П.А. Пантелеев

РОДЕНТОЛОГИЯ

Москва ❖ 2010

УДК 599.32

Пантелеев П.А. Родентология**.** М.: Т-во научных изданий КМК. 2010. 221 с.

Около 40% териологов специализируется по биологии грызунов. Грызунам посвящена почти половина всех териологических публикаций. В связи с малыми размерами грызуны отличаются несовершенством своей терморегуляции. Пути его преодоления — основная стратегия их образа жизни, морфофизиологические адаптации. Способность быстро размножаться, высокая численность, важная роль в природе и для человека создают необходимость глубже изучать эту группу млекопитающих. Работа выполнена по плану Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Книга предназначена для териологов, физиологов экологического профиля, научных работников и студентов зоологических направлений.

Ответственный редактор — акад. В.Н. Большаков.

Panteleyev P.A. Rodentology. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2010. 221 p.

© Пантелеев П.А., текст, рисунки, 2010
© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2010

ISBN 978-5-87317-688-5

Глава 1
РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРЫЗУНОВ

1.1. Морфоэкологическое разнообразие

Грызуны имеют различный облик от маленькой и подвижной мыши-малютки до мало подвижных животных, напоминающих некрупных кабанов; от голых и слепых подземников до быстроногих животных, бегающих небольшими группами, подобно изящным копытным; от стремительных длинноногих прыгунов-тушканчиков до парящих меж деревьями летяг (рис. 1.1).

Благодаря адаптивной радиации, грызуны освоили все бологические зоны жизни, выделенные Х.Осборном.

Воздушно-древесная зона освоена планирующими видами — летягами. В древесной зоне целый ряд видов (белки, сони),лазающих и прыгающих по деревьям. Древесно-наземная зона имеет своих представителей, способных лазить по деревьям, но не меньше времени проводящих на земле (бурундуки, лесные мыши). Наземная зона имеет значительное количество бегающих и прыгающих видов. Но самое большое число видов осваивает наземно-подземную зону, с переходом грызунов к роющему образу жизни. Немалое количество видов обитает в подземной зоне настоящие роющие формы (слепыши, цокоры). Грызуны не обошли и наземно-водную (водяная полевка, незокия), а также водно-речную зоны (бобр, ондатра).

В морфологическом отношении самым примитивным из грызунов считается *Aplodontia rufa* — единственный представитель семейства Aplodontidae. Крупноголовое и коротконогое животное, почти без хвоста. Длина тела 30–46 см, вес 900–1800 г. Возможно, вымершие представители семейства, благодаря отсутствию специализированных черт, были предками многих других групп грызунов. Населяет лесные районы от равнин до облесенных высокогорий западной части Северной Америки. Живет на сырых местах около водоемов. Устраивает сложную систему нор, которые часто затапливаются водой после ливневых дождей. Несмотря на внешнюю неуклюжесть, грызун способен забираться за веточным кормом на деревья и кустарники. Зимой делает туннели в снегу, не впадая в спячку.

