

УДК 599.591.5

## ГИБРИДИЗАЦИЯ СИНАНТРОПНЫХ ВИДОВ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ И ЕЕ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ

©2002г. Е.В.Котенкова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва*

Обсуждается роль гибридизации в эволюционной судьбе синантропных видов домовых мышей и ее взаимосвязь с синантропным образом жизни. Рассмотрены зоны гибридизации домовых мышей, проанализировано их формирование в процессе расселения. Обоснована точка зрения, согласно которой гибридизация имеет существенное значение в эволюции домовых мышей в связи с их синантропным образом жизни. Пути расселения домовых мышей пересеклись в столь грандиозных масштабах в результате их перемещений с человеком.

### ВВЕДЕНИЕ

Значение гибридизации в происхождении таксонов высокого ранга было и остается важнейшей проблемой современной эволюционной теории. Происхождение ряда видов растений в результате гибридизации других видов можно считать доказанным, тогда как для позвоночных животных, а тем более для млекопитающих, случаи гибридного происхождения видов носят гипотетический характер [37, 50]. В полной мере это относится к синантропным видам домовых мышей. Среди них имеется форма явно гибридного происхождения - *Mus musculus molossinus* японских островов [87]. Домовые мыши, обитающие на обширных пространствах Дальнего Востока и Китая, являются промежуточными формами между *M. musculus* (разными подвидами), *M. castaneus*, *M. domesticus* и имеют гибридное происхождение [4, 34]. Мыши, населяющие Закавказье, несут аллозимы по крайней мере двух таксонов - *M. musculus* и *M. domesticus*, однако по краниометрическим и цитогенетическим признакам сходны с *M. m. musculus* [5,6]. Наконец, существуют межвидовые гибриды с пониженной фертильностью и смешанными морфологическими признаками, распространенные в узкой зоне гибридизации в Западной Европе [41, 77]. Эти факты указывают на существенную роль гибридизации как одного из ведущих факторов в эволюции синантропных домовых мышей.

В настоящее время уже все систематики признают наличие нескольких видов домовых мышей. Однако, с их точки зрения, группа домовых мышей один из наиболее сложных случаев, чем объясняется отсутствие общепринятой классификации этой группы. Видовая самостоятельность дикоживущих таксонов домовых мышей не вызывает сомнений. Все отечественные и зарубежные исследователи рассматривают *Mus spretus*, *M. macedonicus* и *M. spicilegus* как самостоя-

тельные виды [3, 41, 77]. Изучение пост- и прекопуляционных механизмов изоляции доказывает справедливость такой точки зрения [6, 7, 25]. Показано, что эти виды, хотя и скрещиваются друг с другом в лаборатории, дают либо нежизнеспособное потомство, либо нарушения в мейозе у гибридных особей [6, 7].

Гораздо сложнее обстоит дело с таксонами синантропных домовых мышей. Придавая им видовой статус (*Mus musculus*, *M. domesticus*, *M. castaneus*) [3], мы тем самым признаем основным критерием вида в данном случае не репродуктивную изоляцию их в природе, а генетическую дискретность. Как совершенно справедливо отмечает Степанян [26], "в природе, помимо видовых единиц, должны существовать и популяции, в своем эволюционном движении к видовой самостоятельности, находящиеся на разных стадиях генотипического и фенотипического обособления". В рамках концепции надвида (*ex-conspecies*) им следует придавать статус вида. Справедливо также, что "большой парадокс биологии заключается в том, что вид, будучи явлением универсальным, не имеет, и по-видимому, не может иметь столь же универсального, адекватного своей универсальности критерия, так же как не может быть сформулировано универсальное конкретное определение понятия "вид" [26]. Если репродуктивная изоляция в природе отсутствует, весьма трудно решить вопрос о таксономическом статусе той или иной формы в пределах биологической концепции вида.

Некоторая ограниченность биологической концепции вида приводит к развитию других концепций [37] и, в частности, к созданию эволюционной концепции вида [48], в рамках которой вид определяется как единица эволюции филума и представляет собой реально диагностируемую группу организмов. Чтобы избежать этих трудностей, некоторые авторы так определяют гибри-

дизацию: "естественная гибридизация включает успешное скрещивание в природе индивидуумов из двух популяций или групп популяций, которые различаются на основании одной или большего числа наследственных характеристик" [37]. Это определение представляет собой модификацию определения, предложенного К. Харрисоном [53, 54], причем автор указывает как одно из его преимуществ независимость от той или иной концепции вида. В этом случае под зоной гибридизации понимают все случаи, когда ареалы двух популяций, различающихся на основании одной или более наследственных характеристик, соприкасаются или перекрываются, и особи из этих популяций скрещиваются друг с другом, давая жизнеспособных и, по крайней мере, отчасти фертильных гибридов.

