

На правах рукописи

Мальцев Алексей Николаевич

**МИКРОЭВОЛЮЦИЯ И ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА ДОМОВОЙ МЫШИ**  
*Mus musculus*

Специальность 03.02.04 - зоология

Автореферат  
диссертации на соискание учёной степени  
кандидата биологических наук

Москва - 2011

Работа выполнена в лаборатории поведения и поведенческой экологии Учреждения Российской Академии наук Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

**Научный руководитель:**

доктор биологических наук  
**Елена Владимировна Котенкова**

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук  
**Марина Владимировна Холодова**

кандидат биологических наук  
**Василий Михайлович Малыгин**

**Ведущая организация:**

Московский педагогический  
государственный университет.

Защита состоится **13 декабря 2011 года в 14.00** на заседании Совета Д 002.213.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при Учреждении Российской академии наук Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел/факс: 8 (495) 954-55-34, [www.sevin.ru](http://www.sevin.ru), e-mail: [admin@sevin.ru](mailto:admin@sevin.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33.

Автореферат разослан **11 ноября 2011 г.**

Ученый секретарь совета по защите  
докторских и кандидатских диссертаций  
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Сложность эволюционного процесса заключается в том, что он протекает одновременно на нескольких взаимосвязанных между собой уровнях, несводимых один к другому. Видообразование сопровождается обычно формированием у близкородственных форм морфологических, хромосомных, поведенческих различий, появлением и усложнением механизмов пре- и посткопуляционной изоляции, которые далеко не всегда возникают в процессе эволюции одновременно. В результате генетических исследований, и, прежде всего, анализа аллозимов, было убедительно доказано, что домовые мыши представляют собой сложный надвидовой комплекс *Mus musculus sensu lato*, включающий близкородственные таксоны, находящиеся на разных стадиях дивергенции, а не один вид, как считали еще относительно недавно (Thaler et al., 1981; Bonhomme et al., 1984). Это неожиданное открытие превратило этих грызунов в активно используемую в изучении микроэволюционных процессов модельную группу (Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993; Guènet, Bonhomme, 2003). Последовавшая за этим расшифровка генома еще более способствовала широкому использованию домовых мышей в изучении разных аспектов эволюционного процесса. Надвидовой комплекс *Mus musculus* s. l. включает симпатрические виды (*Mus musculus* – *M.spicilegus*; *M.domesticus* – *M.macedonicus*; *M.domesticus* – *M.spretus*); парапатрические таксоны, скрещивающиеся в зонах контакта (*M.musculus* – *M.domesticus* – *M.castaneus*); а также аллопатрические виды (*M.spicilegus* – *M.macedonicus* – *M.spretus*; *M.musculus* – *M.spretus*). К настоящему моменту наиболее хорошо изученным таксоном является *Mus domesticus*, синантропный вид, широко расселившийся по Земному шару с человеком. Его ареал охватывает Западную Европу, часть Африки, Австралию, Северную Америку и многие острова. Населяющий Восточную Европу и большую часть Азии другой синантропный вид *Mus musculus* исследован не столь детально. А внутривидовой структуре этого политипического вида, в состав которого входят несколько достаточно хорошо диагностируемых по морфологическим и цитогенетическим признакам подвидов, с использованием генетических, в том числе и молекулярно-генетических методов, посвящены лишь отдельные работы (Коробицина, Якименко, 2004; Спиридонова и др., 2008 а,б, 2011). Начальные этапы формирования пре- и посткопуляционных механизмов изоляции на уровне подвидов у домовых мышей до сих пор не изучались.

В последние годы начато исследование филогеографии, зон гибридизации, генетической изменчивости *M.domesticus* с применением молекулярно-генетических методов, в то время как домовая мышь, *M.musculus*, населяющая европейскую и

азиатскую часть территории России, в этом отношении изучена недостаточно. Наши исследования в определенной степени восполняют этот пробел.

Как уже неоднократно отмечалось разными авторами, ни один из методов, в том числе и использование молекулярно-генетических маркеров, не дает полной картины того, что реально происходило или происходит с тем или иным таксоном и в каких филогенетических отношениях он находится с другими таксонами. Лишь комплексный подход может прояснить реальную ситуацию (Завадский, 1967; Соколов и др., 1990; Абрамсон, 2007 и др.). Внутривидовая структура изучалась и изучается разными отраслями биологии. До сих пор основное внимание уделялось аналитическим аспектам: описывались все новые и новые различия и формы. Гораздо слабее изучены способы связей между формами, наличие соподчиненности, функциональных отношений и другие явления, касающиеся, с одной стороны, интеграции, а с другой – обособленности этих форм. Поведение разных видов домашних мышей, и, прежде всего, связанное с репродуктивной изоляцией, исследовано далеко недостаточно (Соколов и др., 1983, 1984, 1985; Kotenkova, Naidenko, 1999; Smajda, Ganem, 2008; Амбарян и др., 2010), а особенностям поведения разных подвидов и форм посвящены лишь единичные работы (Мешкова, Федорович, 1996; Амбарян, Котенкова, 2008; Мальцев, Котенкова, 2011). Полностью соглашаясь с мнением К.М. Завадского (1967) о необходимости комплексного подхода к изучению структуры вида и внутривидовых отношений, мы до определенной степени реализовали его в настоящей работе применительно к подвидам домашней мыши *M.musculus*. Только комплексный, мультидисциплинарный подход позволяет изучить взаимосвязь между эволюционными преобразованиями на разных уровнях и, таким образом, приблизиться к объяснению эволюционного процесса в целом.

**Цели работы.** Изучение внутривидовой структуры политипического вида домашней мыши *M.musculus*, сопоставление степени развития репродуктивной изоляции и уровня генетической дивергенции разных подвидов.

**Задачи исследования:**

1. Оценка филогенетических взаимоотношений и генетической изменчивости разных подвидов и форм *M.musculus* на основании анализа контрольного региона (D-петли) мтДНК.
2. Сравнительный анализ степени развития посткопуляционных механизмов изоляции у разных подвидов и форм *M.musculus*.
3. Оценка качества спермы и размера семенников у самцов разных подвидов и гибридов.

4. Определение степени дивергенции обонятельных сигналов, связанных с формированием механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции, у разных подвидов *M.musculus*.
5. Сравнение стереотипа полового поведения у разных подвидов *M.musculus*.
6. Анализ молекулярно-генетической, морфологической изменчивости и оценка фертильности особей гибридных форм домашних мышей.

**Научная новизна.** Комплексный подход, использованный в настоящей работе, позволил впервые сопоставить уровни генетической дивергенции и степень развития механизмов репродуктивной изоляции у трех подвидов *Mus musculus*. Изучена генетическая изменчивость и проведен анализ филогенетических взаимоотношений на основании исследования последовательностей контрольного региона мтДНК трех подвидов *M.musculus*. При этом на территории Европы и Западной Сибири выделено две филогруппы.

Показано, что обонятельные сигналы мочи подвидов *M.m.musculus* и *M.m.gansuensis* сходны, в то время как запах *M.m.wagneri* отличен и хорошо распознается как домашними мышами, так и людьми. Изучены особенности полового поведения *M.m.wagneri*, проведено их сопоставление с таковыми представителей других подвидов *M.musculus*. Показано, что половое поведение *M.m.wagneri*, которое наблюдалось в наших экспериментах, полностью соответствовало стереотипу, характерному для синантропных форм домашних мышей и существенно отличалось от такового дикоживущего *M.spicilegus*.

В лаборатории выявлены ограничения в скрещивании представителей разных подвидов *M.musculus* и пространственно удаленных популяций *M.m.musculus*. Обнаружено понижение фертильности гибридов F1, полученных от скрещивания домашних мышей из зоны гибридизации Закавказья и Московской области (*M.m.musculus*). Дополнена и изменена классификация аномалий морфологии сперматозоидов домашних мышей. Показано, что подвиды *M.m.wagneri* и *M.m.gansuensis*, часто живущие в открытых биотопах, отличаются достоверно большими размерами семенников и высокой концентрацией спермы по сравнению с другими формами домашних мышей, обитающими преимущественно в постройках человека.