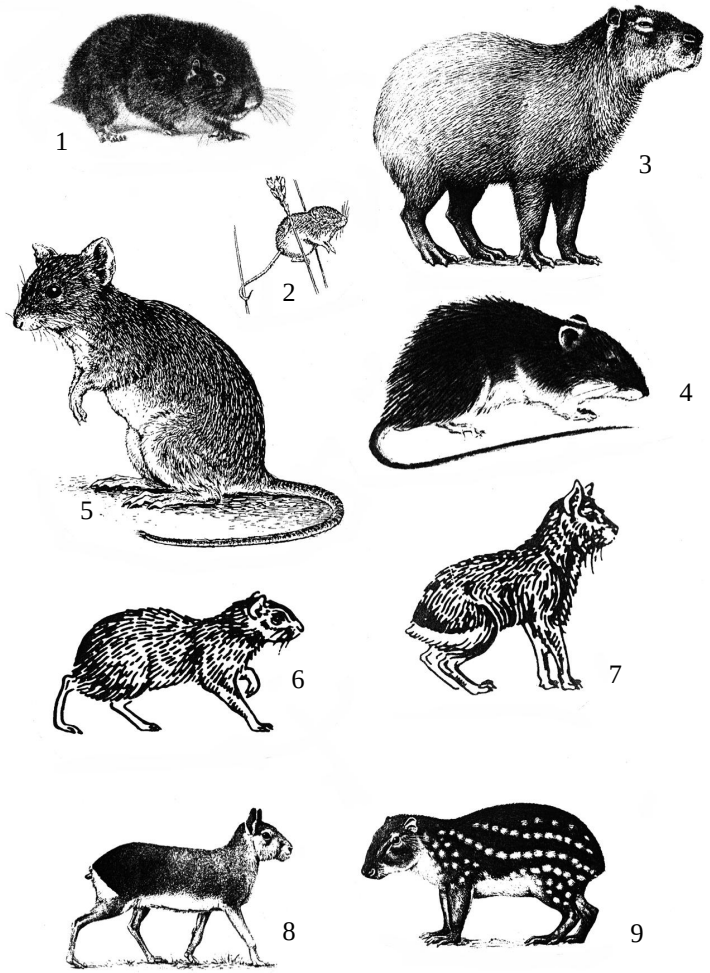


Рис. 1.1. Разнообразие грызунов
1 — Аплодонтия *Aplodontia rufa* по морфологии самый примитивный вид из ныне живущих грызунов, но экологически пластичен; 2 — мышь-малютка *Micromys minutus* — самый маленький вид, 5–9 г; 3 — капибара *Hydrochoerus hydrochaeris* — самый крупный вид, 50 кг; 4,5 — Мышино-крысиный облик — наиболее распространенный «тип» среди грызунов; однако: 6 — агути *Dasyprocta aguti* на грызуна вообще не похож; 7 — мара *Pedolagus salinico1a* похожа на длиннохвостого зайца или на собачку; 8 — патагонская мара *Dolichotis patagonium* по облику — овечка; 9 — пака *Cuniculus paca* — бесхвостый поросенок с головой теленка. Среди гры-

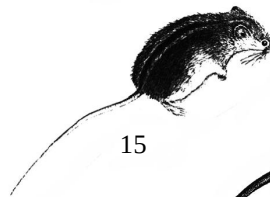
10

11

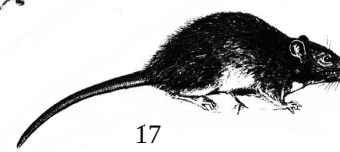
12 13

14

16



15



17

зунов есть красавцы, как 10 — бурундук *Tamias sibiricus*, но и страшилки, как 11 — *Erethizon dorsatum*. Немало прыгучих, как 12 — тушканчик *Paradipus ctenodactylus*, летучих, как 13 — летяга *Pteromys volans*, или живущих постоянно под землей, как 14 — *Heterocephalus glaber*. Грызуны в типе растительноеды, но немало насекомоядных, как 15 — мышовка *Sicista subtilis*; есть 16 — рыбоядный хомяк *Ichthyomys stolzmanni*; а 17 — серая крыса *Rattus norgicus* отлично живет в мясных тушах холодильников.

Рисунки А.Н. Формозова, В.М. Смирина, а также из: Воронцов (1982), Соколов (1977), Фокин (1978), Grzimek (1975), Sladek, Mosansky (1985), Walker (1975).

Хочу отметить мало известного для неспециалистов необыкновенного грызуна, величиной с крысу, обитателя подземных нор. В.Е. Соколов привез из Африки пару этих существ, которые длительное время жили в стеклянном террариуме в ИЭМЭЖ‘е. Взрослое животное похоже на эмбриона:сквозь голую красноватую кожу просматриваются внутренние органы. Глаза ничтожные, способные, видимо, отличать только свет от тьмы. Ушная раковина отсутствует. По всему телу разбросаны редкие жесткие волоски, очевидно, выполняющие осязательную функцию в норе. Резцы сильно направлены вперед для рытья земли. Несмотря на «страшный» вид, зверек не пытается кусаться, находясь на ладони руки. Имя этому необычайному животному *Heterocephalus glaber*. По-русски его называют голым землекопом.

Кроме удивительного облика, у этого вида еще целый арсенал уникальных особенностей. Хорошее литературное обозрение по грызунам семейства Bathyergidae, к которому относят землекопа, выполнил В.С. Громов (2008). Этот вид он посчитал пойкилотермным. Это, конечно, ошибка; землекоп теплокровное существо, но у него отсутствует терморегуляция. Случайное ли это выпадение соответствующего гена, или адаптивная энергоэкономия? Однако регулировать температуру тела приходится. В дневную жару животные опускаются по своим туннелям-лабиринтам в более глубокие слои земли, а в прохладные ночи поднимаются ближе к поверхности. В образе жизни этих грызунов есть что-то от термитов или муравьев. Во главе большого семейства (40–90 до 300 особей) находится самка. При ней 2–3 самца. Их роль состоит в оплодотворении «царицы», обогревании и вылизывании новорожденных. В этой большой семье есть «солдаты» для охраны своей колонии от возможных соседних пришельцев; «рабочие» для рытья подземных ходов; «помошники», приносящие корм для центральной размножающейся группы (корм состоит из подземных частей растений). Для выталкивания земли из норы «рабочие» выстраиваются в цепочку и каждому выпадает посильная порция грунта.

Помимо перечисленных «хозяйственных» групп, в колонии имеется, как описывает В.С. Громов, немногочисленная «каста переселенцев». Зверьки этой группы имеют повышенный вес. Они не занимаются рытьем нор, не доставляют корм и подстилочный материал в группу «царицы». Их роль сводится к ожиданию определенного момента, чтобы покинуть свою семью и внедриться в состав

другой семьи, или образовать новую колонию с незнакомым партнером. Таким способом снижается существующая высокая степень инбридинга. Взрослые животные «хозяйственных» групп вполне способны к размножению, у самцов, например, установлено наличие сперматогенеза. Но функции размножения, как доказано экспериментами исследователей, изучавших этих животных в природной среде, подавлены запаховыми феромонами «царицы». Стоит ее убрать, или отделить взрослых животных, как самки готовы размножаться, пока «власть» не захватит одна из них, став «царицей», и всё повторится сначала. Пример жизни голого землекопа демонстрирует огромные приспособительные возможности грызунов к разнообразию среды обитания. К этому можно добавить еще один «чудесный» феномен. Академик В.П. Скулачев, рассказывая в телевизионной программе о факторах старения, отметил, что у этого вида грызунов отсутствует ген старения.

