

УДК 569.323.4:591.5

ОЛЬФАКТОРНОЕ СИГНАЛЬНОЕ ПОЛЕ СИНАНТРОПНЫХ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ КАК ФАКТОР, ОКАЗЫВАЮЩИЙ ВЛИЯНИЕ НА ФОРМИРОВАНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В ПОСТРОЙКАХ

Ю. А. Баженов¹, Н. К. Караман², А. А. Шепелев³,
О. В. Осипова⁴, Е. В. Котенкова⁴

¹ Государственный природный биосферный заповедник «Даурский»
Россия, 674480, Забайкальский край, с. Нижний Цасучей, Комсомольская, 76

² Институт зоологии АН Молдовы

Республика Молдова, MD 2028, Кишинёв, Академическая, 1

³ Государственный природный заповедник «Приволжская лесостепь»
Россия, 440031, Пенза, Окружная, 12А

⁴ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33

E-mail: evkotenkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 04.02.13 г.

Ольфакторное сигнальное поле синантропных домовых мышей как фактор, оказывающий влияние на формирование видового состава населения грызунов в постройках. – Баженов Ю. А., Караман Н. К., Шепелев А. А., Осипова О. В., Котенкова Е. В. – Исследование реакции экзантропного вида *Myodes glareolus* и факультативно синантропного *Microtus levis* в Y-образном лабиринте на запах мочи синантропного вида *Mus musculus* показало инстинктивное избегание полёвками запаха мышей. Мыши, напротив, дольше находились в отсеке с запахом полёвок. Избегание полёвками запаха синантропных мышей проявлялось сильнее, чем избегание других незнакомых запахов – мочи кролика и экзантропной курганчиковой мыши (*Mus spicilegus*). Предполагается, что резкий запах синантропных мышей является адаптацией, направленной на удержание и защиту от других видов грызунов особой экологической ниши – человеческих построек.

Ключевые слова: *Mus musculus*, *Myodes glareolus*, *Microtus levis*, ольфакторные сигналы, конкуренция, синантропные виды.

Olfactory environment of commensal house mice as a factor that affects the formation of the species composition of the population of rodents in buildings. – Bazhenov Yu. A., Caraman N. K., Shepelev A. A., Osipova O. V., and Kotenkova E. V. – It was demonstrated that in Y-maze individuals of outdoor species *Myodes glareolus* and facultative synanthropic species *Microtus levis* avoided the urine odor of commensal *Mus musculus*. On the contrary mice stayed longer in the maze compartment with the odor of voles. The level of avoidance of commensal mice odor was higher than the other strange odors (urine of rabbit or outdoor mouse *Mus spicilegus*). It is assumed that the sharp smell of commensal mice is an adaptation designed to hold and protect against other species of rodents a particular ecological niche – the human buildings.

Key words: *Mus musculus*, *Myodes glareolus*, *Microtus levis*, olfactory cues, competition, species.

ВВЕДЕНИЕ

Рядом исследований показано, что в природе межвидовые взаимоотношения грызунов, в том числе конкуренция, могут оказывать влияние на формирование ви-

дового состава населения и характер распределения видов в определенном местообитании, причем при определенных условиях наиболее конкурентоспособный вид может вытеснять менее конкурентоспособный (Гаузе, 1935, 2002). Некоторые механизмы конкуренции и, в частности, роль поведения в межвидовых взаимоотношениях в настоящее время исследованы недостаточно.