**Теоретическая и практическая значимость.** Благодаря использованию комплексного подхода проведено сравнение уровней генетической и поведенческой дивергенции, а также степени развития механизмов репродуктивной изоляции у трех подвидов домашней мыши, что необходимо для понимания начальных этапов процесса видообразования. Проведен филогенетический анализ взаимоотношений разных форм *M.musculus*. Выявлена дивергенция обонятельных сигналов *M.m.wagneri* по отношению к

другим подвидам и формам *M.musculus*, в то время как половое поведение *M.m.wagneri* существенно не отличалось от такового *M.m.musculus*. Это дает основание предположить, что обонятельные сигналы могут играть определенную роль в формировании репродуктивной изоляции на ранних этапах дивергенции. Выявлено параллельное развитие пре- и посткопуляционных механизмов изоляции у *M.m.wagneri* и *M.m.musculus*. Показано, что отбор не всегда направлен против гибридов, и в естественных условиях они могут обладать высокими темпами размножения.

Поскольку домовые мыши наносят существенный ущерб хозяйству и являются носителями целого ряда опасных для человека инфекционных заболеваний (Кулик, 1979), любые новые знания об их биологии могут быть в дальнейшем использованы для разработки новых нетоксичных методов регуляции их численности. Полученные результаты позволят дополнить данные Генбанка (GenBank/NCBI) по подвидам *M.m.wagneri* и *M.m.gansuensis*, которые в настоящее время там отсутствуют.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 15 работ, из них 3 в журналах и других изданиях из списка ВАК.

**Апробация работы.** Материалы диссертации доложены на научных съездах, конгрессах, конференциях и симпозиумах: XLVI Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс», Новосибирск, 2008; Международном симпозиуме «Биоразнообразие животных и рациональное природопользование», г.Кишинёв, 2009; Всероссийской конференции «Целостность вида у млекопитающих, изолирующие барьеры и гибридизация», г.Петергоф, 2010; Конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых», г.Москва, 2010; Международном совещании – IX съезде Териологического общества «Териофауна России и сопредельных территорий», г.Москва, 2011; VII Международном конгрессе эволюционной биологии и систематики «Биосистематика», г.Берлин, 2011; а также на заседании объединенного коллоквиума лаборатории поведения и поведенческой экологии млекопитающих и лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, трех глав, заключения, выводов, списка литературы и приложений. Текст диссертации изложен на 214 страницах, включая 38 рисунков и 37 таблиц. Список литературы включает 108 работ на русском и 195 работ на иностранных языках.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность доктору биологических наук, ведущему научному сотруднику ИПЭЭ РАН Е.В. Котенковой, под руководством которой

выполнена настоящая работа. Автор выражает глубокую благодарность Н.И. Абрамсон за предоставленную возможность выполнения молекулярно-генетических исследований на базе ее лаборатории и консультативную помощь; М.В. Фокину, Е.Н. Родченковой, А.Ю. Костыгову за помощь в проведении молекулярно-генетических исследований; В.В. Вознесенской, А.В. Амбаряну за консультации при анализе поведенческих данных, Ю.М. Ковальской, А.В. Сурову, Е.Г. Никольской, В.Е. Кирилюку, А.Ю. Левых за помощь в сборе материала для исследований, С.В. Найденко за консультативную помощь и О.В. Осиповой и А.А. Шепелеву за обсуждение результатов исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 10-04-00214\_а.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **Введение**

Во введении сформулированы актуальность темы, цели и задачи исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость полученных результатов.

### **Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ**

Приведен обзор литературы по систематике, гибридизации, некоторым аспектам поведения и коммуникации домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. Особое внимание уделено теоретическим аспектам внутривидовой структуры *M. musculus*.

### **Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ.**

Материалом для генетического анализа были 72 особи домовых мышей, отловленных в 2009 г., а также зверьки из живой коллекции, содержащиеся в виварии НЭБ «Черноголовка», из 8 местообитаний на территории России, Молдовы и Казахстана (Табл.1). При построении некоторых филогенетических деревьев использованы последовательности гомологичных участков контрольного региона (D-loop) мтДНК домовых мышей из Европы и Азии, хранящиеся в базе данных Genbank/NCBI.

В лаборатории молекулярной систематики ЗИН РАН осуществлялось выделение ДНК, ПЦР, очистка и секвенирование. Затем производилось выравнивание последовательностей с помощью программы Bioedit v.7.0.5.3 (Hall, 1999) и их сравнение с последовательностями по гомологичному участку мтДНК в базе данных NCBI. Для реконструкции филогенетических отношений между гаплотипами мтДНК были построены деревья с помощью дистанционных методов (Байесовского, ближайшего связывания (NJ)) и метода анализа дискретных признаков (максимальной экономии (MP)). Перед тем, как провести филогенетический анализ, последовательности были объединены в гаплотипы, используя разные методологические подходы, с использованием пакетов программ DNAsp v.5.10 (Rozas et.al., 2003), Arlequin v.3.5.1.2 (Excoffier et al., 2005) и MEGA v.4 (Tamura et.al., 2007). Байесовский филогенетический анализ проводили с

помощью программы MrBayes версии 3.1.2 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Филогенетические деревья с использованием методов ближайшего связывания (NJ) и максимальной экономии (MP) строились в программе MEGA v.4. Количество полиморфных сайтов (S), нуклеотидное ( $\pi$ ) и гаплотипическое разнообразие (h) (Табл.2) рассчитывали в программе DNAsp, v.5.10. Для анализа распределения парных различий (pairwise mismatch distribution) между последовательностями, использовались программы DNAsp, v.5.10 и Arlequin 3.5.1.2. Для учёта других генетических процессов в популяциях, также отображающих эволюционные отношения между последовательностями, были использованы филогенетические сети в программах Splits Tree4 (Huson, Bryant, 2006) и Network v.4.6.0.6 (Bandelt et al., 1999). Степень дивергенции мтДНК оценивалась с помощью р-дистанции.

Для оценки посткопуляционной репродуктивной изоляции между подвидами, дистанционно удаленными популяциями *M.musculus* и домовыми мышами из зоны гибридизации Закавказья было проведено 4 серии скрещиваний в разных вариантах. В первой контрольной серии оценивалась плодовитость в парах, состоящих из представителей одного подвида (популяции) и фертильность самцов первого поколения (F1). Было сформировано 85 пар из 7 популяций *M.musculus*. Во второй – для выявления наличия или отсутствия репродуктивной изоляции между подвидами и популяциями было проведено 10 вариантов скрещиваний между особями из 7 популяций *M.musculus* и сформировано 67 пар. В третьей серии для оценки фертильности самцов-гибридов F1 было проведено 12 типов возвратных скрещиваний в разных вариантах и сформировано 50 пар. В четвёртой серии для получения гибридов F2 и оценки их фертильности было проведено два типа скрещиваний и сформировано 15 пар из гибридов F1. Экспериментальные скрещивания между разными формами домовых мышей проводили в виварии на научно-экспериментальной базе ИПЭЭ РАН «Черноголовка». Фертильность самцов оценивали по весу семенников, концентрации спермы и на основании анализа морфологии сперматозоидов. Всего проанализировано 114 самцов в возрасте 90-240 дней, из них 42 получены от внутривидовых скрещиваний, 28 самцов-гибридов F1 – от межвидовых, 14 самцов-гибридов F2 – от пар, сформированных из гибридов F1 и 30 бэккроссов – от реципрокных скрещиваний.

Для изучения реакции представителей разных подвидов и форм в ответ на обонятельные сигналы кон- и гетероспецифичных особей использованы две методики:

1) модификация методики парного предъявления двух источников запаха (Соколов и др., 1990); 2) модификация методики «привыкания» – «habituation-generalization» (Todrank, Neth, 2003). Всего в экспериментах первой серии (парное предъявление запахов)

использовано: 13 самцов и 11 самок *M.m.wagneri*; 9 самцов и 8 самок *M.m.musculus*; 10 самцов и 12 самок *M.m.gansuensis*; второй серии (методика «привыкания») – 12 самцов и 15 самок *M.m.wagneri*; 7 самцов и 16 самок *M.m.musculus*; 11 самцов и 14 самок *M.m.gansuensis*. В отдельной серии детекторами запахов были люди, что позволяло с высокой степенью достоверности выявить разницу обонятельных сигналов разных подвидов. Эксперименты проводили со студентами в возрасте 18-20 лет. Всего в опытах участвовали 39 человек, при этом в каждой из серий от 14 до 24. При анализе полового поведения проведены ссаживания самцов и самок в состоянии эструса двух подвидов: *M.m.wagneri* (10 опытов) и *M.m.gansuensis* (12 опытов). Использовано *M.m.wagneri* – 6 самцов и 8 самок; *M.m.gansuensis* – 10 самцов и 12 самок. Опыты записывались на цифровую видеокамеру Sony Digital и Canon Legria HFR106. Полученный видеоматериал обрабатывался с помощью компьютерной программы «The Observer Video Pro. Version 4.1» – профессиональная система для сбора, анализа и презентации поведенческих данных с помощью видео. Для анализа данных использовалось описание и элементы поведения домовых мышей из работы Е.В. Котенковой и др. (1989). Для статистической обработки отобрано 5 элементов полового поведения: попытки садок; садки: без интромиссии, с интромиссией, с интромиссией и толчками; эякуляция.