Внешняя экстерьерная морфология грызунов очень разнообразна. Имеются виды с хорошим пушистым мехом, а также частично или сплошь покрытые длинными роговыми иглами. Одни виды бесхвостые, другие с коротким или очень длинным хвостом. Хвост может быть почти голым, или пушистым,или только с кисточкой. Он может тащиться по субстрату, или свободно висеть, выполняя роль балансира, или забрасываться на спину. У некоторых видов между передними и задними лапами имеется кожистая перепонка, способствующая планированию при прыжках. У других есть плавательные перепонки на лапах. Древесно-лазающие виды имеют острые когти. Некоторые виды открытых пространств обладают мощными длинными задними ногами, с помощью которых животные передвигаются прыжками, а маленькие передние лапки служат лишь для захвата пищи. Немало видов на зиму впадают в спячку, а некоторые на короткое время цепенеют с падением температуры тела в холодные дни вегетационного сезона. Перед впадением в зимнюю спячку животные сильно жиреют.

Весьма разнообразны у грызунов типы социальной организации. Наряду с одиночно живущими, многие виды ведут семейный образ жизни. Оседлые зверьки имеют индивидуальные участки, защищаемые от вторжения соседей.Нередко ведут номадный (бродячий) образ жизни, лишь придерживаясь некоторой общей территории. В аридных и семиаридных областях, где жизнь грызунов связана с норами, распространен колониальный тип.

Интересным примером эволюционной пластичности грызунов является капибара. В фауне южно-американских саванн отсутствуют Bovidae, и свободную экологическую нишу заняли эти грызуны. Причем социальная организация у капибар оказалась очень сходной с копытными, которые на других континентах живут в аналогичных условиях. Группа капибар состоит из взрослого самца, нескольких самок с потомством и подчиненных самцов на периферии группы. Территория такой группы занимает примерно 10 га. В сухой сезон капибары концентрируются вокруг источников воды, образуя агрегации сотен животных. Нельзя не заметить, что для представителей совершенно разных отрядов млекопитающих среда диктует одинаковый тип социальной организации.

В целом, грызуны (Rodentia) — процветающий на Земле отряд млекопитающих.

1.2. Современное таксономическое разнообразие

Прежде всего отметим вопрос о русских названиях видов. К упорядочению русских названий настойчиво призывал А.П. Кузякин в «Определителе млекопитающих СССР» (Бобринский и др., 1965). Через 15 лет к этому вопросу снова было привлечено внимание (Громов И. и др., 1980). Синонимику русских названий создают в основном фаунисты-систематики. В сводках с перечислением видов, борясь за чистоту латинской номенклатуры, ученые мало задумываются о русских названиях.

В однозначности русских названий больше всего заинтересованы экологи, которым приходиться общаться с населением непосредственно в поле, не имея перед собой коллекционного материала. Например, во время маршрутных экспедиционных работ при распросах местных жителей. Необходимость упорядочения русских названий видов диктуется и по издательским соображениям. Нежелательны многословные названия, которые порой просто невозможно вместить в таблицу, затруднительные ситуации создаются при некоторых публикациях, когда не печатается латынь. Тридцать лет прошло после последней публикации на эту тему, но менталитет на «свободу» русского языка преодолеть не удалось. В аналогичном случае акад. В.Е. Соколов пытался ввести правильное словосочетание «волосяной покров», вместо шерстного (шерстяного) или мехового. Успех, к сожалению, тот же — нулевой.

У систематиков по грызунам в ближайшем будущем трудно ожидать значительного сближения точек зрения в отношении крупных систематических категорий в области макросистематики.В исходном варианте отряд Rodentia делили на три подотряда: Sciuromorpha, Miomorpha, Hystricomorpha. Затем стали еще выделять Caviomorpha, а также Protrogomorpha. В мировой сводке Д.Е. Вильсона и Д.М. Ридера (Wilson, Reeder, 1993) имеется только два подотряда: Sciurognathi и Hystricognathi. А крупный американский специалист по систематике грызунов Альберт Вуд (Wood, 1955) вообще отрицал подотрядное деление грызунов. По последнему «чеклисту» млекопитающих мира (Wilson, Reeder, 2005) отряд Rodentia подразделяют на 5 подотрядов: Sciuromorpha, Castorimorpha, Myomorpha, Anomaluromorpha, Hystricomorpha. Те же самые авторы через 12 лет с двух подотрядов перегруппировали грызунов на 5 подотрядов. Это свидетельствует о том, что система грызунов не может считаться устойчивой.

Что касается группы семейства, в 1-м издании обсуждаемой сводки (Honacki et al., 1982) грызуны имели 35 семейств без подразделения на подсемейства. Во 2-м издании (Wilson, Reeder, 1993) число семейственных групп увеличилось до 46. Из них семейств 29, подсемейств — 17 (все в составе Muridae). Число родов во 2-м издании сводки увеличилось на 49 и стало 443 рода. Число видов в 1-м издании было 1719, стало 2015, причем, новоописанных видов прибавилось только 86, следовательно, остальные 210 видов возведены в видовой ранг из подвидовых форм.