Надвидовой комплекс *Mus musculus* sensu lato включает в себя две дивергентные группы: синантропных (*Mus musculus* L., 1758; *M. domesticus* Schwarz et Schwarz, 1943; *M. castaneus* Waterhouse, 1842) и экзoантропных (*M. spicilegus* Petenyi, 1882; *M. macedonicus* Petrov et Ruzic, 1983; *M. spretus* Lataste, 1883) видов (Boursot et al., 1993). В отличие от экзoантропных, синантропные виды домовых мышей обладают уникальным сочетанием морфологических, эколого-физиологических и этологических адаптаций, в совокупности обеспечивающих их успешное обитание рядом с человеком, в том числе и в современных мегаполисах (Котенкова, Мунтяну, 2007). Не встречающееся у других видов сочетание адаптивных особенностей превратило этих животных в самые «инвазийные» виды мировой фауны, широко расселившиеся по всему земному шару вместе с людьми. Большой научный интерес представляет вопрос: чем обусловлен такой успех домовых мышей как «настоящих синантропов» по сравнению с другими видами грызунов? Как отмечает В. В. Кучерук (1988), более 20 видов грызунов, обитающих в населенных пунктах на территории бывшего СССР, в той или иной степени склонны к синантропии. Однако домовые мыши препятствуют проникновению других видов грызунов на занятую ими территорию (Краснов, Хохлова, 1988; Краснов и др., 1990; Sheppe, 1967). Есть данные, что при отсутствии домовых мышей человеческие строения активно заселяются различными видами грызунов (Рыльников, 1977; Кузиков и др., 1979), но при наличии оседлых группировок представителей этого вида лесные мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) и рыжие полёвки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) лишь эпизодически встречаются в строениях (Краснов, Хохлова, 1988, 1989). Для изучения механизмов вытеснения домовыми мышами других видов грызунов проводили парные ссаживания домовых мышей с лесными мышами и рыжими полёвками в разных сочетаниях. Оказалось, что на освоенной территории самцы домовых мышей проявляли агрессивное поведение по отношению к самцам и самкам рыжих полёвок, т. е. они способны изгонять их со своей территории (Краснов, Хохлова, 1988). На нейтральной и освоенной полёвками территории резкого проявления агрессии со стороны домовых мышей не отмечено, тем не менее, полёвки избегали контактов с домовыми мышами. Таким образом, механизмом, препятствующим заселению построек экзoантропными видами грызунов, может служить прямая агрессия со стороны домовых мышей (Краснов, Хохлова, 1988). Этот вывод был подтвержден и наблюдениями за стабильными группировками домовых мышей, обитающими в помещении площадью 20 м². Все представители своего и других видов (лесные мыши, рыжие полёвки, джунгарские хомячки – *Phodopus sungorus* Pallas, 1773; полёвки-экономки – *Microtus oeconomus* Pallas, 1776) погибали в течение нескольких суток после подсаживания на территорию, занятую стабильной группировкой домовых мышей, в результате агрессии со стороны резидентов. Максимальную агрессивность проявлял доминантный самец. Погибали

также все самостоятельно проникшие на территорию домовых мышей мелкие грызуны. Эти данные подтверждены и прямыми наблюдениями в естественных условиях. Так, А. Г. Банников (1954) пишет, что в домах г. Улан-Батор неоднократно наблюдал нападения домовых мышей в домах на более крупных барабинских хомячков (*Cricetulus barabensis* Pallas, 1773), которые всегда оказывались побежденными. Таким образом, наличие в строении стабильной группировки домовых мышей служит надежной гарантией от проникновения в него других видов грызунов (Краснов и др., 1990). Сходные данные известны и для другого синантропного вида *M. domesticus*. В Британской Колумбии было показано, что численность в постройках этого вида и численность оленьего хомячка (*Peromyscus maniculatus* Wagner, 1845) связаны обратной зависимостью (Sheppe, 1967).

