

УДК 599.323.45

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ И ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ ДОМОВЫХ (*MUS MUSCULUS WAGNERI*) И КУРГАНЧИКОВЫХ (*MUS SPICILEGUS*) МЫШЕЙ: ВЛИЯНИЕ РАННЕГО ОПЫТА И МАТЕРИНСКОЙ СРЕДЫ

© 2022 г. А. В. Амбарян^а, М. В. Некрасова^а, Е. В. Котенкова^{а, *}

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, 119071 Россия

*e-mail: evkotenkova@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.01.2021 г.

После доработки 06.02.2021 г.

Принята к публикации 13.02.2021 г.

Перекрестное перекладывание детенышей было использовано в качестве метода для оценки влияния раннего опыта и материнской среды на успех размножения и плодовитость в кон- и гетероспецифичных парах у двух видов мышей: домовый (*M. m. wagneri*) и курганчиковый (*M. spicilegus*). При экспериментальной гибридизации этих видов успех размножения зависел как от видовой принадлежности воспитавшей их самки (кон- или гетероспецифичная самка-воспитатель). Было обнаружено, что интенсивность размножения (отношение размножившихся пар к не размножившимся) в смешанных парах домовых и курганчиковых мышей ниже, чем в контрольных, состоящих из представителей одного вида. Показано, что в разных вариантах скрещиваний (как в кон-, так и в гетероспецифичных) доля детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, достоверно выше в парах, в которых хотя бы один из партнеров воспитан самкой другого вида. Причиной этого может быть несоответствие родительского поведения видоспецифическому родительскому поведению, что нарушает взаимодействие между воспитателями и детенышами. Это может вызывать увеличение смертности детенышей. Исследование показало важность раннего постнатального социального опыта (постнатального социального онтогенеза) и материнской среды в формировании видоспецифических паттернов поведения у взрослых особей близкородственных видов домовых мышей.

Ключевые слова: перекрестное воспитание, эволюция, размножение, смертность, *Mus musculus* s. l.

DOI: 10.31857/S0044513422020027

Согласно биологической концепции вида в основе видообразования лежит формирование репродуктивной изоляции между близкородственными формами. Функционированию и формированию в процессе эволюции механизмов репродуктивной изоляции у домовых мышей группы видов *Mus musculus* s. l. посвящен ряд исследований, в т.ч. целый цикл наших работ (Соколов и др., 1990; Kotenkova, Naidenko, 1999; Heth et al., 2001; Smadja, Ganem, 2008; Котенкова, 2014). Мы обосновали справедливость предложенной нами гипотезы, объясняющей функционирование механизмов прекопуляционной изоляции у симпатрических, т.е. достаточно надежно изолированных в природе, близкородственных видов домовых мышей (Амбарян и др., 2010; Котенкова, 2014). Следующим шагом в разработке нами этой проблемы стало исследование формирования механизмов изоляции в процессе онтогенеза и, в первую очередь, роли обучения (импринтинга, классическо-

го обусловливания), которое широко распространено у разных видов животных и может быть важно в ходе эволюционных процессов (Verzijden et al., 2012; Witte et al., 2015). Запечатление в раннем возрасте фенотипических черт (таких как зрительные, акустические, обонятельные) родителей и/или братьев и сестер приводит к тому, что животное может отличать представителей своего вида от других близкородственных видов, распознавать пол конспецифичных особей (Owens et al., 1999; Verzijden et al., 2008; Maras, Petrulis, 2008; Котенкова, 2017). Целый ряд полевых и лабораторных исследований подтвердил существенную важность различных форм научения в эволюционном процессе, их влияние на половой отбор, развитие репродуктивной изоляции, дивергенцию популяций (Laland, 1994; Owens et al., 1999; Aoki et al., 2001; Svensson et al., 2010; Verzijden et al., 2012).

Большое число работ посвящено изучению влияния раннего опыта, условий существования