В 3-м издании (Wilson, Reeder, 2005) родов стало 481, по сравнению со 2-м изданием на 38 больше, а видов — 2277, на 262 больше. По сравнению с 1-м изданием (Honacki et al., 1982) число видов увеличилось на 558. Это вовсе не означает, что за два десятилетия зоологи наоткрывали в природе такое количесто новых видов. Просто идет новая волна, так называемого, видодробительства. А это ведет к увеличению родов и к дальнейшей детализации всей фаунистической системы. Что мы и наблюдаем в сводке 2005-го года: подотряды подразделены на инфраотряды, надсемейства, семейства, подсемейства, трибы. Специалистам по экологии грызунов нет большого смысла разбираться в переплетениях этих систематических категорий. Ещё П.В. Терентьев (1968) писал, что перепроизводство систематических категорий «выхолащивает их содержание и остаются голые термины, определение которых становится все затруд-

нительнее.... Понятие (концепция) и термин суть орудия организации информации, и хороши только тогда, когда пригодны для практики». Но базовая категория — семейство — всегда интересовала экологов. В этой категории постоянно приходилось спотыкаться на семейство-подсемейство. Поэтому для количественных сравнений изменяемости базовой категории была придумана формулировка «группа семейства». В связи с появлением надсемейств сопоставление базовой категории по трем изданиям монографической сводки еще более усложнилось, и я предпочел оставить такой анализ за рамками биоразнообразия.

Что касается таксономического разнообразия грызунов Палеарктики, по моим подсчетам (Пантелеев, 1998), в Палеарктике 313 видов в составе 76 родов. Относительно последней мировой сводки 2005 года это составляет:по родам 15,8%, по видам 13,7% от всех грызунов фауны мира. На Евро-Азиатском континенте грызунов насчитывают 648 видов, относящихся к 174 родам (Павлинов и др., 1995). Сравнивать эти показатели, различающиеся более чем в 2 раза, неправомочно, поскольку Азиатская часть континента, его юг, относится к тропической фаунистической области,насыщенной видами, отсутствующими в Палеарктической фауне.

Двадцатый век в отношении таксономии грызунов почти весь прошел под знаком подвидоописательства. Внутривидовая иерархическая система таксономии свое завершение получила в работе А.П. Семенова-ТяньШанского (1910). При отсутствии в то время достаточных данных о непрерывной географической изменчивости, концепция дискретно-иерархического подразделения вида полностью захватила биологические умы. По мере накопления данных по географической изменчивости, постепенно стали отпадать нижние ступени структурной иерархии — морфа, племя. Подвид же длительное время признавался, как форма существования вида. Если систематику требовалось составить некий список видов, то не только политипические виды, но и монотипический вид приводился в триноминальной номенклатуре.Вершиной подвидовой систематики млекопитающих стал многотомный труд С.И. Огнева «Звери СССР и прилежащих стран», тома которого выходили в свет на протяжение 20 лет, с последним VII томом в 1950 г.

Сложность и трудоемкость доказательства наследственной ипостаси подвида, господствовавшая ошибочная концепция адекватности гена и признака, привели к тому, что подавляющее большин-

ство зоологов признавали географическую изменчивость и подвидовую структуру за единую систему, в сущности, как синонимы. Исследователи географической изменчивости своей завершающей задачей ставили выделение подвидов. Подвидоописательство считалось самодостаточным научным результатом. Биологическая литература была перегружена «открытиями» новых подвидов, обсуждениями их валидности (справедливости). Почти все понимали, что исключение генетического критерия из дефиниции подвида ставит эту категорию сомнительной в отношении её наследственного характера. Тем не менее, по меткому выражению С.В. Мейена, «мышиная возня» по описанию подвидов длительное время продолжалась.

Для тех многочисленных случаев, когда выделить (описать) новый подвид не удавалось, была сформулирована концепция видоспецифичности географической изменчивости, согласно которой, под действием одного и того же фактора, вектор изменений признаков у разных видов был различным. Таким образом и в этом случае была простая констатация факта. Обе концепции в сущности не давали научного знания (Пантелеев, 1992).

Примененный факторно-каузальный подход к изучению изменчивости показал, что вектор изменений универсален и экстерьерные признаки изменяются в соответствии с правилами Бергмана и Аллена (Пантелеев и др., 1990). Таким образом, проблема географической изменчивости была отделена от проблемы подвида. А в настоящее время териология переживает период переосмысления концепции подвида. Современные подвиды в большинстве случаев не являются таксонами. Например, водяная полевка, насчитывающая более 30 подвидов, признана монотипическим видом. Не оправдалась надежда систематиков на аллозимы белков. По мнению В.Н. Орлова (2000), кариосистематика оказалась даже лучше. Ученый полагает, что последние достижения молекулярной систематики дали два результата:

1) У большинства млекопитающих существует прерывистая изменчивость.

2) Единства вида как такового нет, на разных концах ареала вид биохимически различен. Но единство фенотипа сохраняется в результате «эволюционной инерции».

