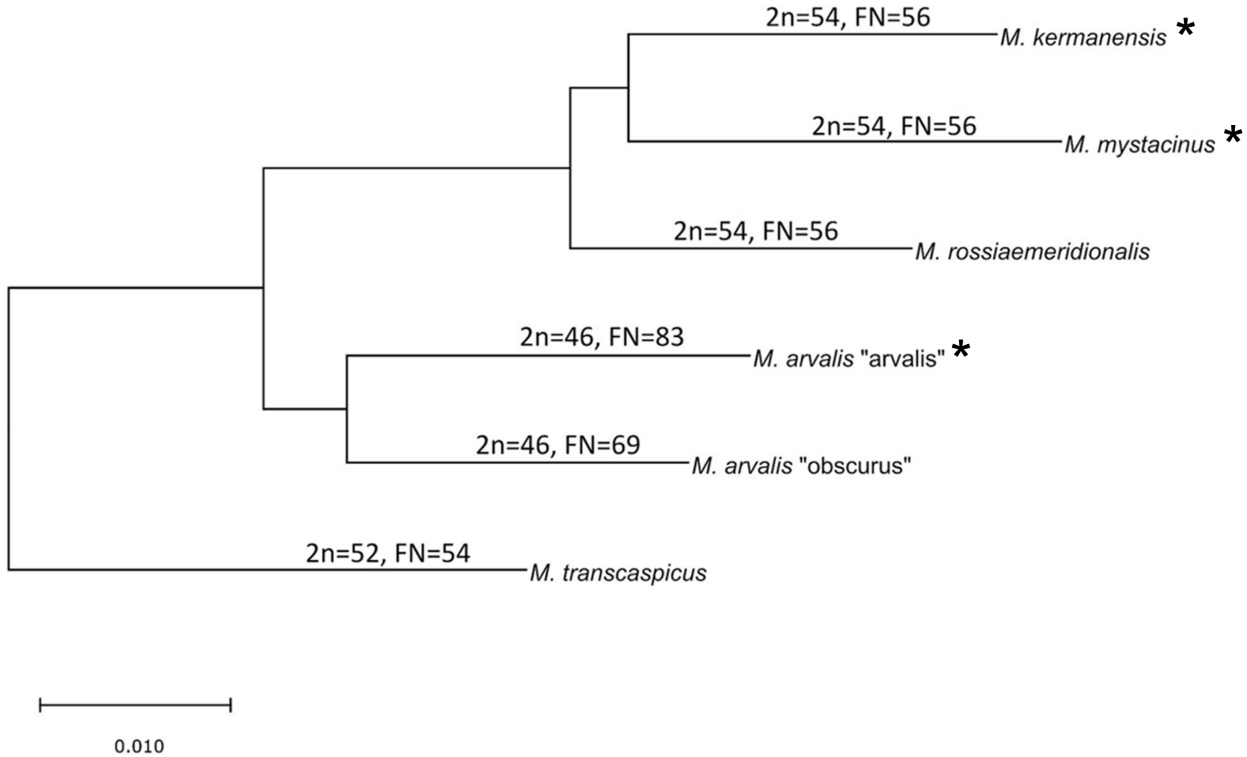

Рис. 1. Консенсусная кладограмма видов подрода *Microtus* (по: Bikchurina et al. 2021) с обозначением (*) рассмотренных в статье видов.

Fig. 1. Consensus cladogram of species of the subgenus *Microtus* (after: Bikchurina et al. 2021) with species examined in this study indicated by (*).

детенышей (отхождение ушных раковин, прорезывание резцов, расхождение пальцев, прозревание) наследственно закреплены и сохраняются при разведении животных в стационарных условиях в течение многих поколений (Мейер [Meyer] 1978, 1980; Зоренко [Zorenko] 1981; Маликов и Мейер [Malikov and Meyer] 1990; Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 1991; Зоренко и др. [Zorenko et al.] 1994; Чепракова [Cheprakova] 2005; Саблина и Тихонова [Sablina and Tikhonova] 2012; Саблина и др. [Sablina et al.] 2015).

Данные по биологии *M. kermanensis* и *M. mystacinus* на настоящий момент фрагментарны, особенности размножения и постэмбрионального онтогенеза остаются неизученными. Целью настоящей работы было выяснение особенностей репродукции этих видов и сравнение их с близкими к ним видами подрода *Microtus* – *M. rossiaemeridionalis*, *M. arvalis* и *M. transcaspicus*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основателями лабораторных колоний послужили полевки из Ирана: пять особей *M. kermanensis* из провинции Керман, отловленные в 2016 г., и четыре особи *M. mystacinus* из провинции Мазандаран, отловленные в 2018 г. Для сравнения использовали собственные материалы по онтогенезу обыкновенной полевки *M. arvalis* (форма «*arvalis*») из Владимирской области, а также наши и литературные данные по *M. rossiaemeridionalis* и *M. transcaspicus*.

Полевок изучали в научной коллекции экспериментальных животных временного содержания лаборатории териологии Зоологического института РАН. Животные размещались парами или небольшими семейными группами в стеклянных боксах (50 × 25 × 30 см) при температуре 18–20°C и световом режиме: 12 часов – свет, 12 часов – темнота. Подстилочным матери-

алом служили опилки и сено. В пищевой рацион входили овощи и овес, в корм периодически добавляли хлеб, ветви ивы, а в летний период – свежую траву.

Наблюдения за животными проводили в течение первых 2–3 лет жизни в неволе (*M. kermanensis* – с 2017 по 2019 гг., *M. mystacinus* – с 2018 по 2021 гг. и *M. arvalis* – с 2019 по 2021 гг.). Всего при описании постэмбрионального онтогенеза изучено 39 пометов (166 детенышей) *M. kermanensis*, 14 пометов (51 детеныш) *M. mystacinus* и 10 пометов (47 детенышей) *M. arvalis*. Величину выводка оценивали в первые сутки после рождения. Пол детенышей определяли на третьи сутки. Для характеристики роста полевок использовали стандартные показатели. Ежедневно с 1-го по 12-й день измеряли: массу тела (P), длину тела (L), длину хвоста (C) и ступни (Pl). Регистрировали особенности развития детенышей: сроки обособления ушных раковин, расхождение пальцев на передних и задних конечностях, прорезывание верхних и нижних резцов, прозревание. Для керманской полевки также более подробно отмечали развитие двигательной активности и поведение с 1-го по 12-й день, фиксировали изменения окраски и формирование шерстного покрова.