Синантропные виды домовых мышей в отличие от экзoантропных обладают резким запахом, который в результате концентрации в закрытых помещениях сразу ощущается людьми, сигнализируя о наличии представителей этого вида. С позиций концепции сигнального поля, разработанной Н. П. Наумовым (1971, 1973, 1977), в помещениях формируется ольфакторное сигнальное поле, которое обеспечивает «направленную передачу информации» между особями в популяции и между популяциями в биоценозе, создавая структуру и повышая устойчивость надорганизменных систем, при этом «имеет разное информационное содержание даже для рядом живущих видов». Люди оценивают запах домовых мышей как «неприятный», в то время как запах экзoантропного вида *M. spicilegus* испытываемые характеризуют как «неприятный, но мягкий», «нейтральный», а в ряде случаев «приятный» или «ароматный» (Котенкова и др., 2012). Сильный запах выдает присутствие мышей не только людям, но и хищникам, и по этой причине эволюционно не выгоден. В то же время это означает, что признак не является нейтральным и, скорее всего, должен быть полезен его носителям по другой причине. Высказывалось предположение, что наличие резкого запаха могло закрепиться в ходе эволюции как способ подавления размножения других видов грызунов (Котенкова, 2006). В экспериментальных условиях было показано, что фертильность впервые спарившихся с самцами самок восточноевропейской полёвки (*Microtus levis* Miller, 1908) – вида, склонного к факультативной синантропии, снижается при экспозиции запаха синантропных видов домовых мышей (Котенкова, 2006; Котенкова, Осадчук, 2009).

Целью работы была проверка предположения о значимости резкого запаха мочи синантропных домовых мышей как одной из адаптаций, направленных на удержание и защиту от других видов грызунов созданной человеком особой экологической ниши – построек. Задачи исследований состояли в сравнительном изучении реакции гемисинантропного (восточноевропейская полёвка) и экзoантропного (рыжая полёвка) видов на запах синантропного вида – домовой мыши (*M. musculus*); реакции представителей этого синантропного вида на запах гемисинантропного – восточноевропейской полёвки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на научно-экспериментальной базе «Черноголовка» Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Используются

животные лабораторного разведения: ранее не размножавшиеся восточноевропейские и рыжие полёвки, синантропные домовые мыши (*M. musculus*). Особи каждого из видов содержались в изолированных помещениях в отсутствие представителей других видов и их запахов. Число экспериментальных зверьков, предъявляемые запахи, число проведенных экспериментов указаны в табл. 1, 2. Рыжие полёвки использовались в эксперименте по одному разу. Одни и те же особи восточноевропейской полёвки использовались в разных сериях экспериментов, но только по одному разу в каждой серии.

Опыты проводили в У-образном лабиринте, который был изготовлен из оргстекла и состоял из камеры и двух рукавов. Рукава и стартовый отсек камеры имели съемные крышки. Стартовый отсек был отделен перегородкой. Для более комфортного пребывания животных в лабиринте дно посыпали очень тонким слоем чистых сухих опилок. За сутки до эксперимента каждое животное помещали в пустой лабиринт на 2 ч для привыкания. Перед началом опыта в один рукав на пол и опилки наносили 0.5 – 0.6 мл мочи вида-донора, а в другой контрольный – 0.5 – 0.6 мл воды, либо мочи другого вида-донора. Предъявление запахов в рукавах лабиринта чередовали случайно. Затем животное-реципиента помещали в стартовый отсек лабиринта, где зверек находился в течение 5 мин. После этого открывали перегородку, выпуская его в основную камеру. С этого момента начинался непосредственно эксперимент, длившийся 20 мин. Эксперименты проводили в часы активности животных (для полёвок – утром с 9 до 12 ч; для мышей – вечером с 23 до 2 ч).

Мочу для экспериментов собирали в чашки Петри при взятии животных-доноров в руки или при высаживании их в специальные клетки из сетки (12×6×6 мм), под которые ставили чашки Петри. Мочу от пяти животных (2 самцов и 3 самок) сливали в одну пробирку, имитируя запах семейной группы. Свежесобранную мочу замораживали, а размораживали лишь перед началом эксперимента. В качестве доноров использовано 12 самцов и 8 самок *M. musculus*, 5 самцов и 6 самок *M. spicilegus*, 1 самец *Oryctolagus cuniculus* L., 1758 (в этом случае в лабиринте предъявляли мочу от одного животного).