По этому поводу приведу слова С.С. Шварца из выступления 30-летней давности. Он говорил, что в лаборатории академика Бе-

лозерского (МГУ) А.С. Антоновым с сотрудниками проведено определение нуклеотидного состава ДНК, частот встречаемости пирамидиновых изоплит и изучены геноспектры обыкновенной полевки *Microtus arvalis* и двух форм полевки-экономки *M.oeconomus*: лесостепной *M.o.oeconomus* и субарктической *M.o.cha-chlovi*. Оказалось, что по всем показателям на уровне ДНК, на уровне генома, лесостепная форма полевки-экономки отличается от субарктической формы того же вида больше, чем от обыкновенной полевки. Это значит, заключает С.С. Шварц, что «генетическая цена отличий между специализированными подвидами может быть больше, чем между видами». И все-таки у меня возникает вопрос: это «хорошие» подвиды одного и того же таксономического вида, или это разные виды?

В связи с подобными вопросами, один из ведущих отечественных систематиков И.Я. Павлинов (2007) проанализировал состояние проблемы вида в зоологии. Операциональные результаты этого анализа неутешительны. В практическое определение вида внедряется по существу субъективный момент. Автор так и заключает: полагаться на авторитет специалиста по конкретной группе. По этому поводу приведу слова П.В. Терентьева (1961) полувековой давности: «По-видимому, дискретность признаков создается техникой исследования, а дискретность систематических категорий — вымиранием промежуточных форм. Правильнее всего рассматривать отдельные таксоны как «сгущения» в поле континуума»

1.3. Ископаемое разнообразие грызунов

На рис. 1.2. представлена эволюция отряда Rodentia. Наиболее древние грызуны, принадлежащие вымершему семейству Ischyromyidae, известны из палеоцена Северной Америки (McKenna, Bell, 1996; Агаджанян, 2006). Из предков грызунов доживших до нашего времени, наиболее рано — в раннем эоцене — появляются ктенодактилиды — предки современных африканских гундиевых, миоксиды — предки соневых, и диподоидеи — предки мышовок и тушканчиков. На схеме А.К. Агаджаняна (рис. 1.2. Б) они обозначены в статусе подотрядов: Gliromorpha и Dipodimorpha. Эоценовые формы относятся к современным семействам достаточно условно. Например, эоценовые диподоидеи представляют стволовую группу (stem group), от которой значительно позднее обо-

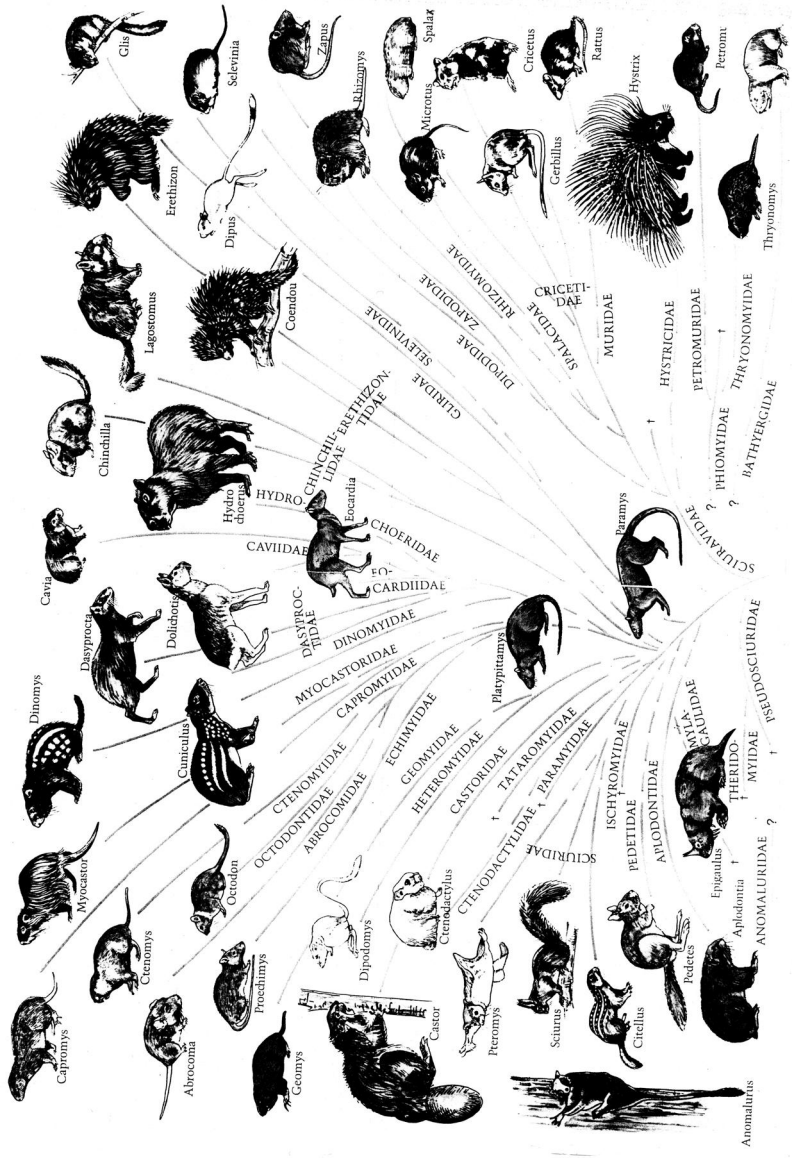


Рис. 1.2. Эволюция отряда Rodentia. А — Из: Grzimek (1975).