В анализ интенсивности размножения вошли: *M. kermanensis* – 111 межродовых интервалов от 38 пар, *M. mystacinus* – 63 интервала от 18 пар, *M. arvalis* – 91 интервал от 36 пар. Смертность детенышей считали за первые 12 дней жизни.

Удельную скорость роста детенышей вычисляли по формуле

$$C_W = \frac{W_2 - W_1}{W(t_2 - t_1)} \times 100\%,$$

где W_2 – конечный размер за данный период, W_1 – начальный размер, W – средний размер ($W = \frac{W_2 + W_1}{2}$), t_1 – начальное время, t_2 – конечное время (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

Статистическая обработка полученных данных была выполнена с помощью стандартного приложения прикладных программ “Statistica 10” для ПК. Отличия считались значимыми при $P < 0.05$. Первоначально анализируемые показатели проверяли на нормальность их распределения (тест Шапиро-Уилка). Результаты анализировали с использованием однофакторного анализа ANOVA, с последующими парными *post-hoc* сравнениями (тест Тьюки). Равенство дисперсий анализировали с применением критерия Ливиня, который показал однородность дисперсий для всех выборок.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности размножения

В течение первых двух-трех лет содержания в неволе полевки размножались круглогодично. В последующие годы у полевок *M. kermanensis* размножение продолжалось в обычном ритме, однако постепенно росла смертность детенышей; а у полевок *M. mystacinus* увеличивались интервалы между пометами вплоть до прекращения размножения. Причины этого до конца неясны. Вероятно, это можно объяснить высокой чувствительностью данных видов к инбридингу, а также сложностью адаптации к неспецифичным для них климатическим условиям и кормам. Из характерных особенностей репродукции этих видов и *M. arvalis* нами отмечено достаточно строгое инцест-табу, в то время как у закаспийской полевки периодически случаются внутрисемейные скрещивания, а у восточноевропейской полевки отмечено полное его отсутствие.

Основные показатели интенсивности размножения приведены в Табл. 1. Для двух исследованных видов минимальный интервал между родами равен 20 дням, у *M. arvalis* – 19 дням, что, вероятно, соответствует продолжительности срока беременности. В среднем интервал между пометами составляет приблизительно 40–50 дней, с максимальным сроком до 178 дней у *M. kermanensis*. Минимальное среднее число детенышей в помете отмечено у *M. mystacinus* 3.6 (от 1 до 6), максимальное у *M. arvalis* – 4.7 (от 2 до 8). Самая высокая смертность детенышей обнаружена у керманской полевки – 28.3%, и это почти в два раза больше, чем у *M. mystacinus* – 15.7% и у *M. arvalis* –17.0%. Были зарегистрированы единичные случаи каннибализма, когда в ситуации стресса самка поедает своего детеныша, но это бывает очень редко. Соотношение полов детенышей одинаково у всех видов и близко к 1:1.

Из особенностей поведения самки-матери следует отметить, что при изъятии детенышей из гнезда она не проявляет агрессивности, обычно покидает гнездо, унося одного из детей

Таблица 1. Основные показатели интенсивности размножения полевок *Microtus kermanensis, M. mystacinus* и *M. arvalis*.
Table 1. Main indicators of reproduction intensity in voles *Microtus kermanensis, M. mystacinus,* and *M. arvalis*.

Вид Species	Число детенышей в помете Number of pups in the litter	Средний интервал до первого помета Average interval up to the 1st litter	Средний интервал между пометами, дни Average interval between litters, days	Соотношение полов Sex ratio	Смертность детенышей с 1-го по 12-й день, % Mortality of pups from the 1st to 12th days, %
M. kermanensis	4.3 (2–7)	36.8 (21–81) (38 интервалов / intervals)	41.7 (20–178)	1:1	28.3
M. mystacinus	3.6 (1–6)	43.5 (23–108) (18 интервалов / intervals)	49.7 (20–141)	1:1	15.7
M. arvalis	4.7 (2–8)	41.2 (20–162) (36 интервалов / intervals)	40.4 (19–162)	1:1	17.0

Примечание: Приведены средние значения и диапазоны изменчивости (в скобках).
Note: Mean values and ranges are given (in parentheses).

в зубах, а если она была потревожена во время кормления, то и прикрепившихся к соскам детенышей. Расползающихся после измерений детенышей самка собирает в гнездо. Такое поведение характерно для трех изученных нами видов. Для них обнаружено также строгое инцест-табу.

Рост детенышей

Удельная скорость роста (УСР) детенышей по массе, длине тела, хвоста и ступни представлена в Табл. 2. Наиболее высокая удельная скорость роста по длине тела, хвоста и ступни обнаружена у *M. arvalis*, в то время как по массе – наибольшая УСР у *M. mystacinus*.

У самой крупной из изученных полевок *M. kermanensis* рождаются и самые крупные детеныши (Табл. 3). На протяжении всего постэмбрионального развития их размерные характеристики достоверно выше, чем у *M. mystacinus* и *M. arvalis* (Рис. 2). Это же соотношение сохраняется и у взрослых животных (в возрасте год и более). Средняя масса взрослых животных *M. kermanensis* составляла 88.77 (44.70–132.30) г, *M. mystacinus* – 32.99 (20.20–52.00) г, *M. arvalis* – 33.80 (26.00–47.00) г; длина тела *M. kermanensis* – 149.22 (133.00–169.00) мм, *M. mystacinus* – 115.78 (103.00–131.00) мм, *M. arvalis* – 114.61 (105.00–123.00) мм; длина хвоста *M. kermanensis* – 58.82 (50.00–69.00) мм, *M. mystacinus* – 40.00 (32.00–46.00) мм, *M. arvalis* – 41.33 (33.00–52.00) мм; длина ступни *M. kermanensis* – 22.06 (20.50–24.00) мм, *M. mystacinus* – 17.27 (16.00–18.50) мм, *M. arvalis* – 16.53 (14.50–18.00) мм (Табл. 3).

При попарном сравнении роста детенышей *M. mystacinus* и *M. arvalis* наблюдаются следующие закономерности: новорожденные *M. mystacinus* несколько крупнее, чем *M. arvalis*, при этом в отдельные дни различия достигают уровня значимости. Это соотношение по некоторым параметрам сохраняется до десятого дня. Затем различия между ними нивелируются. Взрослые особи *M. mystacinus* и *M. arvalis* не отличаются друг от друга по размерным характеристикам, различия между ними статистически незначимы.

Таблица 2. Удельная скорость роста полевок *Microtus kermanensis, M. mystacinus* и *M. arvalis* с 1-го по 10-й день развития, %.
Table 2. Specific growth rate of voles *Microtus kermanensis, M. mystacinus* and *M. arvalis* from the 1st to 10th day of development, %.