Изучены некоторые экстерьерные, морфометрические и экологические особенности домовых мышей г. Ишима, имеющих предположительно гибридное происхождение (Мальцев, 2011 а, б). Отловы домовых мышей проводили в период с 2005 по 2008 годы в помещениях и открытых стациях на территории г. Ишима и его окрестностей. У 118 мышей были изучены морфометрические показатели. Кроме этого для анализа экстерьерных признаков были использованы коллекции домовых мышей зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова.

Для статистической обработки данных использованы Манна-Уитни-U тест для двух независимых выборок, парный непараметрический критерий Вилкоксона для зависимых переменных в пакете STATISTICA, z-критерий знаков, критерий Уэлша (Стьюдента) (Гайдышев, 2001) и Фишера (F) (Лакин, 1990).

### **Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

#### **3.1. Генетическая изменчивость и филогенетический анализ домовых мышей *Mus musculus***

##### **3.1.1. Генетическая изменчивость разных форм домовых мышей**

В 72 последовательностях длиной 978 пн контрольного региона (D-петли) мтДНК идентифицировано 39 гаплотипов (Табл.1). Количество сайтов без пробелов (делеций) составило 848 пн. Всего обнаружено 50 полиморфных сайтов и два консервативных участка в позициях 371-679 и 681-732. Общее количество замен составило 89, из них 48

транзиций и 41 трансверсия при количестве 334 InDel (инсерции+делеции). Следует отметить крупную делецию, встречающуюся в 65 образцах всех популяций, длиной 88 пн. В 7 образцах из 4 популяций (Цимлянские пески, Московская область, Кишинёв, Забайкальский край), характеризующихся к тому же большим количеством вариабельных сайтов, идентифицирована вставка длиной 89 пн. Среднее соотношение нуклеотидов в последовательностях составило: A = 0.344, T/U = 0.291, C = 0.255, G = 0.11.

Максимальные значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия отмечены в популяциях *M.m.musculus* из Цимлянских песков и г.Кишинёва. Высокие

Таблица 1. Генетическая изменчивость 7 популяций *M.musculus*, полученная в результате анализа 978 пар оснований контрольного региона мтДНК.

Место отлова	Название форм	n	H	S	h	$\pi(*100)$	Кол-во замен	
							всего	транзиции
Москва и Моск.обл	<i>M.m.musculus</i>	9	3	14	0,4167	0,500	14	10
С.Тормосин (Цимлянские пески, Волгоградская обл.	<i>M.m.musculus</i>	9	7	17	0,9167	0,734	18	11
Астрахань	<i>M.m.wagneri</i>	9	4	13	0,5833	0,396	13	10
Ереван (Армения)	Гибридная популяция ( <i>M.musculus</i> x <i>M.domesticus</i> )	12	7	11	0,7727	0,278	11	2
Ишим (Тюменская обл.)	<i>M.m.musculus</i>	11	6	7	0,8727	0,183	7	1
Н.Цасучей (ю. Забайкалье)	<i>M.m.gansuensis</i>	14	5	9	0,7033	0,317	9	6
Кишинёв (Молдова)	<i>M.m.musculus</i>	5	5	16	1,0	0,979	17	8
Всего		69 <sup>1</sup>	37 <sup>1</sup>	50	0,9442	0,821	89	48

Размер выборки (n), количество гаплотипов (H), количество вариабельных сайтов (S), гаплотипическая изменчивость (h), нуклеотидная изменчивость ( $\pi$ )\*.

значения этих характеристик, по-видимому, свидетельствуют в пользу того, что в их состав входят особи из нескольких ранее изолированных популяций (Avisе, 2000). Ряд фактов указывают на их гибридное происхождение. В частности, морфологические признаки домашних мышей этих выборок несколько отличаются от таковых, характерных для подвида *M.m.musculus* и данные по анализу t-гаплотипов домашних мышей г.Кишинева подтверждают это мнение (Мазин и др., 1987; Демин, Мазин, 1984; Klein et al., 1984; Демин и др., 1985;). В выборках домашних мышей *M.m.musculus* (г.Ишим), *M.m.gansuensis* (Ю.Забайкалье) и выборке из естественной зоны гибридизации (Закавказье, Армения)

<sup>1</sup> Не включены образцы (3) и гаплотипы (2) домашних мышей из Санкт-Петербурга и Павлодара.

зарегистрировано высокое генное разнообразие (H) и низкая нуклеотидная изменчивость ( $\pi$ ). В остальных популяциях *M.m.wagneri* (Астрахань), и *M.m.musculus* (Москва и Московская область) генное разнообразие и нуклеотидная изменчивость характеризовались средними значениями. Топология деревьев ближайшего связывания, полученных для каждой из популяций, подтверждает информацию о гаплотипическом разнообразии анализируемых групп.

### 3.1.2. Анализ структуры филогенетических деревьев и сетей

Топология деревьев, построенных с помощью разных методов (Байесовского анализа, ближайшего связывания (NJ) и максимальной экономии (MP)) не имела принципиальных различий, поэтому для интерпретации результатов использовано одно из них (Рис.1). Это дерево наиболее точно отображает филогенетические отношения между разными видами домашних мышей, филогруппы выделяются на нём с достаточно высокой достоверностью и имеют большие поддержки (бутстреп-значения 70% и более). Необходимо отметить, что на дереве NJ все гаплотипы отделяются от внешней группы (*M.domesticus*) с высокой поддержкой (100%), что свидетельствует о наличии у них мтДНК *M.musculus* и о генетическом единстве разных форм *M.musculus*.

На филогенетическом дереве (Рис.1) выделяются три гаплогруппы (А, В и С), одна из которых (А) имеет наиболее высокую вероятностную поддержку (94%). Гаплогруппа А объединяет гаплотипы из Армении (Ереван) и один гаплотип из Московской области. По-видимому, совместная кластеризация выборок из популяций Московской области и Закавказья не случайна. Несмотря на несомненное гибридное происхождение домашних мышей из Армении (Межжерин, Котенкова, 1989; Милишников и др., 1990, 2004; Mezherin, Kotenkova, 1992), которые несут гены как минимум двух синантропных таксонов (*M.musculus* и *M.domesticus*), домашние мыши из Еревана обладают мтДНК *M.musculus*. На других деревьях последовательности из Грузии, взятые из Генбанка, также находились в общей кладе с *M.musculus*. В более ранних исследованиях на основании анализа полиморфизма контрольного региона мтДНК домашних мышей (Prager, 1996, 1998; Orth et.al., 2002) выявлено присутствие в популяциях Грузии мт-гаплотипов как *domesticus*-, так и *musculus*-типов. По другим данным (Bossinot, Boursot, 1997) гаплотипы из Грузии и Армении близки или идентичны таковым *M.musculus* из Центральной и Восточной Европы. Принимая во внимание наследование мтДНК по материнской линии (Awise et.al., 1987), мы выдвинули гипотезы, объясняющие данный феномен. Первая из них касается истории расселения домашних мышей по территории Евразии в соответствии с гипотетической моделью, предложенной французскими исследователями (Boursot et.al., 1996; Guènet, Vohhomme, 2003), вторая учитывает данные отечественных авторов по