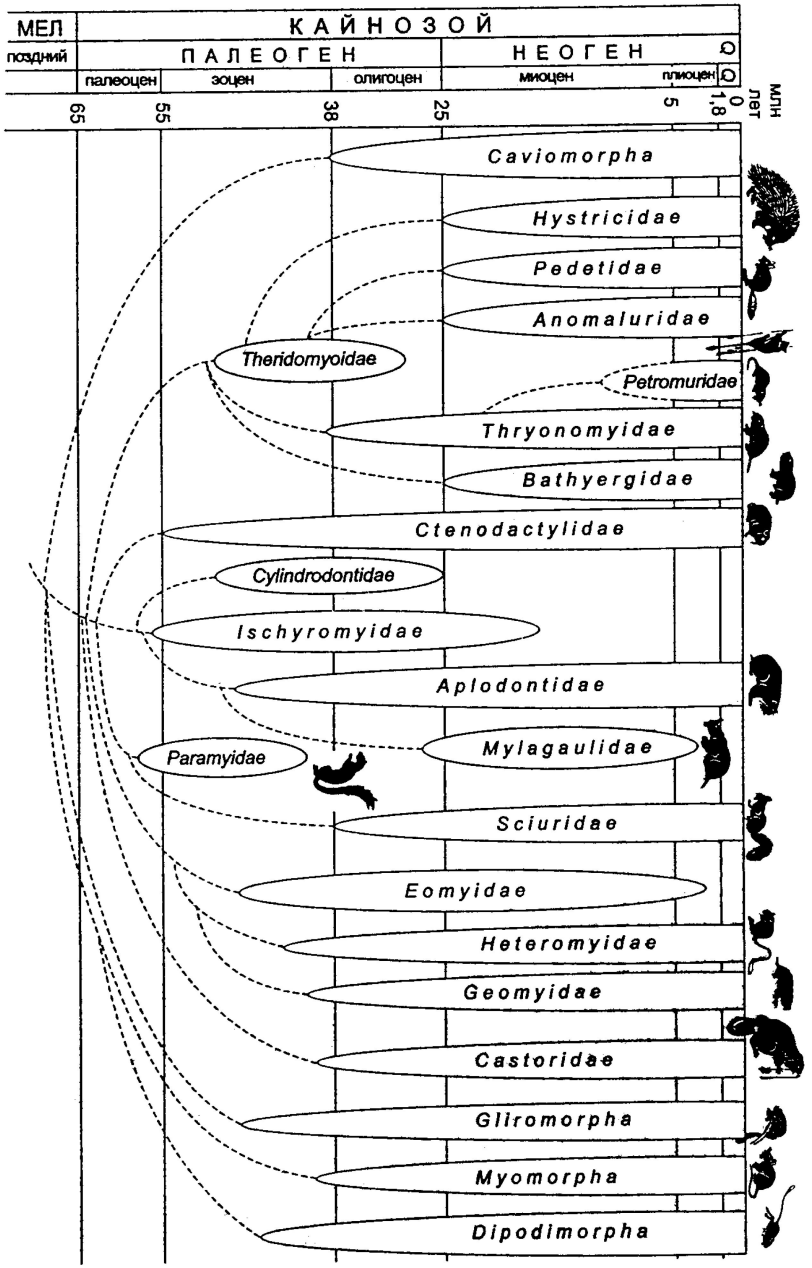


Рис. 1.2. Эволюция отряда Rodentia
Б — по: Агаджанян (2006).

Таблица 1.1. Распространение ископаемых семейств грызунов по эпохам и континентам. По: Savage & Russel (1983), McKenna & Bell (1997) с дополн.А.С. Тесакова (I — Ранний, II — Средний, III — Поздний; E — Европа, A — Азия, Af — Африка, NA — Северная Америка)

Эпоха		Миоксиды	Заподиды	Диподиды	Сциуриды	Касториды	Крицетиды	Муриды
Плейстоцен	III II	E A Af	E A NA	E A Af	E A Af NA	E A NA	E A Af NA	E A Af
	I	E A Af	E A NA	E A Af	E A Af NA	E A NA	E A Af NA	E A Af
Плиоцен	III	E A Af	E A NA	E A Af	E A Af NA	E NA	E A Af NA	E A Af
	II	E A	E A NA	A Af	E A Af NA	E A NA	E A Af NA	E A Af
	I	E A	E A NA	A Af	E A Af NA	E A NA	E A Af NA	E A Af
Миоцен	III	E A Af	E A NA	E A Af	E A Af NA	E A NA	E A Af NA	E A Af
	II	E A Af	E A NA	A Af	E A Af NA	E A NA	E A Af NA	E A Af
	I	E A	E A NA		E A Af NA	E A NA	E A Af NA	
Олигоцен	III	E	E NA		E NA	E A NA	E NA	
	II	E	E A		E NA	E A NA	E NA	
	I	E	A NA		E NA	E A NA	E NA A	
Эоцен	III II	E	A		NA	A NA	A	
		E	NA					
	I	E A	A					

собляются мышовковые (заподиды) и тушканчиковые (диподиды) (табл. 1.1).