и воспитания в раннем возрасте на последующее развитие, размножение, поведение у разных видов животных, включая человека (см. обзоры Sloboda et al., 2011; Котенкова и др., 2017; Громов, 2020). Особый интерес представляет вопрос о том, как эпигенетические эффекты, например импринтинг и другие формы обучения во время раннего постнатального онтогенеза, могут влиять на выбор полового партнера и предпочтения взрослых особей. Половозрелые грызуны, в том числе и представители близкородственных видов домашних мышей, обычно предпочитают в качестве половых партнеров особей-конспецификов, а также выбирают запах особей противоположного пола своего вида по сравнению с запахами гетероспецификов (см. обзор Котенкова, 2014). У большинства млекопитающих основным компонентом социальной среды в ранний период постнатального онтогенеза являются родители, в первую очередь кормящие самки. Поэтому основным подходом оценки значения раннего опыта и материнской среды на последующее формирование разных типов поведения и реакции на запахи кон- и гетероспецифичных особей (в частности, у грызунов) служит перекрестное воспитание потомства лактирующими самками разных видов. Так, в исследовании Куадагно и Бэнкс (Quadagno, Banks, 1970), которое проводилось на особях домашней мыши (*M. musculus* (L. 1758)) и северного карликового хомячка (*Bayomys taylori* (Thomas 1887)), было показано, что перекрестное воспитание между этими двумя видами оказывает влияние не только на поведенческие реакции, связанные с размножением и социальными предпочтениями, но и на ориентировочно-исследовательское поведение в открытом поле у перекрестно воспитанных особей. Этот же подход был использован и нами для исследования влияния раннего обонятельного опыта на асортативность реакции на обонятельные сигналы и модификацию нейрональных ответов в обонятельных луковицах у взрослых особей своего и близкородственного симпатрического вида у домашних и курганчиковых (*M. spicilegus* (Petenyi 1882)) мышей. Оказалось, что ранний опыт во время постнатального онтогенеза, связанный с изменением материнской среды, приводит к модификации поведенческих и нейрональных ответов на кон- и гетероспецифичные запахи взрослых особей у трех близкородственных таксонов домашних мышей. Выращенные собственными матерями самцы этих таксонов демонстрировали ярко выраженное предпочтение запаха представителей своего вида, в том числе и конспецифичных самок в состоянии эструса, по сравнению с запахом гетероспецифичных самок (Соколов и др., 1984, 1984а; Kotenkova et al., 1989), у самцов домашних и курганчиковых мышей выявлены специфические паттерны активации в сенсорном эпителии вомероназального органа и нейрональной активации в

дополнительной обонятельной луковице только в ответ на запах рецептивных самок своего, но не близкородственного вида (Вознесенская и др., 2010). Перекрестное воспитание изменяло асортативность выбора кон- и гетероспецифичных запахов у домашних и курганчиковых мышей. *M. spicilegus*, выкормленные самками *M. musculus*, предпочитали запах самок вида-воспитателя (Котенкова и др., 2018). *M. m. wagneri* (Eversmann 1848), воспитанные *M. spicilegus*, и *M. spicilegus*, выращенные *M. m. wagneri*, не проявляли предпочтения запаха самок своего или выкормившего вида. Нейрональная активация в дополнительной обонятельной луковице у самцов, воспитанных гетероспецифичными самками, была противоположной по сравнению с самцами, выкормленными конспецифичными самками (Kotenkova et al., 2019). Таким образом, материнская среда, включая запах, оказывает большее влияние на уровень МРТ сигнала в дополнительной обонятельной луковице у половозрелых самцов, чем генетическое родство реципиента и донора запаха. Воспитание самкой другого вида вызывало также достоверные изменения нейрональной активации в основной обонятельной луковице самцов. Приведенные данные доказывают наличие существенного воздействия раннего опыта на специфичность реакции на запахи половых партнеров у двух видов мышей. Влияние условий воспитания у этих видов на другие формы поведения ранее не исследовалось.

В условиях лаборатории возможна успешная гибридизация домашних (*Mus musculus musculus*) и курганчиковых мышей с получением жизнеспособных и плодовитых гибридов (самцов и самок) F₁ и F₂. При экспериментальной гибридизации интенсивность размножения и плодовитость самок в смешанных парах снижаются по сравнению с контрольными парами, состоящими из представителей одного вида (Лавренченко и др., 1994), что свидетельствует о наличии посткопуляционных механизмах изоляции.

Задача данного исследования состояла в выявлении наличия или отсутствия влияния перекрестного воспитания на последующий успех размножения у двух видов мышей: домашней (*M. m. wagneri*) и курганчиковой (*M. spicilegus*). Мы проверяли рабочую гипотезу, согласно которой воспитание самками-гетероспецификами будет оказывать более значительное влияние на последующий успех размножения перекрестно-воспитанных особей, чем воспитание приемными самками своего вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В течение 2016–2019 гг. для оценки результатов интенсивности размножения были сформированы пары (самец и самка), состоящие из пред-

ставителей одного или разных видов домовых мышей, воспитанных или собственной матерью, или другой самкой своего вида, или приемной матерью-гетероспецификом (табл. 1). Использованы домовые мыши двух таксонов: *M. m. wagneri* и *M. spicilegus*. Зверьков F₃–F₄ поколений получали от животных, отловленных в природе (*M. m. wagneri* отловлены в Астраханской обл. (46°20' с.ш., 48°0' в.д.), *M. spicilegus* – в Ростовской обл. (47°23' с.ш., 39°70' в.д.)). Перекладывание детенышей кормящим самкам другого таксона или приемным матерям своего вида (контроль) проводили в возрасте 5–6 сут. Выбор этого временного периода обоснован данными более ранних работ, в которых было показано, что чувствительный период для запечатления запахов у мышей начинается через две недели после рождения и соответствует резкому возрастанию количества дендритов в ольфакторной системе с 11-го по 20-й день онтогенеза (Hinds, Hinds, 1976; Panhuber et al., 1988; Wang et al., 1993; Voznesenskaya et al., 1995). Самцов отсаживали от самок за 2–3 дня до рождения детенышей. При этом пометы меняли местами целиком, независимо от числа детенышей и полового состава, однако в каждом из переложенных пометов были как самцы, так и самки. Детенышей содержали с самками до 4-недельного возраста в помещении, где были как домовые, так и курганчиковые мыши. Затем рассаживали, формируя однополые группы, в которых содержали молодняк до наступления половозрелости. Использовано 12 вариантов ссаживания потенциальных половых партнеров двух видов домовых мышей (табл. 1). Пары домовых мышей (самец и самка) формировали из половозрелых особей в возрасте 40 и 90 дней сроком на 3–6 мес. В случае гибели одного из партнеров в паре его заменяли новым или прерывали эксперимент для этой пары. За это время каждые 2–3 дня подсчитывали количество полученных пометов, рожденных детенышей, их смертность в течение 40 дней после рождения. Помимо этого, определяли отношение числа пар, от которых было получено потомство, к общему числу сформированных пар. Животных содержали в стандартных условиях при естественном режиме освещения в течение всего года в пластиковых кюветах размерами 265 × 180 × 420 мм с крышкой из металлической сетки. Кормом служила зерновая смесь, состоящая из семян овса и подсолнечника, специализированный комбикорм для грызунов отечественного производства, а также морковь. Воду давали ad libitum. Условия отлова и содержания животных, а также экспериментальные процедуры не нарушали правил проведения научных исследований с использованием экспериментальных животных, утвержденных распоряжением Президиума АН СССР от 2 апреля 1980 № 12000–496 и приказом Минвуза СССР от 13 сентября 1984 № 22.