Все эксперименты записывались на цифровую видеокамеру в отсутствие экспериментатора. Результаты экспериментов обработаны с помощью компьютерных программ «The Observer VideoPro» и «AVSVideoConverter». Регистрировали время, проведенное зверьком в каждом из рукавов камеры, а также число заходов в рукава. Полученные результаты были обработаны с помощью программы «StatSoftStatistica» с использованием непараметрического критерия Вилкоксона для сопряженных пар отдельно за 10 и 20 мин опыта. Такая обработка была связана с особенностями поведения животных. Дело в том, что одни особи наиболее активно реагировали на запахи и перемещались по лабиринту в течение первых 10 мин опыта, после чего выбирали какое-то укромное место, например, стартовую камеру, и сидели в ней. Другие особи могли оставаться в стартовой камере в течение первых 7 – 10 мин опыта и были наиболее активны в течение следующих 10 мин.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты экспериментов приведены в табл. 1, 2. В таблицы включены результаты лишь тех опытов, в которых животные заходили в оба рукава лабиринта за 20 (см. табл. 1) и 10 мин (см. табл. 2) эксперимента соответственно. Во всех случаях без исключения наблюдалось значительно более длительное общее время пребывания (и соответственно среднее) восточноевропейских и рыжих полёвок в рукаве лабиринта без запаха мышей. Однако достоверные различия во времени их нахождения в рукавах лабиринта за 20 мин опыта получены только в случае объединения данных для самцов и самок, а для рыжих полёвок – и за первые 10 мин опыта.

Таблица 1

Реакция грызунов на запахи других видов за 20 мин эксперимента в лабиринте

Реципиенты запаха	Число опытов	Предъявляемые запахи в рукавах лабиринта	Время нахождения в рукаве лабиринта с запахом (общее/среднее), с	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>Microtus levis</i> ♀♀(n = 16) + ♂♂ (n = 7)	23	<i>Mus musculus</i> Без запаха	5049 (220±61) 10013 (435±44)	$T=56.00$; $Z=2.49$; $P=0.013^*$
<i>Microtus levis</i> ♀♀ (n = 8) + ♂♂ (n = 5)	13	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	3834 (295±112) 10852 (835±171)	$T=14.00$; $Z=2.20$; $P=0.03^*$
<i>Microtus levis</i> ♂♂	6	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	451 (75±12) 3262 (544±157)	$T=0.00$; $Z=2.20$; $P=0.03^*$
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	То же	2447 (306±104) 5005 (626±138)	$T=9.00$; $Z=1.26$; $P=0.21$
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	14	«	2898 (207±65) 8267 (591±97)	$T=16.00$; $Z=2.29$; $P=0.02^*$
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	15	<i>Mus musculus</i> Без запаха	2640 (176±57) 6693 (446±105)	$T=29.00$; $Z=1.76$; $P=0.08$
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	23	То же	4077 (177±34) 5463 (238±38)	$T=85.00$; $Z=1.35$; $P=0.18$
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	38	«	6717 (177±29) 12156 (320±49)	$T=201.00$; $Z=2.27$; $P=0.02^*$
<i>Mus musculus</i> ♂♂	11	<i>Microtus levis</i> Без запаха	3610 (328±77) 1886 (171±33)	$T=16.00$; $Z=1.51$; $P=0.13$
<i>Mus musculus</i> ♀♀	8	То же	2478 (310±64) 1825 (228±40)	$T=12.00$; $Z=0.84$; $P=0.40$
<i>Mus musculus</i> ♀♀+♂♂	19	«	6088 (320±51) 3711 (195±26)	$T=51.00$; $Z=1.77$; $P=0.08$

* Различия статистически достоверны.