Обращает на себя внимание, что Соневые появляются раньше, чем Белковые, хотя в большинстве современных отечественных сводок система грызунов традиционно начинается семейством Sciuridae. Систематики ссылаются на недостаточную изученность ранних этапов эволюции отряда, полагаясь на палеонтологов, утверждающих, что многие из древнейших палеогеновых грызунов имеют «сциуроподобное» строение зубной системы. Поэтому предполагается, что среди них присутствуют и древнейшие настоящие белкоподобные. Некоторые из этих древних форм бывает относятся исследователями к современным родам. Так, в сводке Сэведжа и Рассела (Savage, Russel, 1983) указывается несколько форм, предположительно отнесенных к роду *Sciurus* из раннего олигоцена Европы. Согласно более поздней фундаментальной сводке (McKenna, Bell, 1996), распространение современного рода *Sciurus* ограничено средним миоценом, а разграничение основных групп современных Sciuridae на древесных — собственно белок и наземных Marmotinae датируется поздним олигоценом. Филогенетический принцип, пронизывающий всю современную биологию, должен быть главным основанием при разработке вертикальной системы грызунов. Учитывать время кладогенеза призывал и Н.Н. Воронцов (1999).

Ископаемые находки грызунов, которые относят к семействам Castoridae и Cricetidae, известны с конца эоцена (рис. 1.2; табл. 1.1). В средне-позднем миоцене в палеонтологической летописи Северной Америки впервые появляются роды *Spermophilus* и *Marmota*. К среднему миоцену относится и обособление от стволовой группы миоморфных грызунов семейства Muridae, которое в дальнейшем продолжило взрывную адаптивную радиацию мелких мышевидных грызунов (рис. 1.3). Подсемейство Microtinae появляется в позднем миоцене, а несколько пиков его радиации приходится на плиоцен и ранний плейстоцен.

Таким образом, в миоцене в общих чертах складывается современное разнообразие надродовых таксонов грызунов, появляются и современные роды. Например, род *Apodemus* обнаружен в раскопках на севере Испании.В соответствии с данными таблицы 1.1, миоцен можно было бы считать тем периодом в истории фауны Земли, когда отряд грызунов сформировался в основном своем разнообразии. Однако, А.К. Агаджанян (2006) полагает,что мыши из-

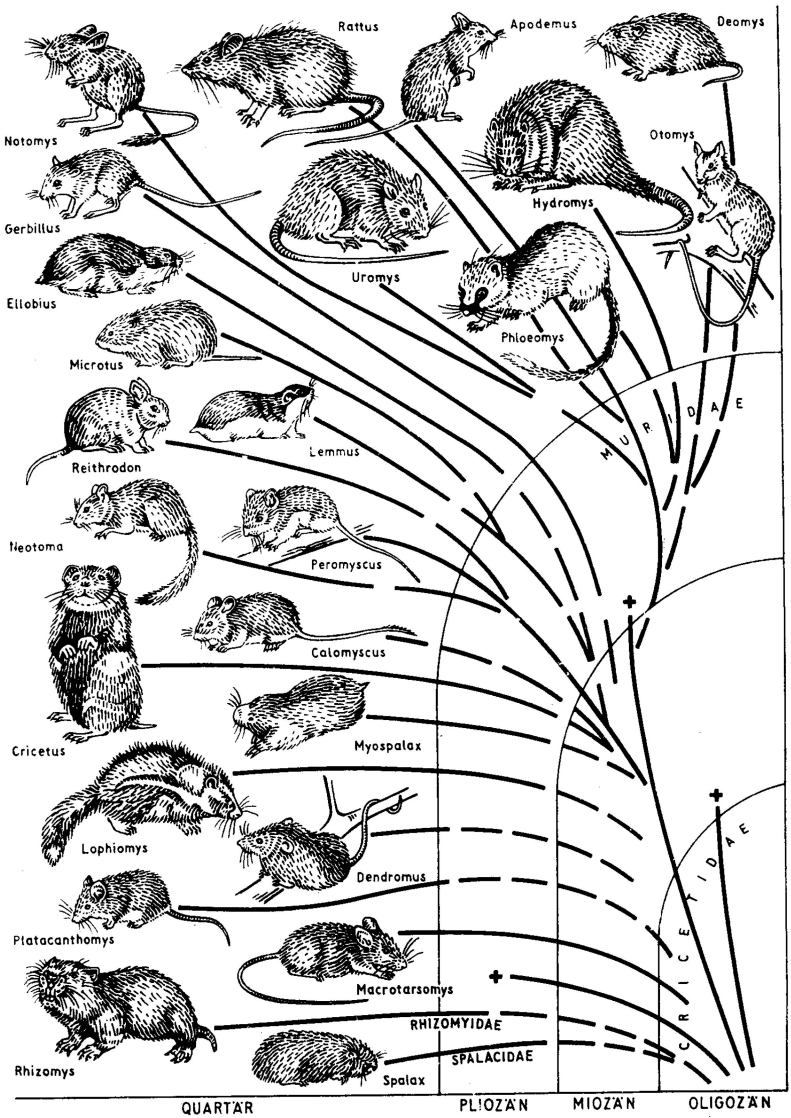


Рис. 1.3. Радиация мышевидных грызунов.
По: Thenius, 1972

вестны лишь с раннего плиоцена, а полевки появляются только в среднем плиоцене.