При анализе данных определяли следующие пропорции: 1) количество пар, давших потомство, по отношению к общему количеству сформированных пар; 2) количество детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, по отношению к общему количеству рожденных детенышей. Полученные показатели использовали при проведении статистических межгрупповых сравнений. При обработке данных применялся тест χ^2 с попарными сравнениями пропорций с использованием процедуры Мараскуило. Валидность достоверности различий пропорций по тесту χ^2 оценивали с использованием моделирования по методу Монте-Карло. Количество статистических испытаний теста составляло 5000. Уровень значимости при попарных сравнениях $\alpha = 0.05$. При сравнении пропорций количества пар, давших потомство, по отношению к не размножившимся в анализ отбирались те варианты скрещиваний, в которых количество сформированных пар было не меньше четырех. При сравнении пропорций количества детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, в анализ отбирались те варианты скрещиваний, в которых общее количество детенышей в трех размножившихся парах было не меньше двадцати. Статистический анализ проводился в программе XLSTAT 2019 2.2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В значительном числе случаев пропорция количества размножившихся пар была достоверно выше в вариантах скрещиваний конспецифичных партнеров (тест χ^2 : статистика теста (χ^2) – 51.982, $P < 0.0001$, табл. 1–2) по сравнению с гетероспецифичными. Это справедливо для сравнений следующих вариантов скрещивания (конспецифичный вариант/гетероспецифичный(е)): самец *M. m. wagneri*, воспитанный другой самкой своего вида, х самка *M. m. wagneri* (№ 2) – (5, 9, 11); самец *M. spicilegus* х самка *M. spicilegus*, воспитанная *M. m. wagneri* (№ 10) – (5, 9, 11); самец *M. spicilegus*, воспитанный самкой *M. m. wagneri* х самка *M. spicilegus* (№ 8) – (5, 9, 11), самец *M. m. wagneri* х самка *M. m. wagneri*, воспитанная самкой *M. spicilegus* (№ 6) – (5, 9, 11), самец *M. m. wagneri* х самка *M. m. wagneri* (№ 1) – (9, 11), самец *M. m. wagneri*, воспитанный самкой *M. spicilegus* х самка *M. m. wagneri* (№ 4) – (11). Во всех вышеперечисленных гетероспецифичных вариантах скрещиваний один из половых партнеров воспитывался самкой другого вида. В одном из конспецифичных вариантов скрещиваний в сравниваемых вариантах самка, воспитавшая каждого из партнеров, была их родной матерью (№ 1). В других вариантах конспецифичных скрещиваний матерью, воспитавшей одного из партнеров, была другая конспецифичная (№ 2) или гетероспецифичная самка (№ 4, 6, 8, 10). Не найдено до-

Таблица 1. Варианты скрещивания половых партнеров разных форм домовых мышей и показатели размножения в разных вариантах скрещиваний