Вид Species	Масса тела Body weight	Длина тела Body length	Длина хвоста Tail length	Длина ступни Foot length
M. kermanensis	10.3 (9.7–10.7)	4.7 (4.5–4.8)	7.8 (7.6–7.8)	7.3 (7.2–7.6)
M. mystacinus	11.6 (11.5–12.1)	4.6 (4.1–5.1)	8.0 (7.5–8.5)	7.3 (7.2–7.5)
M. arvalis	10.3 (9.6–10.8)	4.9 (4.5–5.3)	8.6 (8.3–8.9)	7.5 (7.5–7.5)

Примечание: Приведены средние значения и диапазоны изменчивости (в скобках).
Note: Mean values and ranges are given (in parentheses).

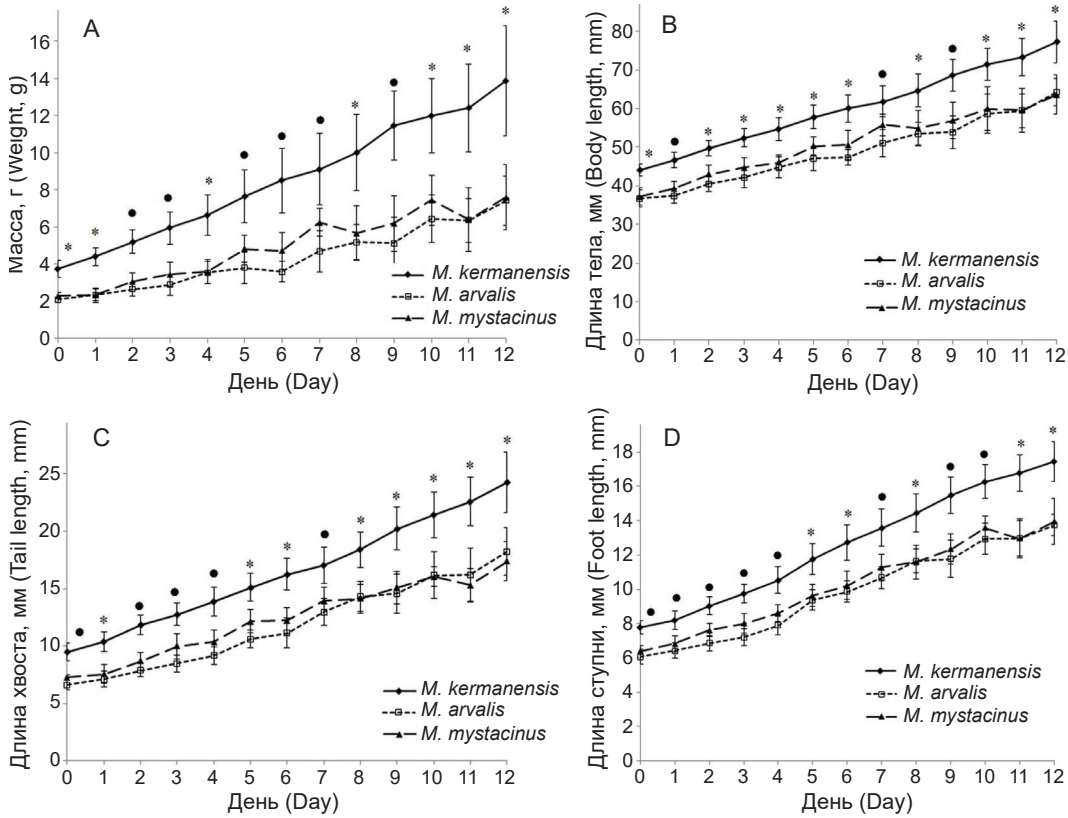

Рис. 2. Рост детенышей *Microtus kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. arvalis*: A – масса; B – длина тела; C – длина хвоста; D – длина ступни. Отмечены статистически значимые отличия *M. kermanensis* от *M. mystacinus* и *M. arvalis* (*) и между *M. kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. arvalis* (•).

Fig. 2. Growth of pups of *Microtus kermanensis*, *M. mystacinus*, and *M. arvalis*: A – weight; B – body length; C – tail length; D – foot length. Statistically significant differences distinguishing *M. kermanensis* from *M. mystacinus* and *M. arvalis* are indicated by (*) and differences distinguishing *M. kermanensis*, *M. mystacinus*, and *M. arvalis* are indicated by (•).

Таблица 3. Сравнительные характеристики роста детенышей *Microtus kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. arvalis*.

Table 3. Comparative characteristics of the growth of pups of *Microtus kermanensis*, *M. mystacinus*, and *M. arvalis*.

Вид Species	Признак Features	1-й день 1st day	3-й день (3rd day)	7-й день (7th day)	12-й день (12th day)	1-й год (1st year)
M. kermanensis	Масса тела, г Body weight, g	4.41±0.50* (123)	5.96±0.88* (105)	9.12±1.95* (76)	13.87±2.96* (44)	88.77±23.29* (27)
M. mystacinus		2.34±0.41 (16)	3.45±0.65** (31)	6.25±0.75** (20)	7.61±1.77 (22)	32.99±7.69 (32)
M. arvalis		2.36±0.30 (19)	2.90±0.56 (27)	4.70±1.12 (33)	7.43±1.33 (15)	33.80±5.48 (18)
M. kermanensis	Длина тела, мм Body length, mm	46.64±1.95* (123)	52.36±2.34* (105)	61.88±4.02* (76)	77.25±5.51* (44)	149.22±8.73* (27)
M. mystacinus		39.31±1.92** (16)	44.68±2.60** (31)	55.80±2.80** (20)	63.59±5.05 (22)	115.78±7.54 (32)
M. arvalis		37.47±1.90 (19)	42.15±2.55 (27)	51.12±3.52 (33)	64.33±3.54 (15)	114.61±5.85 (18)
M. kermanensis	Длина хвоста, мм Tail length, mm	10.36±0.86* (123)	12.77±0.99* (105)	17.06±1.57* (76)	24.27±2.66* (44)	58.82±5.92* (27)
M. mystacinus		7.56±0.79 (16)	9.98±1.10** (31)	13.93±1.23** (20)	17.41±1.69 (22)	40.00±3.94 (32)
M. arvalis		7.11±0.68 (18)	8.48±0.71 (27)	12.97±1.17 (33)	18.23±2.08 (15)	41.33±6.15 (18)
M. kermanensis	Длина ступни, мм Foot length, mm	8.20±0.52* (123)	9.74±0.56* (105)	13.58±1.09* (76)	17.45±1.16* (44)	22.06±1.01* (27)
M. mystacinus		6.84±0.47** (16)	8.00±0.57** (31)	11.28±0.77** (20)	13.95±1.34 (22)	17.27±0.72** (32)
M. arvalis		6.42±0.45 (19)	7.2±0.49 (27)	10.7±0.64 (33)	13.73±0.62 (15)	16.53±0.76 (18)

Примечания: Приведены среднее арифметическое, стандартное отклонение и количество детенышей (в скобках); отмечены достоверные отличия *M. kermanensis* от *M. mystacinus* и *M. arvalis* (*) и *M. mystacinus* от *M. arvalis* (**).