Аналогичные результаты получены для восточноевропейских полёвок по отношению к запаху экзoантропоного вида – курганчиковой мыши (в опытах с водой в качестве контроля). В то же время полёвки этого вида в большей степени избегали запах именно синантропных мышей по сравнению с экзoантропными, что проявилось при одновременном предъявлении двух запахов в разных рукавах лабиринта. При этом за 20 мин опыта достоверные результаты получены при объединении данных для самцов и самок, а за первые 10 мин опыта данные достоверны как для самцов, так и самок, а также при объединении данных. Сходным образом

рыжие полёвки предпочитали дольше находиться в рукаве лабиринта с мочой кролика, чем с мочой синантропных мышей. При этом достоверные различия получены за 20 мин опыта при объединении данных для самцов и самок, а за 10 мин – только для самцов.

Таблица 2

Реакция грызунов на запахи других видов за первые 10 мин эксперимента в лабиринте

Реципиенты запаха	Число опытов	Предъявляемые запахи в рукавах лабиринта	Время нахождения в рукаве лабиринта с запахом (общее/среднее), с	Достоверность различий по критерию Вилкоксона для сопряженных пар
<i>Microtus levis</i> ♀♀(n = 17) + ♂♂ (n = 7)	24	<i>Mus musculus</i> Без запаха	3581 (149±22) 4776 (199±27)	$T=80.00$; $Z=0.93$; $P=0.35$
<i>Microtus levis</i> ♀♀(n = 16) + ♂♂ (n = 7)	13	<i>Mus spicilegus</i> Без запаха	2043 (157±46) 3297 (254±51)	$T=31.00$; $Z=1.01$; $P=0.31$
<i>Microtus levis</i> ♂♂	6	<i>Mus musculus</i> <i>Mus spicilegus</i>	323 (54±9) 1472 (245±47)	$T=0.00$; $Z=2.20$; $P=0.03^*$
<i>Microtus levis</i> ♀♀	8	То же	668 (84±22) 2804 (351±58)	$T=1.00$; $Z=2.38$; $P=0.02^*$
<i>Microtus levis</i> ♀♀+♂♂	14	«	991 (71±13) 4276 (305±39)	$T=1.00$; $Z=3.11$; $P=0.002^*$
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	11	<i>Mus musculus</i> Без запаха	2582 (235±59) 1078 (98±33)	$T=9.00$; $Z=2.13$; $P=0.03^*$
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	13	То же	855 (66±16) 1560 (120±26)	$T=23.00$; $Z=1.57$; $P=0.12$
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	24	«	1933 (81±17) 4142 (173±31)	$T=12.00$; $Z=2.34$; $P=0.02^*$
<i>Myodes glareolus</i> ♂♂	9	<i>Mus musculus</i> <i>Oryctolagus cuniculus</i>	770 (86±25) 2050 (228±47)	$T=3.00$; $Z=2.31$; $P=0.02^*$
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀	9	То же	669 (74±34) 1158 (129±40)	$T=9.00$; $Z=1.60$; $P=0.11$
<i>Myodes glareolus</i> ♀♀+♂♂	18	«	1439 (80±21) 3208 (178±32)	$T=18.50$; $Z=1.89$; $P=0.06$
<i>Mus musculus</i> ♂♂	11	<i>Microtus levis</i> Без запаха	1410 (128±36) 1176 (107±23)	$T=27.50$; $Z=0.49$; $P=0.62$
<i>Mus musculus</i> ♀♀	8	То же	1156 (145±31) 862 (108±13)	$T=12.00$; $Z=0.84$; $P=0.40$
<i>Mus musculus</i> ♀♀+♂♂	19	«	2566 (135±24) 2038 (107±14)	$T=69.50$; $Z=1.03$; $P=0.30$

* Различия статистически достоверны.

Следует отметить, что в ряде вариантов предъявления запахов самцы рыжей полёвки в большей степени, чем самки, проявляли избегание. Так, в первые 10 мин опыта достоверное избегание мочи синантропных видов мышей по сравнению с водой, а также и мочой кролика, проявилось у самцов, но не у самок этого вида. Мы не приводим данные о числе заходов животных в рукава, так как по этому показателю статистически достоверных различий выявлено не было.