№	Вариант скрещивания	Число пар	Число размножившихся пар	Пропорция количества размножившихся пар, %	Количество родившихся детенышей	Количество погибших детенышей	Пропорция количества детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, %
1	♂ <i>M. m. wagneri</i> X ♀ <i>M. m. wagneri</i>	25	23	92	160	5	3.12
2	♂ <i>M. m. wagneri</i> , воспитанный чужой самкой своего вида X ♀ <i>M. m. wagneri</i>	8	8	100	186	23	12.37
3	♂ <i>M. m. wagneri</i> , воспитанный чужой самкой своего вида X ♀ <i>M. spicilegus</i>	7	2	28.57	10	0	0
4	♂ <i>M. m. wagneri</i> , воспитанный ♀ <i>M. spicilegus</i> X <i>M. m. wagneri</i>	10	8	80	124	19	15.32
5	♂ <i>M. m. wagneri</i> , воспитанный ♀ <i>M. spicilegus</i> X ♀ <i>M. spicilegus</i>	8	2	25	10	0	0
6	♂ <i>M. m. wagneri</i> X ♀ <i>M. m. wagneri</i> , воспитанная ♀ <i>M. spicilegus</i>	5	5	100	81	15	18.52
7	♂ <i>M. spicilegus</i> X ♀ <i>M. m. wagneri</i>	9	3	33.33	73	12	16.44
8	♂ <i>M. spicilegus</i> , воспитанный ♀ <i>M. m. wagneri</i> X ♀ <i>M. spicilegus</i>	5	5	100	82	43	52.44
9	♂ <i>M. spicilegus</i> , воспитанный ♀ <i>M. m. wagneri</i> X ♀ <i>M. m. wagneri</i>	9	2	22.22	4	0	0
10	♂ <i>M. spicilegus</i> X ♀ <i>M. spicilegus</i> , воспитанная <i>M. m. wagneri</i>	5	5	100	206	50	24.27
11	♂ <i>M. spicilegus</i> X ♀ <i>M. m. wagneri</i> , воспитанная <i>M. spicilegus</i>	5	0	0	0	0	0
12	♂ <i>M. spicilegus</i> , воспитанный чужой самкой своего вида X ♀ <i>M. m. wagneri</i>	4	2	50	17	0	0

стоверных различий в пропорции количества пар, давших потомство, при сравнении вариантов скрещивания *M. m. wagneri*, в которых детеныши были воспитаны либо своей матерью (№ 1), либо приемной своего вида (№ 2), а также гетероспецифичной самкой (№ 4, 6).

В трех вариантах скрещиваний, в двух из которых оба партнера воспитывались собственной матерью (1, 7), а в третьем варианте один из партнеров был воспитан собственной, а другой чужой, но конспецифичной самкой (№ 2), смертность детенышей была ниже, чем в вариантах скрещиваний, в которых один из партнеров воспитывался гетероспецифичной самкой (тест χ^2 : статистика теста (χ^2) – 98.719, $P < 0.0001$, табл. 1, 3). В частности, в варианте – 1 (конспецифичный вариант, в котором оба партнера воспитаны собственной матерью) смертность была ниже, чем в вариантах № 8 и 10, а в варианте – 7 (гетероспецифичный вариант, в котором также оба партнера воспитаны собственной матерью) смертность была ниже, чем в варианте – 8. В комбинации, в которой один из партнеров (самка) был воспитан собственной, а самец чужой, но конспецифичной матерью (№ 2) смертность была достоверно ниже, чем в варианте № 8. Таким образом, конспецифичность воспитавшей партнеров самки, причем как в конспецифичных (№ 1, 2), так и в гетероспецифичном варианте скрещиваний (№ 7) могла способствовать уменьшению смертности детенышей в первые 40 дней после рождения. Уровень смертности детенышей был максимален в варианте скрещиваний конспецифичных партнеров самец *M. spicilegus*, воспитанный самкой *M. m. wagneri* X самка *M. spicilegus* (№ 8). Сравнение с другими вариантами скрещиваний показало, что смертность в этом варианте была достоверно выше, чем в конспецифичных вариантах (4, 6, 10). Во всех этих вариантах скрещиваний один из партнеров воспитывался самкой-гетероспецификом.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мы показали, что на успех размножения при экспериментальной гибридизации двух видов домовых мышей оказывают влияние два фактора: видовая принадлежность половых партнеров (конили гетероспецифики) и условия воспитания самца и самки, т.е. выращены они были самкой своего или близкородственного вида. Рассмотрим возможные причины, приводящие к таким результатам.

Как уже отмечалось во введении, при экспериментальном принудительном скрещивании интенсивность размножения и плодовитость самок в смешанных парах домовых и курганчиковых мышей ниже, чем в контрольных, состоящих из представителей одного вида. В ранее проведен-

ных исследованиях в вариантах скрещиваний *M. musculus* и *M. spicilegus* были получены следующие результаты: при скрещивании самец *spicilegus* X самка *musculus* из 13 сформированных пар 7 дали потомство (12 пометов, 45 детенышей); самка *musculus* X самец *spicilegus* из 9 пар 3 размножились (6 пометов, 20 детенышей) (Лавренченко и др., 1994), т.е. по пропорции количества размножающихся гетероспецифичных пар эти данные вполне сопоставимы с нашими результатами. В мейозе у 4 гибридных самцов прямого и реципрокного вариантов скрещивания метафазные пластинки содержали нормальное число бивалентов ($n = 20$) (Лавренченко и др., 1994), что может указывать на нормальное протекание мейоза у гибридов. В проведенных экспериментах мы пытались выявить не только действие механизмов посткопуляционной изоляции на интенсивность размножения, но и оценить влияние на успех размножения перекрестного воспитания детенышей. Однако не было обнаружено достоверных различий в пропорции количества пар, давших потомство, при сравнении вариантов скрещивания *M. m. wagneri*, в которых использованные в опытах по экспериментальной гибридизации половые партнеры были воспитаны самкой другого вида (*M. spicilegus*), по сравнению с теми вариантами, в которых их вырастили конспецифичные самки. В наших опытах мы не обнаружили влияния раннего опыта на этот показатель у *M. m. wagneri*. Первостепенное значение имел фактор конспецифичности половых партнеров несмотря на то, что как уже отмечалось во введении, воспитание самками близкородственного вида у домовых и курганчиковых мышей может изменять поведенческие и нейрональные ответы на кон- и гетероспецифические запахи на противоположные (Котенкова и др., 2018; Kotenkova et al., 2019).