Notes: Arithmetic mean, standard deviation and number of cubs (in parentheses) are given; significant differences distinguishing *M. kermanensis* from *M. mystacinus* and *M. arvalis* (*), and *M. mystacinus* from *M. arvalis* (**) are indicated.

Половой диморфизм

Половую принадлежность детенышей можно определить, начиная со 2–3-го дня (у самок четко видны соски). Статистически значимых различий размерных характеристик между полами у *M. kermanensis* в этом возрасте не обнаружено. Хотя самцы несколько крупнее самок, но различия не достигают уровня значимости. В дальнейшем на протяжении наблюдаемого периода самцы по-прежнему остаются крупнее, и в годовалом возрасте различия по массе, длине тела и длине хвоста между самцами и самками становятся статистически значимыми (Табл. 4).

У *M. mystacinus* на протяжении периода описания (с 1-го по 12-й день) половой диморфизм не обнаружен. Начиная с 10-го дня, самцы немного опережают самок по массе, длине тела и длине хвоста. У взрослых животных различия между самцами и самками по этим показателям достигают уровня значимости.

Самцы *M. arvalis* со 2-го по 8-й день несколько крупнее самок и в некоторые дни различия достигают уровня значимости. С девятого по 12-й день и в годовалом возрасте самцы и самки не различаются по размерам.

По длине ступни полового диморфизма нет ни у одного из видов, ни в детском, ни во взрослом возрасте.

Развитие детенышей и сроки формирования экстерьерных признаков

Новорожденные детеныши всех описываемых видов – голые, имеют интенсивную ярко-розовую окраску, глаза закрыты, ушные раковины не отделены от головы, пальцы на передних и задних лапах соединены, в области носа видны вибриссы, зубов нет. К концу первых суток розовая окраска бледнеет, спина и верхняя часть хвоста приобретают сероватый цвет. На третьи сутки у детенышей появляется гладкая блестящая бархатистая шерстка коричневатого оттенка, у самок намечаются соски. Постепенно волосяной покров становится более густым и длинным. К концу периода описания (к 12-му дню) шерстка и внешний вид детенышей (кроме размерных характеристик) почти не отличаются от взрослых животных (Рис. 3). Динамика развития шерстного покрова и его окраска сходны у всех трех видов.

Особенности развития детенышей по стандартным признакам (сроки обособления ушных раковин, прорезывание верхних и нижних резцов, расхождение пальцев на передних и задних конечностях, прозревание) представлены в Табл. 5.

Нами отмечено, что обособление ушных раковин у керманской и обыкновенной полевок начинается со 2-го дня и заканчивается к 4-му

Таблица 4. Половой диморфизм у *Microtus kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. arvalis*.
Table 4. Sexual dimorphism in *Microtus kermanensis*, *M. mystacinus* and *M. arvalis*.

Вид Species	Признак Features	Самцы / Males	Самки / Females	Самцы / Males	Самки / Females
		4-й день / 4th day		1 год и более / 1 year or more	
M. kermanensis	Масса тела, г Body weight, g	6.68±1.06 (53)	6.57±1.14 (49)	98.85±19.25 (13)*	79.42±23.38 (14)
M. mystacinus		3.52±0.67 (11)	3.70±0.70 (11)	37.05±7.40 (17)*	28.38±5.07 (15)
M. arvalis		3.90±0.63 (12)*	3.29±0.47 (15)	34.31±6.02 (14)	32.03±2.81 (4)
M. kermanensis	Длина тела, мм Body length, mm	54.94±3.02 (53)	54.46±2.94 (50)	154.62±7.08 (13)*	144.21±7.08 (14)
M. mystacinus		46.09±1.92 (11)	46.00±1.84 (11)	119.00±7.00 (17)*	112.13±6.56 (15)
M. arvalis		46.42±2.39 (12)*	43.33±2.23 (15)	115.79±5.62 (14)	110.50±5.32 (4)
M. kermanensis	Длина хвоста, мм Tail length, mm	13.69±1.32 (53)	14.04±1.19 (50)	63.27±4.24 (11)*	54.36±3.44 (11)
M. mystacinus		10.18±1.01 (11)	10.50±1.10 (11)	42.71±2.44 (17)*	36.93±2.94 (15)
M. arvalis		9.42±0.76 (12)	9.00±0.76 (15)	43.14±5.64 (14) *	35.00±2.71 (4)
M. kermanensis	Длина ступни, мм Foot length, mm	10.52±0.86 (53)	10.57±0.69 (50)	22.19±1.05 (13)	21.93±1.00 (14)
M. mystacinus		8.59±0.20 (11)	8.77±0.72 (11)	17.41±0.54 (17)	17.10±0.87 (15)
M. arvalis		8.08±0.51 (12)	7.77±0.53 (15)	16.61±0.84 (14)	16.25±0.29 (4)

Примечания: Приведены среднее арифметическое, стандартное отклонение и количество детенышей (в скобках); отмечены (*) достоверные отличия.

Notes: Arithmetic mean, standard deviation and number of pups (in parentheses) are given; significant differences (*) are marked.