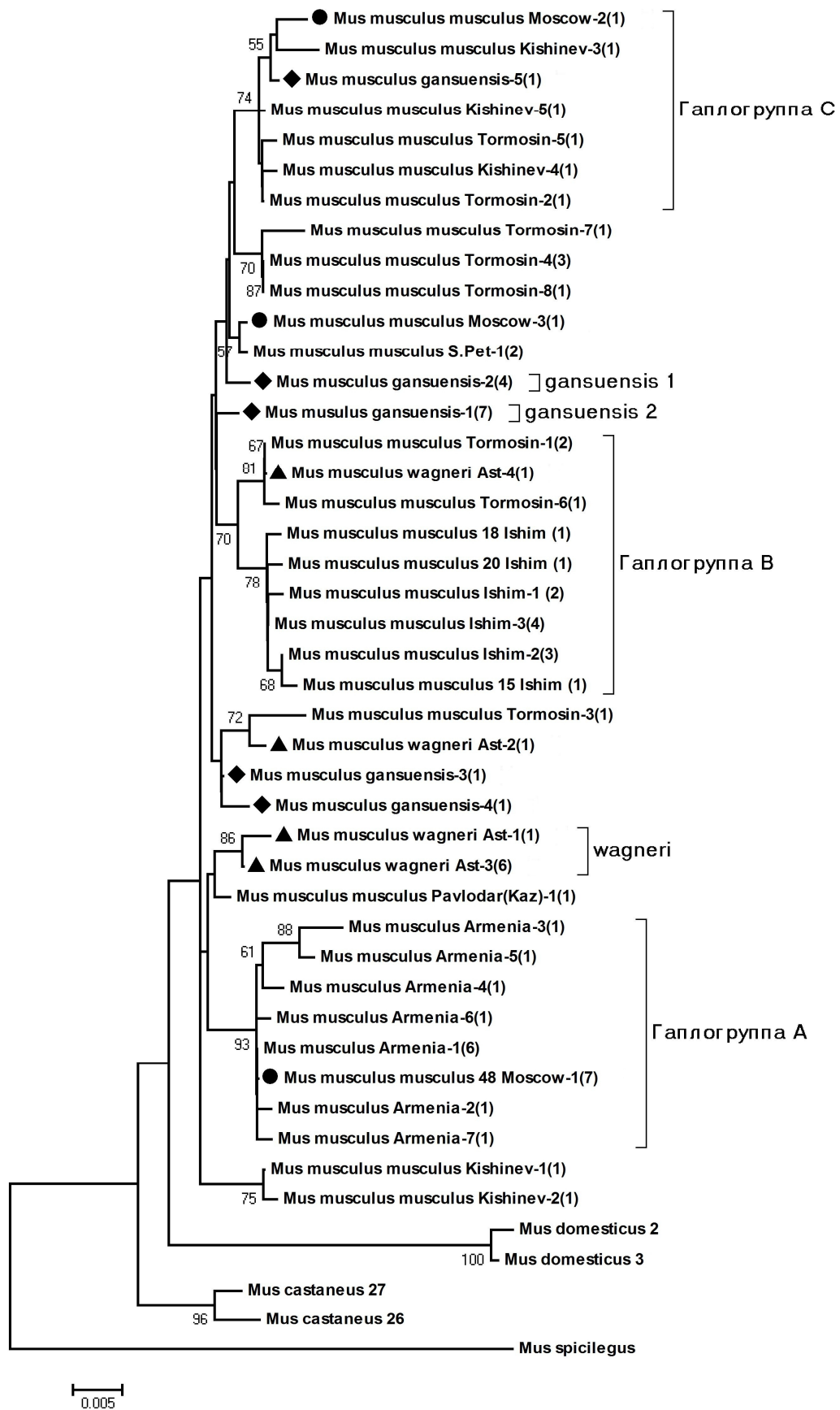


Рис.1. Консенсусное дерево ближайшего связывания (NJ), основанное на анализе 39 гаплотипов мтДНК (D-петля) *M.musculus*. *M.spicilegus*, *M.domesticus*, *M.castaneus* выбраны в качестве внешних групп. Условные обозначения: ● – *M.m.musculus* (Москва и Московская обл.), ▲ – *M.m.wagneri* (Астрахань), ◆ - *M.m.gansuensis* (Ю.Забайкалье).

анализу зоны гибридизации Закавказья (Котенкова, 2002; Милишников и др., 2004). Все они свидетельствуют об общности происхождения по данным мтДНК и расселении *M.musculus* по территории Восточной Европы и Закавказья с севера Прикаспийской низменности, как ранее предполагали французские исследователи (Boursot et.al., 1996; Guènet, Bonhomme, 2003).

Гаплогруппа В состоит из двух подгрупп, одна из которых содержит только гаплотипы *M.m.musculus* из Ишима (Западная Сибирь), другая имеет неоднородный состав и включает один гаплотип *M.m.wagneri* и два *M.m.musculus* (с.Тормосин, Волгоградская область) (Рис.1). Филогенетическая близость разных групп домашних мышей в данной гаплогруппе может быть связана как с гибридизацией разных форм, так и с особенностями их расселения по территории Восточной Европы и Сибири. Объединение гаплотипа *M.m.wagneri* с двумя гаплотипами *M.m.musculus* из с. Тормосин может быть обусловлена гибридизацией двух этих подвидов, а филогенетическое родство с гаплотипами *M.m.musculus* из г.Ишима с расселением домашних мышей *M.m.musculus* из Нижнего Поволжья в Западную Сибирь.

Гаплогруппа С выделяется на филогенетическом дереве с высокой поддержкой (Рис.1). Она объединяет гаплотипы из разных популяций *M.m.musculus*, обитающих в Восточной Европе (Кишинёв, Московская область, Волгоградская область), а также гаплотип *M.m.gansuensis*. Попадание гаплотипа *gansuensis* в данную группу может быть связано с гибридизацией подвидов *M.m.musculus* и *M.m.gansuensis*, о чём неоднократно сообщалось ранее (Спиридонова и др., 2008, 2011). Северная граница ареалов *M.m.musculus* и *M.m.gansuensis* проходит в Прибайкалье. Представители *M.m.musculus* могли проникнуть в Ю. Забайкалье с севера Забайкальского края. Филогенетическая близость гаплотипа *gansuensis* может быть обусловлена проникновением домашних мышей из Европейской части России в регион обитания *M.m.gansuensis*. Перемещение синантропных домашних мышей на большие расстояния вместе с человеком отмечено многими исследователями, как на основании прямых наблюдений (Кучерук, 1994), так и генетических исследований (Спиридонова и др., 2008а,б, 2011). Объединение гаплотипов, принадлежащих разным популяциям *M.m.musculus* из Восточной Европы, можно объяснить расселением исходно одной группы домашних мышей по территории региона. Филогенетические сети, построенные с помощью разных методов, также демонстрируют разделение гаплотипов на три группы, но гаплогруппа С выделяется не так четко на фоне других гаплогрупп.

В целом характер объединения полученных нами гаплотипов с гаплотипами из Генбанка (в автореферате рис. не приводится) не изменил топологию выделенных выше

групп, а наоборот, дополнил их. Так с представителями *M.m.wagneri* объединились гаплотипы из Туркмении, входящие в ареал распространения подвида. Гаплотип с Алтая присоединился к образцам от представителей *M.m.musculus* из г.Ишима (Тюменская область).

Два гаплотипа *wagneri* образовали небольшую гаплогруппу на деревьях, построенных разными методами. Часть гаплотипов, принадлежавших этому подвиду, присоединились к гаплотипам популяции *M.m.musculus* из с.Тормосин (Цимлянские пески, Волгоградская область). Цимлянские пески находятся на месте предполагаемой границы ареалов подвидов *M.m.musculus* и *M.m.wagneri*. Объединение гаплотипов *wagneri* с выборкой из популяции данного местообитания, может указывать на то, что здесь происходит обмен генами между двумя подвидами. Гаплотипы *M.m.gansuensis* на филогенетическом дереве не объединились в отдельную гаплогруппу. На байесовом дереве большинство гаплотипов *gansuensis* выделились как уникальные в базальной части дерева, за исключением одного, который присоединился к гаплотипам *M.m.musculus* из Восточной Европы. Ранее была показана широкая гибридизация *M.m.gansuensis* с другими таксонами домашних мышей в Прибайкалье и Приморье (Якименко и др., 2003; Спиридонова и др., 2008, 2011).

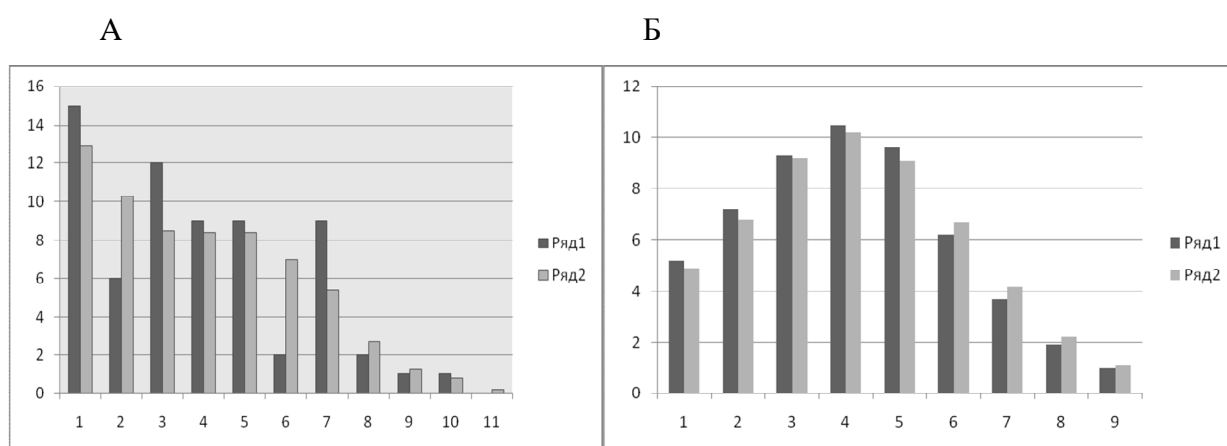


Рис.2. Гистограммы частот парных различий между гаплотипами некоторых групп домашних мышей (А – Закавказье (Армения), Б – *M.m.musculus* (Ишим)). Условные обозначения. По оси X – парные различия между гаплотипами, по оси Y – частота. Серые столбцы – ожидаемые различия, чёрные – наблюдаемые.