В эксперименте с предъявлением запаха восточноевропейской полевки домовым мышам (см. табл. 1, 2) статистически достоверных различий во времени нахождения в рукавах лабиринта с запахом и без запаха не обнаружено. В целом же

наблюдается в среднем более длительное нахождение мышей в рукаве с запахом полёвок (как самок, так и самцов; как за 10, так и за 20 минут). То есть поведение мышей впервые столкнувшихся с запахом незнакомого ранее вида грызунов отличается от поведения восточноевропейской и рыжей полёвок в аналогичной ситуации.

Таким образом, для представителей гемисинантропного вида грызунов, восточноевропейской полёвки, оказались репеллентными как запах синантропных, так и экзoантропных курганчиковых мышей. По-видимому, это связано с избеганием ими любого нового запаха, но степень выраженности этой реакции в ответ на запах синантропных домовых мышей проявлялась гораздо сильнее. Представители экзoантропного вида – рыжей полёвки – также избегали запах синантропных домовых мышей.

Поскольку синантропные виды домовых мышей вытесняют другие виды грызунов из строений в результате проявляемой агрессии (Котенкова, Мальцев, 2010), резкий запах первых может оказаться своего рода предупреждающим. Сам по себе резкий мышиный запах не является препятствием для вселения других видов в занятые представителями *M. musculus* постройки, но подкрепленный физическим воздействием может быть своего рода предостерегающим, или апосематическим запахом.

По-видимому, конкурент домовых мышей может запомнить этот ольфакторный сигнал в его связи с донором и в дальнейшем избегать как самих мышей, так и их запах. Избегание уменьшает риск встречи представителей других видов мелких грызунов с синантропными домовыми мышами в постройках человека, которая может привести даже к гибели первых (Краснов, Хохлова, 1988; Краснов и др., 1990). Для мышей следствием попыток вселения представителей других видов грызунов на занятую ими территорию могут быть лишние энергозатраты на их вытеснение, а, вероятно, в некоторых случаях и физические ранения. Наши данные также показывают, что избегание предостерегающего запаха синантропных мышей является врожденным.

Таким образом, нами показано, что гемисинантропный (восточноевропейская полёвка) и экзoантропный (рыжая полёвка) вид избегают запах синантропных домовых мышей в большей степени, чем запах экзoантропной курганчиковой мыши или кролика.

Мы предполагаем, что резкий запах мочи синантропных домовых мышей является адаптацией, направленной на удержание и защиту от других видов грызунов созданной человеком особой экологической ниши – построек, являясь предупреждающим (апосематическим) запахом по отношению к конкурентам.

Химический анализ показал существенные различия в составе мочи домовых и курганчиковых мышей, причем резкий запах мочи синантропных видов определяется в значительной степени наличием серосодержащих соединений (Mucignat-Caretta et al., 2010). Моча курганчиковой мыши (*M. spicilegus*) содержит уникальный компонент кумарин, который, по мнению исследователей, может служить метаболическим маркером данного вида, а ряд неприятно пахнущих серосодержащих компонентов в их моче отсутствуют, либо содержатся в очень низких концентрациях (Soini et al., 2009). Помимо легколетучих серосодержащих соединений в моче мышей содержится более 30 малолетучих сульфат стероидов, которые мо-

гут выполнять феромональные функции (Nodari et al., 2008). В связи с этим можно провести аналогию с влиянием запаха хищников на поведение и размножение грызунов. В условиях лаборатории показано, что у целого ряда видов млекопитающих запах хищника вызывает врожденную реакцию страха, что позволяет использовать синтетические аналоги компонентов выделений плотоядных в практических целях как репелленты (Lindgren et al., 1995). Запах хищников оказывает подавляющее влияние на размножение грызунов за счет снижения числа детенышей в помете, сдвига соотношения полов в сторону самцов, нарушения эструсовых циклов и материнского поведения (Voznessenskaya et al., 1994, 2004, 2005). Примечательно то, что экспозиция беременным самкам домашних мышей серосодержащего предшественника феромона мочи домашних кошек фелинина и его производного меркаптана достоверно снижает размер выводка и изменяет соотношение полов в них в пользу самцов (Клинов и др., 2012). Таким образом, можно предположить, что именно серосодержащие компоненты мочи синантропных видов домашних мышей могут вызывать реакцию избегания и оказывать влияние на размножение других видов грызунов. Безусловно, это предположение нуждается в дополнительной экспериментальной проверке.