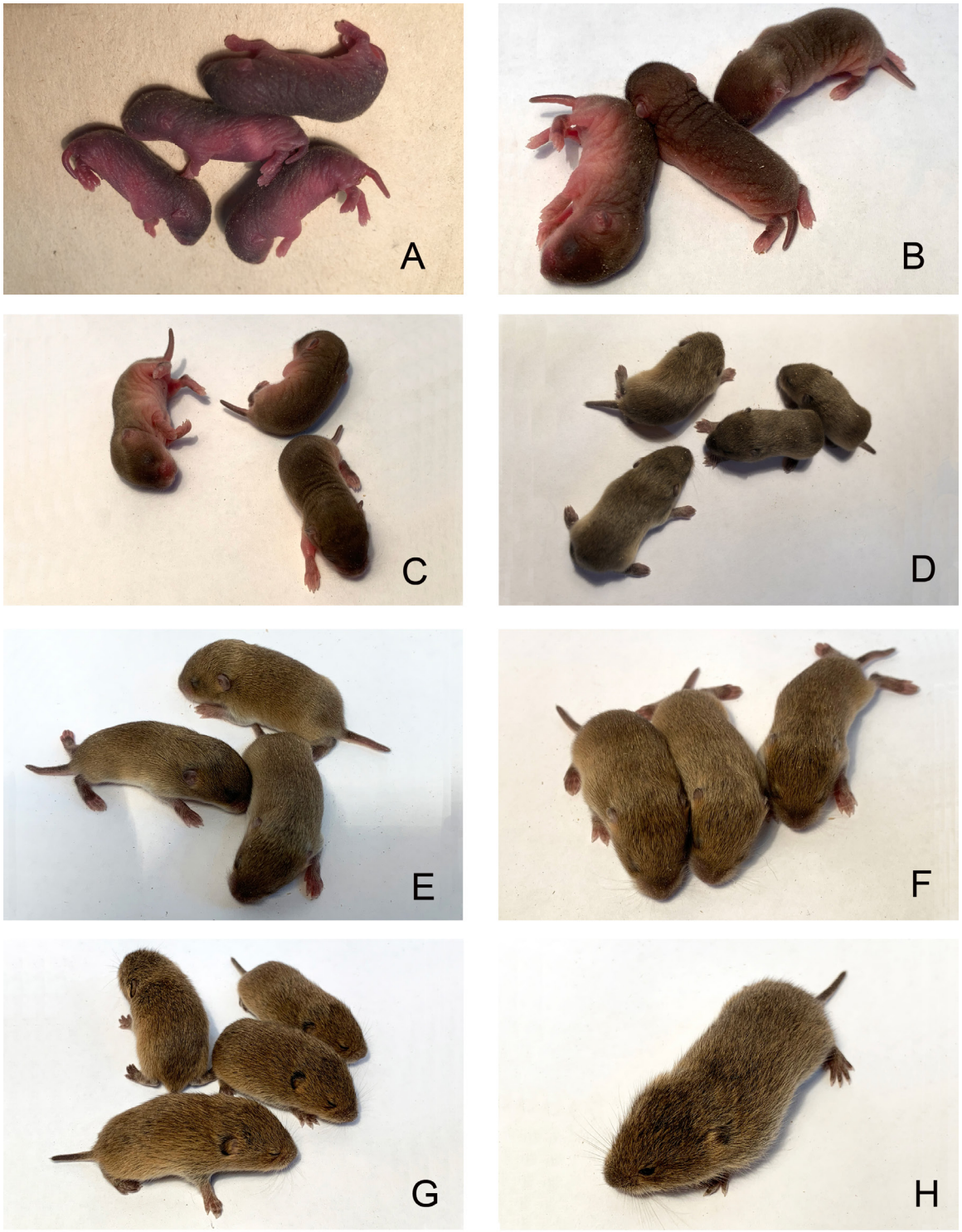

Рис. 3. Развитие детенышей *Microtus mystacinus*: A – новорожденные; B – 2-й день; C – 3-й день; D – 4-й день; E – 6-й день; F – 7-й день; G – 10-й день; H – 12-й день.

Fig. 3. Infant development in *Microtus mystacinus*: A – newborns; B – 2nd day; C – 3rd day; D – 4th day; E – 6th day; F – 7th day; G – 10th day; H – 12th day.

Таблица 5. Сравнительные характеристики постнатального развития детенышей *Microtus arvalis, M. kermanensis* и *M. mystacinus.*

Table 5. Comparative characteristics of postnatal development of pups of *Microtus arvalis, M. kermanensis,* and *M. mystacinus.*

Наличие признака Availability of features, %	Вид Species	Возраст, дни / Age, days											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Обособление ушных раковин Pinna detachment	*M. arvalis*		45.0	92.6	100								
	M. kermanensis		76.2	98.1	100								
	M. mystacinus		68.2	100									
Прорезывание нижних резцов Eruption of lower incisors	*M. arvalis*				25.9	95.0	97.0	100					
	M. kermanensis			2.4	8.3	29.4	57.7	82.9	98.7	100			
	M. mystacinus			33.3	64.3	95.0	96.6	100					
Прорезывание верхних резцов Eruption of upper incisors	*M. arvalis*				7.4	78.3	91.0	93.9	100				
	M. kermanensis				5.2	19.1	33.8	64.5	77.9	95.8	100		
	M. mystacinus			4.8	7.1	34.8	65.5	95.0	100				
Расхождение пальцев на передних конечностях Divergence of fingers, forelegs	*M. arvalis*							9.1	17.4	38.5	46.7	95.0	100
	M. kermanensis						4.2	31.6	84.4	98.6	100		
	M. mystacinus							5.0	29.2	82.8	89.0	90.0	100
Расхождение пальцев на задних конечностях Divergence of fingers, hind legs	*M. arvalis*									7.7	46.7	75.0	100
	M. kermanensis							2.6	31.2	95.8	100		
	M. mystacinus								12.5	20.7	46.2	65.0	100
Прозревание Eyes opening	*M. arvalis*									69.2	86.7	90.0	100
	M. kermanensis									32.4	67.7	98.5	100
	M. mystacinus									26.9	53.8	70.0	100

дню. У *M. mystacinus* этот процесс проходит очень быстро: на 2-й день 68.2% детенышей, а на 3 день – уже 100% детенышей имеют обособленные ушные раковины.

Прорезывание (верхних и нижних) резцов раньше всех (на 3-й день) начинается у *M. mystacinus* и на 7-й день 100% особей имеют полностью прорезавшиеся нижние резцы, а на 8-й день – и верхние. У *M. arvalis* этот процесс начинается с 4-го дня, и прорезавшиеся нижние резцы имеют все детеныши на 7-й день, верхние – на 8-й день. Таким образом, прорезывание резцов у обоих видов оканчивается в одни те же сроки. Для более крупного вида *M. kermanensis* характерны более растянутые сроки прорезывания резцов. Нижние резцы начинают прорезываться достаточно рано – на 3-й день, как и у *M. mystacinus*, но лишь к 9-му дню все 100% детенышей имеют прорезавшиеся нижние резцы. Верхние резцы начинают прорезываться с 4-го дня, и полностью признак формируется на 10-й день.