Результаты по анализу демографической экспансии были получены только по двум генетически однородным популяциям домашних мышей из Закавказья (Армения) и г.Ишима (Россия, Тюменская область) (Рис.2). Структура гистограмм распределения частот нуклеотидных различий между гаплотипами (Mismatch distribution) свидетельствует о поддержании высокой численности популяций, что согласуется с их высоким генетическим разнообразием. Низкая нуклеотидная изменчивость может

указывать на существование периодов депрессии численности в истории популяций, что показано и на гистограммах, или же на относительно недавнее формирование группировок.

Результаты изучения генетических дистанций показали существование двух филогенетических групп *Mus musculus*, населяющих территорию России и Ближнего Зарубежья. Первую из них составляют домовые мыши из зоны гибридизации Закавказья. Они характеризовались наибольшей генетической дивергенцией от других гаплогрупп по данным р-дистанции, высоким генным разнообразием и относительно большим количеством трансверсий. Гаплотипы домашних мышей из Еревана вместе с одним гаплотипом *M.m.musculus*, включающим большую часть последовательностей из Москвы и Московской области (7 из 9), образовали единую филогруппу, достаточно хорошо отделившуюся от других популяций *M.musculus* (Рис.1). Полученные нами данные подтверждают заселение Закавказья линией *M.musculus* (или предковой формой), родственной домашним мышам Восточной Европы. Во вторую филогенетическую линию вошли домовые мыши, обитающие на юге Западной Сибири (г.Ишим). Они вместе с домашними мышами из Поволжья и Алтая образовали единую филогруппу, но разделённую на две подгруппы.

Проведенный нами анализ полиморфизма мтДНК не выявил дивергенцию подвидов *M.musculus* (Мальцев, 2011). Вероятно, это обусловлено гибридизацией между разными парапатрическими таксонами домашних мышей, как на видовом, так и внутривидовом уровнях, что уже обсуждалось целым рядом авторов (Спиридонова и др., 2008, 2011). Об этом свидетельствует высокая нуклеотидная и гаплотипическая изменчивость, а также морфологические особенности домашних мышей некоторых популяций. В целом полученные нами данные подтверждают широкое распространение гибридизации разных таксонов домашних мышей и возможность «дедифференциации» синантропных таксонов как следствие этого явления, на что указывал ряд отечественных авторов (Котенкова, 2000, 2002; Kotenkova, 2004; Якименко и др., 2003; Спиридонова и др., 2008, 2011).

Несмотря на относительно небольшой объём материала для каждой из форм, проведенное нами исследование существенно дополнило имеющиеся сведения о филогенетических взаимоотношениях внутривидовых форм, генетическом разнообразии, характере гибридизации и, отчасти, расселении, разных таксонов домашних мышей.

### **3.2. Экспериментальные скрещивания и оценка фертильности разных форм домашних мышей, находящихся на ранних стадиях дивергенции**

Экспериментальные скрещивания между разными подвидами и популяциями свидетельствуют о наличии начальных этапов развития посткопуляционной репродуктивной изоляции между некоторыми формами домовых мышей. В целом ряде скрещиваний, проведённых между разными популяциями и подвидами *M.musculus*, наблюдалась асимметрия. Так, потомство было получено только от одного из двух вариантов скрещиваний между подвидами *M.m.musculus* и *M.m.wagneri*. Асимметрия была выявлена и при гибридизации популяции *M.m.musculus* (Москва и Московская область) и домовых мышей из зоны гибридизации в Закавказье. В этих экспериментах гибриды F1, полученные от одного из двух вариантов скрещиваний, отличались пониженной фертильностью. Гибриды F1(2) от варианта скрещивания ♀-zak × ♂-mus<sup>2</sup> отличались достоверно меньшими значениями массы семенников и концентрации спермы (P < 0.02) по сравнению с самцами от контрольных скрещиваний и гибридами от другой комбинации (♀-mus × ♂-zak). Это до некоторой степени соответствует данным других исследователей, полученным при скрещивании *musculus* × *domesticus* из районов, прилежащих к Европейской зоне гибридизации (Turner et. al., 2011; White et. al., 2011). В этих работах гибриды F1, полученные от варианта скрещивания ♀-dom × ♂-mus, отличались значительно меньшими размерами семенников и концентрацией спермы по сравнению с гибридами F1 от другого варианта скрещивания — ♀-mus × ♂-dom. Потомство от самцов-гибридов F1(2) в возвратных скрещиваниях было нежизнеспособным. Самцы-бэкрессы, полученные от возвратных скрещиваний с использованием только самцов-гибридов F1(2), в отличие от других бэкрессов и гибридов F1, характеризовались худшим качеством спермы (P < 0.05). Асимметрия наблюдалась и при гибридизации особей популяции *M.m.musculus* из г.Ишима с другими популяциями *M.musculus*. Во всех межпопуляционных скрещиваниях, в которых использованы самцы из г. Ишима, гибриды от этих пар были нежизнеспособными. Большинство из них не дожило до 20 дней. Однако в тех комбинациях, в которых самки из г.Ишима скрещивались с самцами из других популяций, получены жизнеспособные гибриды. При проведении контрольных скрещиваний между самками и самцами домовых мышей г.Ишима из 15 сформированных пар только 8 дало потомство. Процентное соотношение пар, которые произвели потомство, равнялось 53%, тогда как в парах мышей из других популяций этот показатель составлял от 73 до 100%. Если предположить гибридное происхождение домовых мышей г. Ишима (см. раздел 3.5), то более высокие параметры фертильности у самок согласуются с правилом Холдейна (Haldane, 1922). При гибридизации происходит угнетение гибридов гетерогаметного пола. Вероятно, низкая

---

<sup>2</sup> Условные обозначения: mus – *M.musculus*, dom – *M.domesticus*, zak – домовые мыши из Закавказья

фертильность самцов *M.m.musculus* из г.Ишима могла оказать влияние на снижение показателей размножения как среди внутривидовых, так и межвидовых скрещиваний. В экспериментальных скрещиваниях также было выявлено, что географическая изоляция может оказать влияние на развитие механизмов посткопуляционной изоляции между пространственно удалёнными популяциями одного подвида. Так, в скрещиваниях между популяциями *M.m.musculus* из Москвы, Московской области и г.Кишинёва (Молдова) были получены низкие показатели размножения, а самцы-гибриды были нежизнеспособны.

Были собраны данные по индексу массы семенников, концентрации и качеству спермы для 42 самцов, полученных от внутривидовых скрещиваний. Индекс массы семенников и концентрация спермы у самцов подвидов *M.m.wagneri*, *M.m.gansuensis* были достоверно выше по сравнению с этими показателями самцов *M.m.musculus* из Москвы и Московской области и г. Ишима, а также самцов из зоны гибридизации Закавказья (Табл.2)( $P < 0.005$ ,  $0.05$ ). Причём семенники *M.m.gansuensis* были достоверно больше, чем *M.m.wagneri* (Табл.2) ( $P < 0.05$ ), а концентрация спермы самцов двух подвидов была сходной. Ранее было показано, что масса семенников и концентрация спермы больше у дикоживущих видов домашних мышей по сравнению с синантропными (Соколов и др.,

Таблица 2. Сравнения индекса массы семенников и концентрации спермы разных форм домашних мышей по Манна-Уитни-U тесту для двух независимых выборок.