Возвращаясь к проблеме межвидовых взаимоотношений, следует отметить, что на основании анализа целого ряда данных высказано предположение, согласно которому представители синантропных видов домашних мышей доминируют при прямых контактах с представителями других склонных к синантропии видов именно в постройках человека, препятствуя их заселению этими видами (Котенкова, Мальцев, 2010). В наших опытах представители *M. musculus* не проявляли избегания запаха восточноевропейских полёвок, несмотря на то, что, как показывают наблюдения, проведенные в вольерах и на островах, в открытых местообитаниях, домовые мыши практически всегда уступают другим видам грызунов и оказываются менее конкурентоспособными. Дело в том, что в этих условиях конкурентные отношения определяются не столько поведенческими взаимодействиями, сколько иными причинами (успешностью конкуренции за корм, отношению к погодным условиям, способностью рыть норы и т.п.) (см. обзор – Котенкова, Мальцев, 2010). Вероятно, в открытых местообитаниях запахи не могут быть настолько концентрированными, как в закрытых помещениях, и вряд ли могут оказывать существенное влияние на размножение других видов.

Таким образом, можно предположить, что создаваемое семей домовой мышей ольфакторное сигнальное поле может до определенной степени препятствовать заселению строений другими видами грызунов. В настоящее время достаточно сложно оценить степень его воздействия на разные виды, что может быть предметом дальнейшего изучения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 11-04-90815 моб_ст, 12-04-90819 мол_рф_нр).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Банников А. Г. Млекопитающие Монгольской народной республики. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1954. 669 с.

Гаузе Г. Ф. Исследования над борьбой за существование в смешанных популяциях // Зоол. журн. 1935. Т. 14, № 2. С. 243 – 270.

Гаузе Г. Ф. Борьба за существование / Ин-т компьютерных исследований. Ижевск, 2002. 160 с.

Клинов А. Б., Маланиншина Т. В., Вознесенская В. В. Влияние феромона кошачьих и его предшественника L-фелинина на репродукцию домовых мышей : этологические и физиологические механизмы // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых : тез. докл. 5-й конф. молодых ученых. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 25.

Котенкова Е. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Популяционная экология животных : материалы Междунар. конф. «Проблемы популяционной экологии животных» / под ред. Н. С. Московитиной, М. П. Мошкина, Л. П. Агулова, В. Н. Куранова, Н. Г. Сучкова, Н. П. Большакова. Томск : Изд-во Томск. гос. ун-та, 2006. С. 304 – 305.

Котенкова Е. В., Мальцев А. Н. Межвидовые отношения домовых мышей и их роль в эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* // Успехи соврем. биол. 2010. Т. 130, № 3. С. 306 – 318.

Котенкова Е. В., Мунтяну А. И. Феномен синантропии : адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus s.l.* // Успехи соврем. биол. 2007. Т. 127, № 5. С. 525 – 539.

Котенкова Е. В., Осадчук Л. В. Влияние запаха синантропных домовых мышей на размножение восточноевропейской полевки *Microtus rossiaemeridionalis* // Докл. РАН. 2009. Т. 426, № 2. С. 283 – 285.

Котенкова Е. В., Стахеев В. В., Мальцев А. Н. Дивергенция обонятельных сигналов подвидов домовой мыши *Mus musculus* // V Всерос. конф. по поведению животных : сб. тез. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 100.

Краснов Б. Р., Смирин Ю. М., Шилова С. А. Домовая мышь как фактор, препятствующий заселению строений другими видами грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, № 5. С. 30 – 37.