Расхождение пальцев на передних конечностях у отдельных особей керманских полевок отмечено уже на 6-й день (у 4.2% детенышей), а у *M. mystacinus* и *M. arvalis* – на 7-й день (5.0% и 9.1% соответственно). Расхождение пальцев на задних конечностях также раньше всего начинается у *M. kermanensis* – на 7-й день (2.6%), у *M. mystacinus* – на 8-й день (12.5%) и у *M. arvalis* – на 9-й день (7.7%). Все детеныши *M. kermanensis* (100%) имеют полностью разошедшиеся пальцы на передних и задних конечностях уже к 10-му дню, а *M. mystacinus* и *M. arvalis* – к 12-му дню.

Один из важнейших признаков, прозревание, у всех трех видов начинается с 9-го дня и полностью заканчивается к 12-му дню.

Особенности локомоции и поведения *M. kermanensis*

Приводим результаты наблюдений за развитием особенностей локомоции и поведения керманских полевок. Подобные характеристики отмечены нами также у *M. mystacinus* и *M. arvalis.*

Движения новорожденных детенышей не координированы и ограничиваются изгибаниями тела, приподниманием головы над субстратом.

Со спины на живот и обратно переворачивается более половины детенышей. При этом они активно пищат. К концу первых суток со спины на живот переворачивается 81% детенышей; появляются первые попытки ползания, но работают только передние лапы, а движения осуществляются с помощью передних конечностей вокруг своей оси. Для детенышей характерны тыкание мордочкой и громкий «призывный писк покинутого детеныша».

На вторые сутки со спины на живот переворачивается 100% детенышей. Они ползают, широко расставив лапы в стороны, работая передними лапами и волоча задние (в локомоции они не участвуют). Продолжает присутствовать также движение вокруг своей оси. При ползании детеныши часто теряют равновесие и падают на бок. Наблюдаются первые попытки к скучиванию – детеныши подлезают друг под друга; при этом они активно пищат.

На четвертые сутки детеныши становятся подвижными: ползают, работая передними лапами, стопы задних лап развернуты наружу. Детеныши энергично подлезают друг под друга, скучиваясь, и пытаются закапываться. Количество призывных писков значительно уменьшается.

В возрасте недели в локомоции начинают принимать участие также и задние лапы, но стопы продолжают быть развернутыми наружу. Детеныши ползут, распластавшись по субстрату, хотя они уже пытаются приподниматься на лапах. Лапы дрожат, при этом детеныши теряют равновесие и часто переворачиваются на спину. Еще присутствует движение вокруг оси. Детеныши активно зарываются и скучиваются. Призывных писков становится значительно меньше.

Начиная с 8-го дня появляются элементы комфортного поведения – почесывание задними лапами.

На 9-й день детеныши начинают ходить, приподнимаясь на трясущихся конечностях, движения становятся более уверенными, наблюдается скучивание, зарывание, чесание задними лапами. Появляются элементы исследовательского поведения: вертикальные стойки с упором на стенку одной передней лапой. Во время измерений детеныши стараются высвободиться из рук: вырываются, пищат.

На 10-й день детеныши ходят более уверенно, приподнимаясь на лапах, стопы слегка развернуты. Прозревшие детеныши хорошо бегают. К комфортному поведению добавляется умывание мордочки и ушей передними лапами. Для исследовательского поведения характерны вертикальные стойки с опорой на стенки бокса двумя передними лапами.

К 11-му дню детеныши ведут себя почти как взрослые животные. Большинство из них уже бегает, при этом стопы едва развернуты. Из элементов социального поведения наиболее часто встречаются назо-назальные контакты.

На 12-й день развития детеныши демонстрируют бóльшую часть особенностей двигательной активности и поведения, характерных для взрослых животных, кроме того, зарегистрированы первые попытки грызть твердый корм, хотя кормление молоком матери отмечено и на 18-й день.

ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении видов группы «*mystacinus*» (*M. kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. rossiaemeridionalis*) с входящими в этот же подрод *Microtus* видами *M. arvalis* и *M. transcaspicus* были использованы литературные данные (Башенина [Bashenina] 1962; Мейер [Meyer] 1980; Зоренко [Zorenko] 1981; Башенина и Мейер [Bashenina and Meyer] 1994; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996; Чепракова и др. [Cheprakova et al.] 2002; Чепракова [Cheprakova] 2005).

Для обыкновенной полевки *M. arvalis* имеются сводные данные (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996), где указано среднее число детенышей в помете – 4.2; средний межродовой интервал – 25.1 дня и смертность – 12.6%. По результатам наших исследований средний интервал между пометами у *M. arvalis* более длительный – 40.4 дня (с максимальным интервалом в зимнее время продолжительностью 162 дня – с 20 октября по 1 марта), несколько более высокая смертность детенышей – 17%, и выше среднее число детенышей в помете – 4.7. Для *M. rossiaemeridionalis* отмечено число детёнышей в помете – 3.5, средний интервал – 25.2 дня и смертность – 12.2% (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). По мнению других авторов, *M. rossiaemeridionalis* имеет более крупные выводки, чем *M. arvalis,* и молодые

самки *M. rossiaemeridionalis* раньше включаются в процесс размножения (Тихонов и Тихонова [Tikhonov and Tikhonova] 1997; Тихонов и др. [Tikhonov et al.] 1998).

Самая высокая смертность детенышей (28.3%) обнаружена нами у *M. kermanensis*. Полевки этого вида – самые крупные из входящих в исследование видов. Высокая смертность детенышей (23.5%) была также отмечена и у другой крупной полевки в подроде *Microtus* – *M. transcaspicus* (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

В период с 1-го по 12-й день половой диморфизм у *M. kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. arvalis* четко не проявляется. Однако для взрослых особей половой диморфизм отмечен у *M. kermanensis* и *M. mystacinus* (самцы крупнее самок по массе, длине тела и длине хвоста), в то время как у половозрелых *M. arvalis* половой диморфизм не наблюдается (Табл. 4). Аналогичные данные для обыкновенных полевок получены на основании промеров тела и черепа (Малыгин [Malygin] 1978). По длине стопы для всех изученных нами видов ни у juvenis, ни у adultus половой диморфизм не обнаружен.

Из числа рассмотренных признаков обособление ушных раковин в ходе постнатального развития происходит первым. У всех трех видов процесс проходит быстро: он начинается со 2-го дня, и 100% детенышей имеют обособленные ушные раковины уже на 3-й день у *M. mystacinus* и на 4-й день у керманской и обыкновенной полевок (Табл. 5). По мнению некоторых авторов, для *M. transcaspicus* и *M. rossiaemeridionalis* характерно более раннее начало обособления ушных раковин: единичные случаи «отлипания» обнаружены уже в первый день, и все детеныши имеют отлипшие ушные раковины на 3-й и 4-й день соответственно (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Другие исследователи отмечают, что начало появления этого признака у *M. rossiaemeridionalis* происходит раньше (на 2-й день), чем у *M. transcaspicus* (на 3-й день). При этом отдельные особи имеют «неотлипшие» ушные раковины еще и на 4-й день (Зоренко [Zorenko] 1981).