Форма/ подвид	<i>M.m.musculus</i> (Москва,Моск овская обл.)	<i>M.m.</i> <i>wagneri</i>	<i>M.m.</i> <i>gansuensis</i>	<i>M.musculus</i> × <i>M.domesticus</i> (Закавказье)	<i>M.m.</i> <i>musculus</i> (Тормосин)
<i>M.m.musculus</i> (Москва, Мос- ковская обл.)		0.004**/ 0.0013** mus<wag	0.0011*/ 0.0011** mus<gans	0.04*/0.064 mus<zak	0.002**/ 0.0047** mus<mus
<i>M.m.wagneri</i>	0.004**/ 0.0013** wag>mus		0.011*/0.316 wag<gans	0.023*/ 0.0099** wag>zak	0.774/0.093 wag>mus
<i>M.m.gansuensis</i>	0.0011**/ 0.00106** gans>mus	0.011*/ 0.784 gans>wag		0.0011**/ 0.0047** gans>zak	0.024*/ 0.0038** gans>mus
<i>M.musculus</i> × <i>M.domesticus</i> (Закавказье)	0.04*/0.064 zak>mus	0.023*/ 0.0099** zak<wag	0.0011**/ 0.0047** zak<gans		0.006**/ 0.0507 zak<mus
<i>M.m.musculus</i> (Тормосин)	0.002*/ 0.0047** mus>mus	0.774/ 0.093 mus<wag	0.024*/ 0.0038** mus<gans	0.006**/ 0.0507 mus>zak	

Условные обозначения: индекс массы семенников / концентрация спермы, уровень достоверности: \* $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ , \*\*\*  $p < 0,001$ , mus – *M.m.musculus*, wag – *M.m.wagneri*, gans – *M.m.gansuensis*, zak – домашние мыши из Закавказья.

1988; Frynta et.al., 2009; Montoto et.al., 2011). Отметим, что представители подвидов *M.m.wagneri* и *M.m.gansuensis* часто обитают в открытых биотопах. Так, в Средней и Восточной Азии известны популяции этих подвидов, постоянно живущие в открытых станциях и не связанные с постройками человека (Allen, 1940; Банников, 1954).

### **3.3. Реакция представителей разных подвидов домашних мышей на кон- и гетероспецифичные обонятельные сигналы. Распознавания людьми запахов мочи разных видов и подвидов домашних мышей.**

Как показал ряд проведенных ранее исследований, гормональные и поведенческие реакции домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. в ответ на запахи особей своего и близкородственных видов могут быть одним из механизмов прекопуляционной изоляции (Соколов и др., 1990; Амбарян и др., 2010). В таблицах 3-5 представлены результаты исследований по изучению реакции самцов разных подвидов домашних мышей в ответ на кон- и гетероспецифические обонятельные сигналы. В экспериментах, проведенных с помощью методики «привыкания» (табл.3), самцы *wagneri* при обнюхивании на старте запаха самок своего подвида, на стадии генерализации достоверно дольше исследовали запах мочи самок *musculus*, более близкой формы по сравнению со *spicilegus*. В случае предъявления этим самцам на стадии «генерализации» запахов мочи *musculus* и *gansuensis* они достоверно дольше исследовали источник запаха *gansuensis*. Между тем самцы *gansuensis* в случае предъявления им на старте запаха мочи конспецифичных самок, на следующей стадии «генерализации» достоверно дольше исследовали запах самок *musculus* по сравнению с таковым *wagneri*. В других сериях достоверных различий не было. При парном предъявлении источников запаха (табл.4) самцы *wagneri* различали запах мочи самок-конспецификов и *musculus* в состоянии анэструса, как при предъявлении мочи от одиночных доноров, так и мочи, слитой от нескольких самок, хотя в первом случае они достоверно дольше исследовали источники запаха мочи *musculus*, а во втором — конспецифичных самок. Самцы *gansuensis* также различали запахи мочи *wagneri* и *musculus*. Представленные данные свидетельствуют в пользу того, что запахи мочи *musculus* и *wagneri* различаются. Что касается достоверных различий, проявившихся в опытах, проведенных по методике «привыкания» с самцами *gansuensis*, то мы склонны трактовать полученные результаты как подтверждение различий запаха мочи *wagneri* по сравнению с аналогичными запахами подвидов *musculus* и *gansuensis*.

В опытах с людьми (детекторами запаха) при предъявлении им запахов разных видов и подвидов домашних мышей перед испытуемыми ставилась задача выбора из трех предъявляемых им запахов того, который отличается от двух других. Люди не могли

отличить запах *wagneri* от запаха *spicilegus*, однако четко отличали запах *musculus* в серии, когда им предъявляли два пузырька с запахом мочи *spicilegus* и один с запахом мочи *musculus*. Т.е. один из запахов, который нужно было выбрать, имел более резкий запах.

Таблица 3. Реакция самцов разных подвидов домашних мышей на запахах мочи самок своего и других подвидов в состоянии анэструса (методика привыкания)<sup>3</sup>.

Реципиенты запаха	Стартовый запах	Запахи, предъявляемые на стадии распознавания	Время исследования запахов на стадии распознавания (общее/среднее) (сек)	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>M.m.wagneri</i>	<i>M.m.wagneri</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.m.gansuensis</i>	103 (6.6±1.04) 148 (9.86±1.56)	N=15 T=12.5 P=0.037*
<i>M.m.wagneri</i>	<i>M.m.musculus</i>	<i>M.m.wagneri</i> <i>M.m.gansuensis</i>	184 (13.1±2.5) 209 (14.9±1.9)	N=14 T=41 P=0.47
<i>M.m.wagneri</i>	<i>M.m.wagneri</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.spicilegus</i>	235 (14.7±3.16) 100 (6.25±0.96)	N=16 T=0 P=0.0014***
<i>M.m.gansuensis</i>	<i>M.m.gansuensis</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.m.wagneri</i>	181 (12.9±2.47) 104 (7.43±1.2)	N=14 T=16 P=0.039*
<i>M.m.musculus</i>	<i>M.m.musculus</i>	<i>M.m.wagneri</i> <i>M.m.gansuensis</i>	29 (2.9±0.6) 45 (4.5±1.7)	N=10 T=13.5 P = 0.53

Таблица 4. Реакция самцов разных подвидов домашних мышей на запахах мочи самок своего и других подвидов в состоянии анэструса (парное предъявление источников запаха от одиночных доноров)<sup>2</sup>.

Реципиенты запаха	Доноры мочи	Время исследования источников запаха (сек) (общее/среднее)	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>M.m.wagneri</i>	<i>M.m.wagneri</i> <i>M.m.musculus</i>	179 (12,78±1.68) 299 (21,36±2.98)	N=14 T = 13 P = 0.023*
<i>M.m.musculus</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.m.wagneri</i>	119 (9.9±1.66) 113 (9.4±1.77)	N=12 T=34 P = 0.69
<i>M.m.musculus</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.m.gansuensis</i>	63 (5±1.25) 54 (4.1±0.5)	N=13 T=32.5 P = 0.6
<i>M.m.gansuensis</i>	<i>M.m.gansuensis</i> <i>M.m.musculus</i>	196 (13.06±2.3) 218 (14.5±1.8)	N=15 T=41 P = 0.47
<i>M.m.gansuensis</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.m.wagneri</i>	187 (13.36±1.4) 312 (22.3±4.6)	N=14 T = 11 P = 0.028*

При предъявлении запахов в комбинации два пузырька с мочой *musculus*, один – *spicilegus*, испытуемые не смогли правильно выбрать отличающийся запах. Сходные результаты получены и при предъявлении запахов *spicilegus-gansuensis*. Иными словами, испытуемые различали резкие запахи мочи на фоне слабо пахнущей для человека мочи

<sup>3</sup> Условные обозначения см. табл.2.

*spicilegus*. Химический анализ показал существенные различия в составе мочи домашних и курганчиковых мышей, причем резкий запах мочи синантропных мышей определяется в значительной степени наличием в ее составе серосодержащих соединений (Soini et al., 2009). Результаты опытов свидетельствуют в пользу того, что для людей запах мочи *wagneri* отличается от запаха мочи *musculus* и *gansuensis*, причем моча *wagneri* обладает для них более слабым запахом, и не различается «на фоне» запаха мочи *spicilegus*.

Таблица 5. Реакция самцов разных подвидов домашних мышей на запахи мочи самок своего и других подвидов в состоянии эструса (парное предъявление источников запаха от одиночных доноров)<sup>2</sup>.