Роль видоспецифических особенностей полового поведения в репродуктивной прекопуляционной изоляции у грызунов не одинакова. Показано, что потенциальные половые партнеры, относящиеся к близкородственным видам, могут и успешно спариваться, и проявлять один по отношению к другому отдельные элементы полового поведения, иногда при спаривании наблюдается пониженная активность самцов, а в некоторых случаях из-за разницы в стереотипе поведения копуляция невозможна (Зоренко, 2013; Котенкова, 2014). Согласно результатам наших более ранних исследований по стереотипу полового поведения домовые и курганчиковые мыши существенно различаются, что может препятствовать спариванию представителей двух этих видов. Иными словами, различия полового поведения у этих видов могут служить одним из механизмов репродуктивной изоляции (Ambaryan et al., 2019). Но, как известно, при принудительной экспериментальной гибридизации скрещиваются даже

Таблица 2. Попарные сравнения пропорций количества размножившихся пар при разных комбинациях скрещиваний (процедура Мараскуило)

Сравнение вариантов скрещиваний	Значение статистики критерия	Критическое значение статистики (<i>r</i>)	Достоверность различий
1–12	0.420	1.135	Нет
2–1	0.080	0.241	Нет
2–3	0.714	0.757	Нет
2–4	0.200	0.561	Нет
2–5	0.750	0.679	Да
2–6	0.000	0.000	Нет
2–7	0.667	0.697	Нет
2–8	0.000	0.000	Нет
2–9	0.778	0.615	Да
2–10	0.000	0.000	Нет
2–11	1.000	0.000	Да
2–12	0.500	1.109	Нет
3–1	0.634	0.795	Нет
3–4	0.514	0.943	Нет
3–5	0.036	1.017	Нет
3–6	0.714	0.757	Нет
3–7	0.048	1.029	Нет
3–8	0.714	0.757	Нет
3–9	0.063	0.975	Нет
3–10	0.714	0.757	Нет
3–11	0.286	0.757	Нет
3–12	0.214	1.343	Нет
4–1	0.120	0.611	Нет
4–6	0.200	0.561	Нет
4–11	0.800	0.561	Да
4–12	0.300	1.243	Нет
5–1	0.670	0.720	Нет
5–4	0.550	0.881	Нет
5–6	0.750	0.679	Да
5–7	0.083	0.973	Нет
5–8	0.750	0.679	Да
5–9	0.028	0.916	Нет
5–10	0.750	0.679	Да
5–11	0.250	0.679	Нет
5–12	0.250	1.300	Нет
6–1	0.080	0.241	Нет
6–11	1.000	0.000	Да
6–12	0.500	1.109	Нет
7–1	0.587	0.737	Нет
7–4	0.467	0.895	Нет
7–6	0.667	0.697	Нет
7–8	0.667	0.697	Нет
7–9	0.111	0.929	Нет

Таблица 2. Окончание

Сравнение вариантов скрещиваний	Значение статистики критерия	Критическое значение статистики (r)	Достоверность различий
7–10	0.667	0.697	Нет
7–11	0.333	0.697	Нет
7–12	0.167	1.310	Нет
8–1	0.080	0.241	Нет
8–4	0.200	0.561	Нет
8–6	0.000	0.000	Нет
8–11	1.000	0.000	Да
8–12	0.500	1.109	Нет
9–1	0.698	0.660	Да
9–4	0.578	0.832	Нет
9–6	0.778	0.615	Да
9–8	0.778	0.615	Да
9–10	0.778	0.615	Да
9–11	0.222	0.615	Нет
9–12	0.278	1.268	Нет
10–1	0.080	0.241	Нет
10–4	0.200	0.561	Нет
10–6	0.000	0.000	Нет
10–8	0.000	0.000	Нет
10–11	1.000	0.000	Да
10–12	0.500	1.109	Нет
11–1	0.920	0.241	Да
11–12	0.500	1.109	Нет

* Здесь и далее нумерация комбинаций скрещиваний приводится в соответствии с табл. 1.

надежно изолированные в природе виды, что справедливо не только для домашних и курганчиковых мышей (Мейер и др., 1981, 1996; Малыгин, 1983; Ковальская и др., 2014).