Прорезывание нижних и верхних резцов у описываемых видов начинается на 3–4-й день и оканчивается у *M. mystacinus* и *M. arvalis* в одни и те же сроки: на 7-й день (нижние резцы) и на 8-й день (верхние резцы). Для более крупного вида *M. kermanensis* характерны более растянутые сроки прорезывания резцов – с 3-й по 10-й день (Табл. 5). У *M. transcaspicus* описано более позднее начало прорезывания резцов (с 5-го дня – нижние, с 6-го дня – верхние), но оканчивается оно, как и у *M. mystacinus* и *M. arvalis*, к 7–8-му дню соответственно (Зоренко [Zorenko] 1981). Таким образом, для закаспийской полевки характерны более сжатые сроки формирования данного признака. У *M. rossiaemeridionalis* начало процесса прорезывания резцов также отмечено на 3–4-й день, но завершение формирования признака происходит раньше: к 6-му дню 100% детенышей имеют нижние и верхние резцы (Зоренко [Zorenko] 1981; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

Расхождение пальцев на передних и задних конечностях раньше всего проходит у *M. kermanensis* – с 6-го по 10-й день. Для мелких видов *M. mystacinus* и *M. arvalis* характерно более позднее расхождение пальцев на передних и задних лапах – 100% к 12-му дню (Табл. 5). У *M. rossiaemeridionalis* первые особи с полностью разошедшимися пальцами на передних конечностях появляются уже на 5-й день, на задних – на день позже, на 6-й день; завершается процесс на передних конечностях к 9-му дню, а на задних – лишь к 12-му (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Однако Т.А. Зоренко [Zorenko] (1981) отмечает начало расхождения пальцев на передних конечностях с 7-го, а на задних – с 8-го дня, а окончание – на 9-й и 11-й день соответственно. Для *M. transcaspicus* описано расхождение пальцев на передних лапах с 6-го по 10-й день (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996) или с 8-го по 10-й день (Зоренко [Zorenko] 1981), а на задних лапах – с 8-го по 11-й (Зоренко [Zorenko] 1981) и с 10-го по 13-й (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996).

Прозревание, один из важнейших признаков для перехода молодых полевок к самостоятельной жизни, у всех трех видов, с которыми мы работали, происходит в одни и те же сроки: начинается с 9-го дня и полностью заканчивается к 12-му дню (Табл. 5). Аналогичный период прозревания (в течение 4 дней) указывает А.А. Чепракова [Cheprakova] (2005) для центрально-кавказской популяции обыкновенной полевки. По данным этого автора прозревание начинается с 8-го дня, и на 9–10-й день основная масса детенышей прозревает, что согласуется как с литературными (Башенина [Bashenina] 1962;

Зоренко [Zorenko] 1981; Башенина и др. [Bashenina et al.] 1994), так и с нашими данными. В то же время начало прозревания у *M. rossiaemeridionalis* отмечено на 7-й (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996) или на 8-й день (Зоренко [Zorenko] 1981); прозревание завершается к 11-му (Зоренко [Zorenko] 1981) или к 13-му дню (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Для *M. transcaspicus* показано, что прозревание происходит с 10-го по 12-й день (Зоренко [Zorenko] 1981; Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). Некоторые различия в оценке формирования признаков могут быть связаны с разным подходом авторов к датировке возраста и к методике описания. По этой причине при сравнении развития детенышей близких видов важно, чтобы эти наблюдения проводились одним исследователем и в одно и то же время. В связи с этим сравнение с литературными данными не всегда бывает корректно.

Особенности формирования поведения и локомоции в онтогенезе *M. kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. arvalis* имеют сходную последовательность. Следует отметить, что на протяжении гнездового периода, пока детеныши беспомощны, особая забота о сохранении их жизни лежит на самке-матери. Тем не менее, с первых минут появления на свет для новорожденных важны обоняние и осязание, которые помогают им находить мать и сосок, скучиваться для согревания. Отлипание ушных раковин позволяет лучше воспринимать звуки для коммуникации. Прорезывание зубов также важно, так как позволяет детенышу закрепиться на соске матери, добывая молоко – единственный источник его питания.

Следующим в последовательности формирования признаков нужно отметить расхождение пальцев. Более раннее расхождение пальцев на передних конечностях, вероятно, связано с такими действиями, как стимулирование лактации (массаж живота матери), поиск соска, конкуренция между детенышами в борьбе за него (отталкивание других), а также с улучшением локомоторной активности: детеныши зарываются в субстрат, передвигаются вокруг своей оси, что позволяет им находить мать и своих собратьев по запаху. Расхождение пальцев на задних конечностях приводит к полноценной способности к передвижениям (приподнимание туловища над субстратом, ходьба, бег), прозревание – к целостному ощущению реальности и переходу к самостоятельной жизни.

Таким образом, к 12-му дню формируются основные элементы локомоции (ходьба, бег, зарывание), комфортного поведения (умывание, чесание), исследовательского поведения (обнюхивание, вертикальные стойки), социального поведения (скучивание, назо-назальные контакты). С этого периода детеныши становятся более самостоятельными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Резюмируя вышесказанное, можно отметить, что у *M. kermanensis* и *M. mystacinus*, несмотря на видоспецифичные особенности, имеется много общего в постэмбриональном онтогенезе (последовательность формирования признаков развития, поведение, двигательная активность, удельная скорость роста), что указывает на их филогенетическую близость. Отличительной особенностью в развитии детенышей *M. mystacinus* является более быстрое обособление ушных раковин, а для наиболее крупного вида *M. kermanensis* отмечен более длительный процесс формирования резцов. Сравнение с литературными данными по видам, входящим в подрод *Microtus*, показывает, что для *M. rossiaemeridionalis* характерно несколько более раннее формирование морфологических признаков (отлипание ушных раковин, прорезывание резцов, расхождение пальцев и прозревание), чем у *M. kermanensis*, *M. mystacinus* и *M. arvalis*. Для *M. transcaspicus* показано значительно более позднее, по сравнению со всеми остальными видами, расхождение пальцев на задних конечностях. Также для изученных нами видов характерно строгое инцест-табу, в то время как у закаспийской полевки периодически случаются внутрисемейные скрещивания, а для восточноевропейской полевки отмечено полное отсутствие инцест-табу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность Ф.Н. Голенищеву за предоставленную возможность работы с животными, Ф.Н. Голенищеву, В.Г. Маликову и Л.Л. Войта за собранный в поле материал, В.Г. Маликову за помощь при работе

с полевками, А.А. Тихоновой за перевод текста на английский язык, а также рецензентам за ценные замечания.