Реципиенты запаха	Доноры мочи	Время исследования источников запаха (сек) (общее/среднее)	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>M.m.wagneri</i>	<i>M.m.wagneri</i> <i>M.m.musculus</i>	293 (14,65±2.24) 295 (14.75±1.85)	N=20 T=75 P = 0.647
<i>M.m.musculus</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.m.wagneri</i>	135 (13.5±2.3) 97 (9.7±1.7)	N=10 T=16.5 P = 0.26
<i>M.m.musculus</i>	<i>M.m.musculus</i> <i>M.m.gansuensis</i>	92 (8.36±1.06) 96 (8.7±1.2)	N=11 T=35.2 P = 0.96
<i>M.m.gansuensis</i>	<i>M.m.gansuensis</i> <i>M.m.musculus</i>	147 (13.5±1.75) 131 (10.9±2.4)	N=12 T=33 P = 0.63

Все студенты (за редким исключением) оценили запах мочи *musculus* и *gansuensis* как неприятный и резкий. Многие оценивали запах *wagneri* сходным образом, однако ряд испытуемых охарактеризовали запах мочи этого подвида как мягкий и нейтральный. С запахом мочи *spicilegus* проведено всего 4 опыта, но даже такое небольшое число тестов показательны. В двух случаях испытуемые оценили запах как приятный и ароматный, а в двух других как неприятный, но мягкий.

Полученные данные (как в экспериментах с мышами, так и с человеком), однозначно указывают на различия запахов мочи *wagneri* по сравнению с запахом мочи двух других подвидов — *musculus* и *gansuensis*.

При парном предъявлении самцам разных подвидов мочи самок в состоянии эструса не было найдено достоверных различий ни в одной из серий экспериментов (табл.5). Учитывая факт свободного скрещивания самцов и самок этих подвидов, можно предположить, что запах мочи самок всех форм в состоянии эструса в равной степени привлекал самцов.

### 3.4. Особенности полового поведения подвидов домашних мышей *M.musculus*.

Видоспецифические особенности полового поведения лежат в основе этологической изоляции у многих близкородственных видов животных. Половое

поведение *M.m.wagneri* сравнивали с таковым синантропных форм: *M.m.musculus* и гибридов из Закавказья, проанализированных ранее (Амбарян, Котенкова, 2008; Амбарян и др., 2010). Оказалось, что стереотип полового поведения *M.m.wagneri* сходен с характерным для представителей этих форм. Ранее было показано, что для самцов синантропных таксонов домашних мышей типичны немногочисленные эякуляции (в среднем 1-2, максимальное число было зарегистрировано в одном опыте - 4) за всё время эксперимента (1.5 ч.) и многочисленные попытки садок, предваряющие копуляцию (от 2 до 169, в среднем 49). Также многочисленны были и садки без интромиссии (от 2 до 91, в среднем 18.8). Садки с интромиссией также могли следовать одна за другой на протяжении всего опыта, причем большая их часть не заканчивалась эякуляцией (Амбарян и др., 2010). В наших опытах число эякуляций за время опыта у *wagneri* также варьировало от 1 до 4 ( $1.9 \pm 0.3$ ), количество попыток садок – от 0 до 57 ( $15.3 \pm 6.9$ ). Причём по этому показателю эксперименты разделились на две группы. В первой из них (5 опытов) попыток садок либо не наблюдалось вообще, или их было 3-4 (в среднем  $2 \pm 0.83$ ). Во второй группе (5 опытов) значение этого показателя варьировало от 10 до 57 (в среднем 28.4), что типично для синантропных видов домашних мышей. Однако, количество садок с интромиссией, без интромиссии и с интромиссией и толчками было достаточно высоким в 8 из 10 экспериментах (Табл.7) и варьировало от 5 до 80. В среднем для всех экспериментов количество садок без интромиссии составило 21.3, садок с интромиссией – 18.1, садок с интромиссией и толчками – 16.6. Эти данные полностью соответствуют ранее полученным для *M.m.musculus* и домашних мышей из Закавказья. По этим показателям половое поведение курганчиковых мышей существенно отличалось (Амбарян, Котенкова, 2008; Амбарян и др., 2010). Таким образом, половое поведение *M.m.wagneri*, которое наблюдалось в наших экспериментах, полностью соответствовало стереотипу, характерному для синантропных форм домашних мышей (табл. 7).

Таблица 7. Средние значения частоты проявления элементов полового поведения у *M.m.wagneri* и *M.m.musculus* (значения для *M.m.musculus* по данным Амбарян и др., 2010).

Вариант ссаживания	Попытки ссадок	Садки без интромиссии	Садки с интромиссией	Садки с интромиссией и толчками	Эякуляции
♂,♀ <i>M.m.wagneri</i>	- 15.3±6.9	21.3±6.9	18.1±7.2	16.6±6.8	1.9±0.3
♂,♀ <i>M.m.musculus</i>	- 49	18.8	19	15	2.6

Из других особенностей, характеризующих поведение разных форм домашних мышей, следует отметить роль знакомства при спаривание партнёров. Во время

ссаживаний самцов и самок *M.m.wagneri* было отмечено, что самки могут спариваться как со знакомыми, так и незнакомыми самцами, что характерно для *M.m.musculus*. Напротив, при ссаживании партнёров *M.m.gansuensis* оказалось, что самки спариваются только со знакомыми самцами, что характерно для дикоживущего предположительно моногамного вида *M.spicilegus*. Как уже отмечалось выше, подвиды *M.m.gansuensis* и *M.m.wagneri* не являются типичными синантропами, как *M.m.musculus*.

### 3.5. Изучение морфологических и экологических особенностей домовых мышей г.

#### Ишима.

Домовые мыши г.Ишима отличались морфологическими особенностями, характерными как для *M.musculus*, так и *M.domesticus*. Почти во всех популяциях на территории города были обнаружены домовые мыши с длиной хвоста равной или больше тела. Значения других промеров тела домовых мышей г. Ишима были характерны скорее для *M.domesticus*, чем *M.musculus*. Так, средняя длина тела зверьков составляла от 77,05 до 87,7 мм, длина задней стопы от 16,4 до 17,3 мм, длина уха от 12,37 до 15,89. Все вышеприведённые данные не соответствуют средним значениям этих показателей у *M.musculus*, приводимых Межжериным (1994), и выходят за их пределы. Наши данные согласуются с результатами других исследователей (Коробицина, Якименко, 2004; Спиридонова и др., 2008), которые обнаружили наличие длиннохвостых форм домовых мышей в разных городах России, в том числе и в некоторых городах Западной Сибири (Лабытнанги, Томск, Новосибирск). Показано, что у особей с индексом хвоста более 90 присутствовали молекулярные маркеры *M.domesticus*.

Окраска волосяного покрова домовых мышей г. Ишима была неоднородной. Мыши с тёмными тонами, отсутствием выраженной границы или при наличии слабого перехода в окраске спины и брюха характеризовались низкими показателями W (белизны) и T (оттенка) (от 28.26; 0.93 до 36.72; 0.973). Особенности такой окраски характерны для *M.domesticus* (Межжерин, 1994). Напротив, особи с более светлыми тонами и чётко выраженной границей в окраске спины и тела отличались более высокими значениями W и T (от 34.73; 1.16 до 43.2; 1.31 соответственно), что характерно для *M.musculus*. Всего из 23 особей у 6 переход был хорошо выражен, у 3 он отсутствовал, а у остальных был слабо выражен. Однако, необходимо отметить, что короткохвостые, длиннохвостые особи и особи со средней длиной хвоста встречались как среди светло-, так и тёмноокрашенных особей. Наличие тёмноокрашенных особей свидетельствует о возможном присутствии в популяции генов *domesticus*. Следует отметить, что в экспериментальных скрещиваниях обнаружено снижение фертильности самцов из этого города (см. раздел 3.2). Эти факты

свидетельствуют в пользу гибридного происхождения изученных популяций домовых мышей г.Ишима.

Результаты учёта численности в период с 2005 по 2008 годы, выявили, что популяции домовых мышей г. Ишима в местах старой застройки города могут быть достаточно многочисленны. Они способны за короткое время восстанавливать численность. Поддержание высокой численности домовых мышей города, обнаруженной как при анализе парных различий между гаплотипами, так и по данным учетов численности, свидетельствует, что в природных популяциях происходит компенсация пониженной фертильности самцов, выявленной нами при проведении лабораторных экспериментов. Механизмы такой компенсации пока не известны. В летнее время относительная численность домовых мышей в открытых биотопах невысока, а половозрастная структура изменяется по годам. Результаты исследований согласуются с данными других авторов (Краснов, Хохлова, 1989) по сезонным изменениям динамики численности и составу группировок домовых мышей в разных местообитаниях.