По данным Сэведжа и Рассела (1983), из раннего плиоцена Азии в семействе Cricetidae насчитывалось 10 видов, а в Muridae — 9 видов. В тот же период в Европе Cricetidae представлены 58 видами, а Muridae — 24. Этот подсчет, однако, не отражает объективную картину распределения видов по континентам. Раннеплиоценовых раскопов на период цитируемой сводки имелось в Азии 6 (4 в Китае, 2 в Пакистане), а на Европейской территории — 51 точка ископаемых раскопов. Именно в числе европейских раскопок в составе Cricetidae впервые выделены роды *Cricetus, Calomyscus, Clethrionomys, Lagurus, Arvicola*, а также подземники — *Spalax* и *Myospalax*, которые в последующем получили статус отдельных семейств. Всего из нижнего плиоцена Европы отмечено 112 видов, относящихся к 10 современным родам, а по аналогичному периоду Азии из современных родов, которых отмечено только 3, описано 20 видов.

В последние годы идет интенсивное накопление данных об ископаемых грызунах (McKenna, Bell, 1996; Тесаков, 2004; Агаджанян, 2006). Наряду с хорошо изученными территориями Европы и Северной Америки большой поток информации идет из южной и юго-восточной Азии, а также из Африки.Новые роды дает нижний плейстоцен: *Ellobius, Dicrostonix, Lemmus, Microtus, Rattus.* Синтез имеющихся данных показывает, что к концу раннего плейстоцена (ок. 800 тыс. лет назад) завершается формирование всех основных родов Rodentia, многие представители которых входят в современную фауну грызунов Палеарктики.

1.4. Распространение грызунов

Грызуны находят возможности для своего существования от крайних пределов наземной жизни в Арктике до самых знойных пустынь, где только вообще существование зверей возможно. Они живут в самых разнообразных ландшафтах и занимают всевозможные биотопы от болот влажных тропических лесов до голых скал у снеговой линии гор.

Можно назвать несколько основных факторов, определяющих распространение грызунов. Всесветное расселение крыс *Rattus rattus* и *R.norvegicus*, а также домовой мыши *Mus musculus*, местом

СОДЕРЖАНИЕ

Введение 3
Глава 1. РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРЫЗУНОВ 5
1.1. Морфоэкологическое разнообразие 5
1.2. Современное таксономическое разнообразие 10
1.3. Ископаемое разнообразие грызунов 14
1.4. Распространение грызунов 20

Глава 2. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ РАЗМЕРЫ ЗВЕРЕЙ 26
2.1. Несколько замечаний об эволюции гомойотермии млекопитающих. 26
2.2. Эволюционная стратегия на увеличение размеров 27
2.3. Мотивация на малые размеры млекопитающих 31

Глава 3. БИОЭНЕРГЕТИКА ГРЫЗУНОВ 36
3.1. Размеры тела 36
3.2. Теплообмен 37
3.3. Изменения теплопродукции. Химическая терморегуляция 40
3.4. Физическая терморегуляция 49
3.5. Выбор среды обитания. Экологическая терморегуляция 55
3.6. Этологическая терморегуляция 59
3.7. Заключительные обобщения 65
3.8. Нужны ли тысячелетия на видообразование? 69

Глава 4. ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ГРЫЗУНОВ 71
4.1. Вводные замечания 71
4.2. Индивидуальная изменчивость 73
4.3. Половая изменчивость 73
4.4. Возрастная изменчивость 78
4.5. Сезонная и генерационная изменчивость 79
4.6. Годовая изменчивость 81
4.7. Биотопическая изменчивость 84
4.8. Ландшафтная изменчивость 85
4.9. Географическая изменчивость 86
4.10. Дополнительные доказательства справедливости экогеогрфических правил 96

Глава 5. ПИТАНИЕ 100
5.1. Потребность в пище 100
5.2. Типы питания грызунов 103

5.3. Экологические особенности грызунов в связи с типами питания ... 104
5.4. Морфо-физиологические адаптации ... 108

Глава 6. РЕПРОДУКЦИЯ ... 112
6.1. О методике исследования размножения ... 112
6.2. Репродуктивный потенциал ... 115
6.3. Воспроизводство популяций ... 121
6.4. Массовое размножение ... 125

Глава 7. ПРОБЛЕМА ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ... 130
7.1. Вводные положения ... 130
7.2. Постановка проблемы ... 131
7.3. Из истории проблемы ... 133
7.4. Состояние проблемы. Малые и большие «волны цикличности» ... 136
7.5. Проблема численности в центре и на периферии ареала ... 140

Глава 8. СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ГРЫЗУНОВ ... 142
8.1. Популяционная структура вида ... 142
8.2. Половая структура популяции ... 147
8.3. Возрастная структура ... 152
8.4. Пространственная структура популяции ... 158

Глава 9. ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ К СРЕДЕ ... 165
9.1. Основные средовые факторы в жизни грызунов ... 165
9.2. Видовые адаптации грызунов ... 166
9.3. Условия жизни грызунов в лесной и степной зонах ... 169
9.4. Приспособления к условиям субарктики ... 174
9.5. Адаптации грызунов к аридным условиям ... 178
9.6. Приспособительные особенности грызунов к горным условиям ... 186

Глава 10. ЗНАЧЕНИЕ ГРЫЗУНОВ В ПРИРОДЕ И ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА ... 191
10.1. Роль грызунов в природных экосистемах ... 191
10.2. Вред и польза от грызунов ... 195

Литература ... 202