Краснов Б. Р., Хохлова И. С. Взаимоотношения синантропных и диких грызунов в сельских населенных пунктах и последствия мероприятий по контролю численности // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 4. С. 600 – 609.

Краснов Б. Р., Хохлова И. С. Лабильность пространственно-этологической структуры группировок домовой мыши как стратегия адаптации к условиям внешней среды // Домовая мышь / под ред. В. Е. Соколова, Е. В. Котенковой, Б. Р. Краснова, Н. Н. Мешковой / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных АН СССР. М., 1989. С. 223 – 235.

Кузиков И. В., Ковалевский Ю. В., Липаев В. М., Чипанин В. И., Митейко В. Ф., Волков В. И., Долгих А. М., Беляева Н. С. Мелкие млекопитающие Амуро-Буреинского участка БАМа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, № 2. С. 3 – 14.

Кучерук В. В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // Общая и региональная териогеография / под ред. А. Г. Воронова. М. : Наука, 1988. С. 165 – 237.

Наумов Н. П. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 6. С. 651 – 666.

Наумов Н. П. Сигнальные (биологические) поля и их значения для животных // Журн. общ. биологии. 1973. Т. 34, № 6. С. 808 – 817.

Наумов Н. П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии / под ред. В. Е. Соколова. М. : Наука, 1977. С. 93 – 110.

Рыльников В. А. Возможность синантропизации красной полевки в местах первичного освоения тайги // Проблемы дезинфекции и стерилизации : материалы симп. : в 2 ч. М. : Минздрав СССР, 1977. Ч. 2. С. 94.

Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. The evolution of house mice // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1993. Vol. 24. P. 119 – 152.

Lindgren P. M. F., Sullivan T. P., Crump D. R. Review of synthetic predator odor semiochemicals as repellents for wildlife management in the Pacific Northwest // *National Wildlife Research Center Repellents Conference / Univ. of Nebraska. Lincoln*, 1995. P. 217 – 320.

Mucignat-Caretta C., Redaelli M., Orsetti A., Perriat-Sanguinet M., Zagotto G., Ganem G. Urinary volatile molecules vary in males of the two European subspecies of the house mouse and their hybrids // *Chem. Senses*. 2010. Vol. 35, № 8. P. 647 – 654.

Nodari F., Hsu F.-F., Fu X., Holekamp T. F., Kao L.-F., Turk J., Holy T. E. Sulfated steroids as natural ligands of mouse pheromone-sensing neurons // *J. Neurosci.* 2008. Vol. 28, № 25. P. 6407 – 6418.

Sheppe W. Habitat restriction by competitive exclusion in the mice *Peromyscus* and *Mus* // *Can. Field. Natur.* 1967. Vol. 81, № 2. P. 81 – 98.

Soini H. A., Wiesler D., Koyama S., Féron C., Baudoin C., Novotny M. V. Comparison of urinary scents of two related mouse species : *Mus spicilegus* and *Mus domesticus* // *J. Chem. Ecol.* 2009. Vol. 35, № 5. P. 580 – 589.

Voznessenskaya V. V., Wysocki C. J., Zinkevich E. P. Regulation of the rat estrous cycle by predator odors : role of vomeronasal organ // *Chemical Signals in Vertebrates 6 / eds. R. L. Doty, D. Muller-Schwarze. New York : Plenum Press*, 1994. P. 281 – 284.

Voznessenskaya V. V., Naidenko S. V., Feoktistova N. Yu., Krivomazov G. J., Miller L. A., Clark L. Predator odours as reproductive inhibitors for Norway rats // *Rats, Mice and People : Rodent Biology and Management. ACIAR Monographs. Canberra*, 2004. P. 151 – 154.

Voznessenskaya V. V., Makarova A. M., Voznesenskaia A. E., Clark L. The influence of predator odors on maternal behavior in mice // *Abstracts of 29-th Intern. Conference of Association for Chemoreception Sciences. Sarasota, USA*, 2005. P. 109.