#### **Заключение**

Приводится сравнительный анализ подвидов *M.m.musculus*, *M.m.wagneri* и *M.m.gansuensis* по морфологическим, поведенческим и генетическим признакам и особенностям. Проведенный анализ доказывает существенную степень дивергенции подвида *M.m.wagneri* от *M.m.musculus* и *M.m.gansuensis*. С другой стороны, выявлено несоответствие уровня генетической дивергенции при ее оценке по варибельному участку контрольного региона (D-петли) мтДНК и степени развития механизмов репродуктивной изоляции между подвидами *M.musculus*. Доказательством этого служат сравнения, проведённые между подвидами *M.m.musculus* и *M.m.wagneri*. Различие химических сигналов двух подвидов может быть начальным этапом развития репродуктивной изоляции между ними. Показано, что начальные этапы формирования пре- и посткопуляционных механизмов изоляции между *M.m.wagneri* и *M.m.musculus* происходят параллельно. Результаты проведенных нами опытов не дают оснований для утверждения, что прекопуляционные механизмы формируются между этими подвидами быстрее, как часто происходит у разных близкородственных форм животных. Так, наряду с разницей запахов мочи, выявлены некоторые ограничения в скрещиваниях этих подвидов. Вероятно, отсутствие генетической дивергенции по данным анализа мтДНК можно объяснить гибридизацией *M.m.wagneri* и *M.m.musculus*, которая происходит не только на границе ареалов этих подвидов, но и при завозе особей одного подвида на территории, заселенные другим подвидом.

На основании собственных данных и результатов, полученных другими

исследователями, обсуждается значение гибридизации в эволюционной судьбе близкородственных синантропных таксонов домашних мышей. При этом, несмотря на снижение фертильности, выявленное в лабораторных исследованиях, в естественных условиях гибридные формы могут характеризоваться высокими темпами размножения. Кроме того, для них могут быть характерны высокая генетическая изменчивость по сравнению с другими популяциями, и, по всей видимости, они могут приобретать определенную целостность в ходе эволюции.

#### Выводы

1. Микроэволюционные процессы политипического вида *Mus musculus* в значительной степени определяются, с одной стороны, формированием механизмов репродуктивной изоляции между подвидами и пространственно удаленными популяциями одного подвида, ведущим к их дивергенции, а с другой – их гибридизацией, препятствующей дивергенции и происходящей благодаря постоянному перемещению представителей разных форм домашних мышей вместе с человеком.
2. На основании молекулярно-генетического анализа гипервариабельного участка контрольного региона (D-петли) мтДНК на территории Восточной Европы (включая Закавказье) и Западной Сибири выявлены две филогенетические группы домашних мышей. Обнаружено 39 гаплотипов, из них 4 были уникальными (все относились к подвиду *M.m.gansuensis*).
3. По гаплотипам контрольного региона (D-петли) мтДНК не обнаружено генетической дивергенции между морфологически отличающимися подвидами *M.musculus* при наличии определенной степени их поведенческой дивергенции и развития посткопуляционных механизмов изоляции между ними. При этом наиболее сильно отличающимся от других исследованных подвидов (*M.m.musculus*, *M.m.gansuensis*) является *M.m.wagneri*.
4. В ряде вариантов экспериментальных скрещиваний между представителями разных подвидов и пространственно удаленных популяций *M.musculus*: *M.m.musculus* и *M.m.wagneri*, домашних мышей из Центральной России (*M.m.musculus*) и Закавказья (зона гибридизации *M.musculus* и *M.domesticus*), *M.m.musculus* (Ишим) и *M.m.musculus* (Москва и Московская область), *M.m.musculus* (Ишим) и *M.m.gansuensis* выявлена асимметрия. Она выражается в получении потомства только от одного варианта скрещиваний и/или в снижении фертильности и нежизнеспособности гибридов F1.
5. Самцы подвидов *M.m.gansuensis* и *M.m.wagneri* характеризуются достоверно большими размерами семенников и концентрацией спермы по сравнению с самцами подвида *M.m.musculus*.
6. Самцы домашних мышей разных подвидов способны распознавать обонятельные

сигналы как кон-, так и гетерспецифических самок. Запах мочи *M.m.wagneri* отличается от других подвидов (*M.m.musculus* и *M.m.gansuensis*).

7. Особенности полового поведения особей подвида *M.m.wagneri* соответствуют стереотипу, характерному для синантропных видов домашних мышей.

8. Домовые мыши из зоны гибридизации Закавказья характеризуются высокими показателями размножения в условиях лаборатории и высокой молекулярно-генетической изменчивостью по данным полиморфизма контрольного региона (D-петли) мтДНК.

9. Домовые мыши г.Ишима обладают морфологическими особенностями, характерными как для *M.musculus*, так и *M.domesticus*. В ходе проведения лабораторных скрещиваний у самцов установлено понижение фертильности. В естественных условиях существуют механизмы, компенсирующие пониженную фертильность самцов, поскольку популяции домашних мышей г. Ишима характеризуются высокой численностью.

### **Список работ, опубликованных по теме диссертации**

#### Статьи в рецензируемых журналах и других изданиях из списка ВАК

1. Котенкова Е. В., Мальцев А. Н. Межвидовые взаимоотношения домашних мышей и их роль в эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. №10. С. 306-318.

2. Maltsev A. N. Role of Invasions in formation of house mice population of Ishim and their taxonomic evaluation // Russian Journal of Biological Invasions. 2011. V. 2. №4. P. 245-249.

3. Мальцев А. Н. Особенности экологии городских популяций домашних мышей (на примере г. Ишима) // Поволжский экологический журнал. 2011. №1. С. 93-97.

#### Статьи в сборниках

4. Мальцев А. Н. Молекулярно-генетическая изменчивость подвидов домашней мыши *Mus musculus* по данным исследования полиморфизма контрольного региона мтДНК // Интеллектуальный потенциал XXI века: ступени познания: Сборник материалов VII Международной студенческой научно-практической конференции / Под общ. ред. С.С. Чернова. Новосибирск: Издательство НГТУ, 2011. С. 12-18.

5. Мальцев А. Н. Анализ ишимской популяции домашней мыши (*Mus musculus*) // Студенты вуза - школе. Межвузовский сборник студенческих научных работ. Ишим: Изд-во ИГПИ им.П.П. Ершова, 2006. С. 182-187.

6. Мальцев А. Н. Краниологическая изменчивость ишимской элементарной популяции домашней мыши // Материалы студенческой научной конференции «Проблемы естественно-математического образования в исследованиях профессионально ориентированной личности». Соликамск: Изд-во СГПИ, 2008. С. 292-298.

7. Мальцев А. Н. Таксономическая оценка популяций домовых мышей г.Ишима на основании особенностей фенотипа // *Divertisitatea, valorificarea ratională și protecția lumii animale: Simpoz. intern. Ch.: I.E.Stiinta*, 2009. P. 63-65.
8. Мальцев А. Н. Оценка плодовитости и качества спермы у домовых мышей из зоны гибридизации в Закавказье // *Материалы конференции «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых»*. М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 200-205.

#### Тезисы докладов

9. Мальцев А. Н. Динамика численности «институтской» элементарной популяции домового мыши (*Mus musculus*) // *Материалы XI Международной научной школы-конференции студентов и молодых учёных «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий»*. Абакан: Изд-во ХГУ им. Н.Ф. Катанова, 2006. Т. 1. С. 93-94.
10. Мальцев А. Н. Краниометрическая изменчивость ишимской элементарной популяции домового мыши // *Материалы XI Международной научной школы-конференции студентов и молодых учёных «Экология Южной Сибири и сопредельных территорий»*, Абакан: ХГУ им.Н.Ф.Катанова, 2007. С. 108.
11. Мальцев А. Н. Динамика численности и половозрастная структура «институтской» элементарной популяции *Mus musculus* (L.) // *Материалы студенческой научной конференции с международным участием «Студенты вуза – школе»*: Ишим: Изд-во ИГПИ им. П.П. Ершова, 2008. С. 18-19.
12. Мальцев А. Н. Динамика численности ишимской элементарной популяции домового мыши (*Mus musculus*) // *Материалы XLVI Международной научной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс»*. Новосибирск, 2008. С. 35-36.
13. Мальцев А. Н. Оценка фертильности самцов домовых мышей из зоны гибридизации в Закавказье // *Материалы конференции «Целостность вида у млекопитающих. Изолирующие барьеры и гибридизация»*. М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК, 2010. С. 57.
14. Мальцев А. Н., Котенкова Е.В. Реакция самцов *Mus musculus wagneri* на обонятельные сигналы самок своего и других подвидов *Mus musculus* L., 1758 // *Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий»*. М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 299.
15. Maltcev A. N. Evaluation of fertility in males of the house mice from the Transcaucasian hybrid zone // 7<sup>th</sup> International Congress of Systematic and Evolutionary Biology «Biosystematics». Abstracts. Berlin, Germany, 21-27 February, 2011. P. 239.