Однако оценка числа достигших 40-дневного возраста детенышей в разных вариантах скрещиваний показала существенное влияние условий воспитания родителей (кон- или гетероспецифичными самками) на выживание их потомства. Можно предположить, что более низкий процент выживания в парах, состоящих как из кон-, так и гетероспецифичных партнеров, в случае воспитания хотя бы одного из членов пары самкой другого вида, обусловлен нарушением родительского поведения. Ранее показано, что у двух близкородственных видов *Peromyscus leucopus* (Rafinesque 1818) и *P. maniculatus* (Wagner 1845) в конспецифичных парах, если самец был воспитан родителями другого вида, то выживаемость детенышей была ниже, чем в парах, в которых гетероспецифичное воспитание получила самка (Hawkins, Cranford, 1992). Мы получили сходные результаты: в варианте скрещивания № 8 – самец *M. spici-*

legus, воспитанный самкой *M. m. wagneri* X самка *M. spicilegus* – наблюдался максимальная доля гибели детенышей (52%). Гораздо ниже эта доля (15%) была в варианте № 4 – самец *M. m. wagneri*, воспитанный самкой *M. spicilegus* X самка *M. m. wagneri*, хотя при сравнении не было найдено достоверных различий. Относительно высокой была и доля смертности детенышей в парах, в состав которых входили самки, воспитанные гетероспецификами: № 6 и № 10. Для выявления причин, которые приводят к нарушениям родительского поведения, необходимо проведение дальнейших исследований. Возможно, такое нарушение было связано с недостаточным проявлением груминга родителей по отношению к потомству при воспитании гетероспецификами. Ряд исследований показывает особую важность этой формы поведения родителей по отношению к потомству, в том числе и для проявления выросшими особями родительского поведения (Громов, 2013, 2020). Тем не менее необходимо отметить, что самки луговых полевков (*Microtus pennsylvanicus* (Ord 1815)), воспитанные в семейных

Таблица 3. Попарные сравнения пропорций количества детенышей, не доживших до 40-дневного возраста, при разных комбинациях скрещиваний (процедура Мараскуило)

Комбинация ссаживаний	Значение статистики критерия	Критическое значение статистики (г)	Достоверность различий
1–6	0.154	0.161	Нет
2–1	0.092	0.099	Нет
2–4	0.030	0.143	Нет
2–6	0.062	0.175	Нет
2–7	0.041	0.176	Нет
2–8	0.401	0.214	Да
2–10	0.119	0.136	Нет
4–1	0.122	0.125	Нет
4–6	0.032	0.191	Нет
7–1	0.133	0.161	Нет
7–4	0.011	0.192	Нет
7–6	0.021	0.217	Нет
7–8	0.360	0.249	Да
7–10	0.078	0.187	Нет
8–1	0.493	0.202	Да
8–4	0.371	0.227	Да
8–6	0.339	0.249	Да
10–1	0.211	0.117	Да
10–4	0.089	0.156	Нет
10–6	0.058	0.186	Нет
10–8	0.282	0.223	Да

парах прерийных полевок (*M. ochrogaster* (Wagner 1842)), демонстрируют более высокий уровень заботы о потомстве и чаще проявляют груминг по отношению к детенышам, чем самки, воспитанные чужой самкой своего вида (McGuire, 1988). Те же соотношения характерны и для перекрестно воспитанных (самкой прерийной полевки) самцов этого вида, которые чаще контактируют со своими детенышами и дольше находятся с ними в гнезде, чем самцы, воспитанные другой самкой своего вида. В этом случае паттерн родительского поведения, который изменился под влиянием раннего опыта у особей *M. pennsylvanicus* в период воспитания в гетероспецифичных семейных парах, вероятно, способствовал усилению заботы о собственном потомстве у перекрестно воспитанных взрослых особей этого вида. Этот же механизм действия “социальной онтогении” (Campbell, Nauber, 2009), или иначе – сопряженных социальных взаимодействий, отмечен и в исследовании на птицах (зебровых амадинах (*Taeniopygia guttata* (Vieillot 1817)) и японских амадинах (*Lonchura striata* (L. 1766))). Согласно результатам исследований (ten Cate, 1984; ten Cate et al., 1984) количество поведенческих взаимодействий (которое в исследовании варьировали экспериментально,