Данная работа была выполнена в рамках госзадания Зоологического института РАН № 122031100282-2.

ЛИТЕРАТУРА

Bashenina N.V. 1962. Ecology of the common vole and some features of its geographical variability. Publishing House of the Moscow State University, Moscow, 310 p. [In Russian].

Bashenina N.V. and Meyer M.N. 1994. The postnatal period. Height. In: V.E. Sokolov and N.V. Bashenina (Eds). Common vole. The sibling species: *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928. Nauka, Moscow: 242–245. [In Russian].

Bashenina N.V., Meyer M.N. and Zorenko T.A. 1994. Development. In: V.E. Sokolov and N.V. Bashenina (Eds). Common Vole. The sibling species: *Microtus arvalis* Pallas, 1779, *Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1928. Nauka, Moscow: 253–266. [In Russian].

Bikchurina T.I., Golenishchev F.N., Kizilova E.A., Mahmoudi A. and Borodin P.M. 2021. Reproductive isolation between taxonomically controversial forms of the gray voles (*Microtus*, Rodentia; Arvicolinae): cytological mechanisms and taxonomical implications. *Frontiers in Genetics*, **12**: 1–14. https://doi.org/10.3389/fgene.2021.653837

Cheprakova A.A. 2005. Features of ecology and biology of the Central Caucasian populations of the common vole (*Microtus arvalis* Pall.) in natural and experimental conditions. Abstract of the Candidate of Biological Sciences thesis. Makhachkala, 24 p. [In Russian].

Cheprakova A.A., Dzuev R.I. and Shogenov A.L. 2002. On the postnatal ontogenesis of the common vole (2p=46, NF=72) under experimental conditions. Materials of the IV International Conference: Biological diversity of the Caucasus (October 5–8, 2002, Makhachkala). Dagestan State University, Makhachkala: 269–270. [In Russian].

Golenishchev F.N., Bikchurina T.I. and Malikov V.G. 2022. Evolutionary and systematic interpretation of different variants of reproductive isolation of gray voles of the genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia). Materials of the conference with international participation: XI Congress of the Theriological Society at the Russian Academy of Sciences. Mammals in a changing world: current problems of theriology (March 14–18, 2022, Moscow). IPEE RAS, Moscow: 77. [In Russian].

Golenishchev F.N., Gerasimov S. and Sablina O.V. 1991. Reproduction, postnatal growth and development of voles of the subgenus *Sumeriomys*. *Proceedings of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR*, **243**: 71–80. [In Russian].

Golenishchev F., Malikov V., Petrova T., Bodrov S. and Abramson N. 2019. Toward assembling a taxonomic puzzle: case study of Iranian gray voles of the subgenus *Microtus* (Rodentia, Cricetidae). *Mammalian Biology*, **94**: 98–105. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2018.06.007

Malikov V.G. and Meyer M.N. 1990. The characters of breeding and postnatal ontogenesis of mountain and plain voles (Rodentia, Arvicolinae) in connection with their distribution. *Proceedings of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR*, **225**: 21–33. [In Russian].

Malygin V.M. 1978. Comparative morphological analysis of the species of voles from the group *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskii zhurnal*, **57**(7): 1062–1073. [In Russian].

Meyer M.N. 1971. Features of reproduction and postembryonic development of the Transcaspian vole (*Microtus transcaucasus* Satunin, 1905) in connection with its taxonomic position. *Zoologicheskii zhurnal*, **50**(6): 916–922.

Meyer M.N. 1978. Taxonomy and intraspecific variability of voles of the Far East (Rodentia, Cricetidae). Systematics and morphology of mammals. *Proceedings of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR*, **75**: 3–62. [In Russian].

Meyer M.N. 1980. The Transcaspian (*Microtus transcaspicus* Satunin, 1905) and the Kyrgyz (*Microtus kirgisorum* Ognev, 1950) voles of the Middle Asia and Kazakhstan. *Proceedings of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR*, **99**: 3–61. [In Russian].

Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radjably S.I. and Sablina O.V. 1996. Voles (subgenus *Microtus* Schrank) of Russia and adjacent territories. *Proceedings of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR*, **232**: 1–320. [In Russian].

Pavlinov I.Ya. and Lissovsky A.A. 2012. The mammals of Russia: A taxonomic and geographic reference. Archives of Zoological Museum of Moscow State University. Vol. 52. KMK Scientific Press, Moscow, 608 p. [In Russian].

Sablina S.A. and Tikhonova E.P. 2012. Postnatal development and some features of reproduction of the two species of rats (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758 and *Rattus tanezumi* Temminck, 1844). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **316**(1): 71–82. [In Russian]. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2012.316.1.71

Sablina S.A., Tikhonova E.P. and Golenishchev F.N. 2015. Features of reproduction and postnatal ontogenesis in the Gromov vole (*Alexandromys gromovi* Vorontsov et al., 1988). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **319**(3): 418–427. [In Russian]. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2015.319.3.418

Shenbrot G.I. and Krasnov B.R. 2005. Atlas of the geographic distribution of the Arvicoline rodents of the world (Rodentia, Muridae: Arvicolinae). Pensoft, Sofia, 336 p.

Tikhonov I.A. and Tikhonova G.N. 1997. Diversity and prospects of survival of voles of the genus *Microtus* in urbanized areas. Materials of the meeting: Dynamics of biodiversity of the animal world (November 26–28, 1997, IPEE RAS, Moscow). A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow: 107–111. [In Russian].

Tikhonov I.A., Tikhonova G.N. and Polyakova L.V. 1998. Twin species of *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis* (Rodentia, Cricetidae) in the north-east of the Moscow region. *Zoologicheskii zhurnal*, **77**(1): 95–100. [In Russian].

Zorenko T.A. 1981. The comparative analysis of postnatal development of voles within the *Microtus arvalis* group. In: R.M. Eglite (Ed.). Ecological and behavioural investigations of vertebrate animals in the Baltic states. Riga: 15–47. [In Russian].

Zorenko T.A., Smorkacheva A.V. and Aksenova T.G. 1994. Reproduction and postnatal ontogenesis of the Chinese vole *Lasiopodomys mandarinus* (Rodentia, Arvicolinae). *Zoologicheskii zhurnal*, **73**(6): 120–129. [In Russian].