причем только в отношении родителя-конспецифика) между птенцами зебровых амадин мужского пола и родителем конспецификом в смешанной разнополой паре, состоящей из самца или самки зебровых амадин и японских амадин, определяло половые предпочтения у воспитанных в таких парах самцов по отношению к кон- или гетероспецифичной самке. Выяснилось, что уменьшение или элиминирование поведенческих контактов с родителем-конспецификом способствовало смещению предпочтений взрослых самцов от самки-конспецифика к самке-гетероспецифику. Таким образом, видоспецифические и половые предпочтения взрослых особей формируются не только на основе фенотипических признаков (визуальных характеристик, акустических или обонятельных сигналов), но и на основе совокупности поведенческих взаимодействий между родителями и детенышами в ходе социального онтогенеза или воспитания детенышей. Можно предположить, что чем сложнее социальная организация и социальные взаимодействия в размножающихся группировках вида, тем значительнее роль поведенческих взаимодействий и социального онтогенеза в формировании видоспецифических предпочтений взрослых особей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках темы Государственного задания ИПЭЭ РАН “Экологические и эволюционные аспекты поведения и коммуникации животных” АААА-А18-118042690110-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амбарян А.В., Вознесенская В.В., Котенкова Е.В., 2010. Репродуктивная изоляция у домашних мышей: физиологические и этологические механизмы прекопуляционной изоляции у домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. l. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing GmbH & Co. KG. 196 с.
- Вознесенская А.Е., Амбарян А.В., Ключникова М.А., Котенкова Е.В., Вознесенская В.В., 2010. Механизмы репродуктивной изоляции у домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato: от поведения к рецепторам // Доклады Академии наук. Т. 435. № 3. С. 417–419.
- Громов В.С., 2013. Забота о потомстве у грызунов: этологические, физиологические и эволюционные аспекты. М.: Товарищество научных изданий КМК. 338 с.
- Громов В.С., 2020. Эпигенетическое программирование различий в поведении и эволюция социальности у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 140. № 1. С. 58–72.
- Зоренко Т.А., 2013. Общественные полевки подрода *Sumeriomys*: систематика, биология и поведение. Palmarium Academic Publishing. 541 с.
- Ковальская Ю.М., Савинцевская Л.Е., Аксенова Т.Г., 2014. Об экспериментальной межвидовой гибридизации полевок рода *Microtus*: общественной *M. socialis* с видами группы *Arvalis* (Mammalia, Rodentia) // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. № 6. С. 636–640.
- Котенкова Е.В., 2014. Сравнительный анализ этологических и физиологических механизмов прекопуляционной репродуктивной изоляции у грызунов // Успехи современной биологии. Т. 135. № 5. С. 488–518.
- Котенкова Е.В., Амбарян А.В., Мальцев А.Н., 2018. Влияние перекрестного воспитания детенышей у двух видов мышей *Mus musculus* и *M. spicilegus*: изменение реакции на кон- и гетероспецифические запахи // Известия Российской Академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 200–208.
- Котенкова Е.В., Мальцев А.Н., Амбарян А.В., 2017. Влияние раннего обонятельного опыта на выбор полового партнера у млекопитающих: эволюционные аспекты // Журнал общей биологии. Т. 78. № 4. С. 21–39.
- Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш., 1994. Экспериментальная гибридизация домашних мышей // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. Под ред. Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. М.: Наука. С. 93–109.
- Мальгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука. 207 с.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.В., 1996. Серые полевки (подрод *Microtus*) фауны России и сопредельных территорий // Труды Зоологического института РАН. Т. 232. 319 с.
- Мейер М.Н., Грищенко Г.А., Зыбина Е.В., 1981. Экспериментальная гибридизация как метод изучения степени дивергенции близких видов полевок рода *Microtus* // Зоологический журнал. Т. 60. Вып. 2. С. 290–300.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1984. Распознавание близкородственных форм по обонятельным сигналам у домашних (*Mus musculus* L.) и курганчиковых (*Mus hortulanus* Nordm.) мышей // Доклады Академии наук СССР. Т. 63. № 3. С. 429–439.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1984а. Роль обонятельных сигналов в распознавании близкородственных форм у домашних (*Mus musculus*) и курганчиковых (*Mus hortulanus*) мышей // Зоологический журнал. Т. 63. № 3. С. 429–439.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И., 1990. Биология домашней и курганчиковой мышей. М.: Наука. 207 с.
- Ambaryan A.V., Voznessenskaya V.V., Kotenkova E.V., 2019. Mating behavior differences in monogamous and polygamous sympatric closely related species *Mus musculus* and *Mus spicilegus* and their role in behavioral precopulatory isolation // Russian Journal of Theriology. V. 18. № 2. P. 67–79.
- Aoki K., Feldman M.W., Kerr B., 2001. Models of sexual selection on a quantitative genetic trait when preference is acquired by sexual imprinting // Evolution. V. 55. № 1. P. 25–32.
- Campbell D.L.M., Hauber M.E., 2009. Cross-fostering diminishes song discrimination in zebra finches (*Taeniopygia guttata*) // Animal Cognition. V. 12. № 3. P. 481–490.
- Hawkins L.K., Cranford J.A., 1992. Long-term effects of intraspecific and interspecific cross-foster on two species of *Peromyscus* // Journal of Mammalogy. V. 73. № 4. P. 802–807.
- Heth G., Todrank J., Busquet N., Baudoin C., 2001. Odour-genes covariance and differential investigation of individual odours in the *Mus* species complex // Biological Journal of the Linnean Society. V. 73. № 2. P. 213–220.
- Hinds J.W., Hinds P.L., 1976. Synapse formation in the mouse olfactory bulb. I. Quantitative studies // Journal of Comparative Neurology. V. 169. № 1. P. 15–40.
- Kotenkova E.V., Osadchuck A.V., Lyalyukhina S.I., 1989. Precopulatory isolating mechanisms between the house and mound-building mouse // Acta Theriologica. V. 34. № 22. P. 315–324.
- Kotenkova E.V., Naidenko S.V., 1999. Discrimination of con- and heterospecific odors in different taxa of the *Mus musculus* species group: Olfactory cues as precopulatory isolating mechanism // Advances in Chemical Communication in Vertebrates. Johnston R.E., Müller-Schwarze D., Sorensen P. (Eds). N.Y.: Plenum Press. P. 299–308.
- Kotenkova E., Romachenko A., Ambaryan A., Maltsev A., 2019. Effect of early experience on neuronal and behavioral responses to con- and heterospecific odors in closely related *Mus* taxa: epigenetic contribution in formation of precopulatory isolation // BMC Evolutionary Biology. V. 19 (Suppl. 1). P. 51. <https://rdcu.be/boRt8>
- Laland K.N., 1994. On the evolutionary consequences of sexual imprinting // Evolution. V. 48. P. 477–489.

- Maras P.M., Petrusis A., 2008. Olfactory experience and the development of odor preference and vaginal marking in female Syrian hamsters // *Physiology and Behavior*. V. 94. P. 545–551.
- McGuire B., 1988. Effects of cross-fostering on parental behavior of meadow voles (*Microtus pennsylvanicus*) // *Journal of Mammalogy*. V. 69. P. 332–341.
- Owens I.P.F., Rowe C., Thomas A.L.R., 1999. Sexual selection, speciation and imprinting: separating the sheep from the goats // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 14. P. 131–132.
- Panhuber Bl.R.H., Laing D.G., Breipohl W., 1988. Spine density on olfactory granule cell dendrites is reduced in rats reared in a restricted olfactory environment // *Brain Research*. V. 468. № 1. P. 143–147.
- Quadagno D.M., Banks E.M., 1970. The effect of reciprocal cross fostering on the behaviour of two species of rodents, *Mus musculus* and *Baiomys taylori ater* // *Animal Behaviour*. V. 18. № 2. P. 379–390.
- Sloboda D.M., Hickey M., Roger H., 2011. Reproduction in females: the role of the early life environment // *Human Reproduction Update*. V. 17. № 2. P. 210–227.
- Smadja C., Ganem G., 2008. Divergence of odorant signals within and between the two European subspecies of the house mice // *Behavioral Ecology*. V. 19. № 1. P. 223–230.
- Svensson E.I., Eroukhmanoff F., Karlsson K., Runemark A., Brodin A., 2010. A role for learning in population divergence of mate preferences // *Evolution*. V. 64. № 11. P. 3101–3113.
- ten Cate C., 1984. The influence of social relations on the development of species recognition in zebra finch males // *Behaviour*. V. 91. P. 263–285.
- ten Cate C., Los L., Schilperoord L., 1984. The influence of differences in social experience on the development of species recognition in zebra finch males // *Animal Behaviour*. V. 32. P. 852–860.
- Verzijden M.N., Korthof R.E.M., ten Cate C., 2008. Females learn from mothers and males learn from others. The effect of mother and siblings on the development of female mate preferences and male aggression biases in Lake Victoria cichlids, genus *Mbipia* // *Behavioral Ecology and Sociobiology*. V. 62. № 8. P. 1359–1368.
- Verzijden M.N., ten Cate C., Servedio M.R., Kozak G.M., Boughman J.W., Svensson E.I., 2012. The impact of learning on sexual selection and speciation // *Trends in Ecology and Evolution*. V. 27. № 9. P. 511–519.
- Voznessenskaya V.V., Parfyonova V.M., Wysocki C.J., 1995. Induced olfactory sensitivity in rodents: a general phenomenon // *Advances in the Biosciences*. V. 93. P. 399–406.
- Wang H.W., Wysocki C.J., Gold G.H., 1993. Induction of olfactory receptor sensitivity in mice // *Science*. V. 260. № 5110. P. 998–1000.
- Witte K., Kniel N., Kureck I.M., 2015. Mate-choice copying: status quo and where to go // *Current Zoology*. V. 61. № 6. P. 1073–1081.

EXPERIMENTAL HYBRIDIZATION AND BREEDING INTENSITY OF HOUSE MICE (*MUS MUSCULUS WAGNERI*) AND MOUND-BUILDING (*MUS SPICILEGUS*) MICE: EFFECTS OF EARLY EXPERIENCE AND MATERNAL ENVIRONMENT

A. V. Ambaryan¹, M. V. Nekrasova¹, E. V. Kotenkova^{1, *}

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

*e-mail: evkotenkova@yandex.ru

The effect of cross-fostering on subsequent breeding success in two species of mice, the house mouse (*M. m. wagneri*) and the mound-building mouse (*M. spicilegus*), was investigated: The pups of the house mice were transferred to the nursing females of the mound-building mice and vice versa. The breeding success in the experimental hybridization of both house mouse species depended on two factors: the species identity of the sexual partners (con- or heterospecific) and the species identity of the fostering female (con- or heterospecific). The intensity of reproduction in mixed pairs consisting of house mice and mound-building mice was lower than in control pairs consisting of representatives of the same species. An evaluation of the number of pups that did not survive to 40 days of age in different crossing variants showed that their proportion was significantly higher in pairs consisting of both con- and heterospecific partners, in which at least one partner had been fostered by a female of a closely related species. This suggests that the high mortality in such pairs is due to the disruption of parental behavior of individuals fostered by females of the other species. The results of the study confirm the importance of early postnatal social experience (social ontogeny) in the formation of species-specific patterns of behavior of adult specimens of closely related species of house mice.

Keywords: cross-fostering, evolution, breeding, mortality, *Mus musculus* s. l.