Систематики же обычно понимают под гибридизацией объединение в одном организме генов, принадлежащих разным таксонам. В этом случае можно выделить два основных случая: гибридизацию симпатрических и аллопатрических таксонов (вернее, парапатрических таксонов в зонах контакта ареалов) [9]. В первом случае гибридизация вследствие значительной генетической дивергенции таксонов приводит к стерильности гибридов и характеризуется очень низкой частотой (не более 1-5%). Во втором случае гибридизируют особи, относящиеся к систематически близким таксонам, при этом в зонах их контакта частота гибридизации сопоставима с частотой внутривидовых скрещиваний, а гибриды частично или полностью фертильны. Гибридизация географических форм всегда в той или иной степени связана с интрогрессией генов.

Традиционно гибридизация близкородственных таксонов рассматривается как негативное явление, так как нарушает сбалансированность коадаптированных генных комплексов, обуславливая пониженную приспособленность гибридов, их полную или частичную стерильность [37].

В настоящее время многие авторы рассматривают зоны гибридизации как "естественные лаборатории для эволюционных исследований" [57] и "окна в процесс эволюции" [53]. Изучая зоны гибридизации, исследователи обсуждают обычно четыре основные проблемы: 1) таксономический статус гибридизирующих популяций; 2) происхождение новых видов; 3) последствия нарушения коадаптированных геномов; 4) динамику генного потока [77]. К этому списку можно добавить и значение расселения вместе с человеком и его взаимосвязь с гибридизацией, поскольку высокая экологическая пластичность и переход к синантропному образу жизни делает домашних мышей весьма специфической группой. Разработка и обсуждение последней проблемы - ключевой вопрос настоящего обзора.

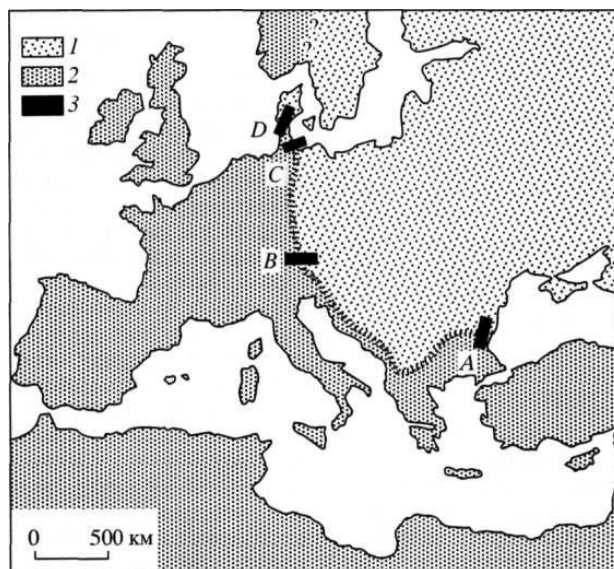
## ЗОНА ГИБРИДИЗАЦИИ ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЫ

Зона гибридизации Западной Европы была описана 30 лет назад на основании изучения полиморфизма белков у домашних мышей Дании [80]. С тех пор она интенсивно изучается и в настоящее время детально исследована [41, 77]. Зона ограничивается парапатрией таксонов и имеет ширину от 16 до 50 км, пересекая Европу с северо-запада на юго-восток, проходя через Данию, Германию, Австрию, бывшую Югославию и Болгарию [61, 79, 83] (рис. 1). Расположение этой зоны в самых общих чертах совпадает с климатической границей, разделяющей Европу на две части: теплую, с океаническим климатом, где обитают *domesticus*, и более холодную континентальную зону, где распространены *museums*. Согласно одному из предположений [77], она возникла в самом восточном ее конце 6000 лет назад при соприкосновении ареалов расселяющихся *musculus* и *domesticus*. За это время сменилось по крайней мере 12 000 поколений гибридизирующих мышей. Самый молодой участок - зона контакта *musculus-domesticus* в Дании. По мнению исследователей, гибридизация в этом районе началась не более 250 лет назад [58]. Несмотря на разный возраст, ширина зоны гибридизации относительно стабильна и, вероятно, не увеличивается.

Изучение морфологических особенностей мышей из зоны парапатрии *musculus-domesticus* в Германии [61] показывает, что по морфологическим признакам возможна надежная диагностика гибридов и идентификация зоны гибридизации. Популяции особей с промежуточными дискретными признаками и промерами тела встречаются в Баварии в зоне не более 50 км шириной. Урзин [82] на основании морфометрических характеристик предположил наличие зоны гибридизации на полуострове Ютландия. Этот вывод был подтвержден при изучении белкового полиморфизма у домашних мышей этой зоны. Эти работы, проведенные в Дании, были первыми исследованиями по белковому полиморфизму домашних мышей из зоны гибридизации Европы [58, 79, 80]. Значение этих исследований определяется двумя принципиальными результатами: во-первых, показано, что гибридизация является интрогрессивной со всеми характерными для нее свойствами; во-вторых, генная интрогрессия ограничивается зоной протяженностью несколько десятков километров, хотя, как подчеркивают авторы [58], не для всех диагностических локусов зона интрогрессии столь узка. Позднее эти выводы были подтверждены для территорий Дании [68,74], Северной Германии [76] и Болгарии [40, 83], где зона гибридизации также не превышает 50 км (рис. 1).

Высказывалось несколько мнений о природе ограниченной узким пространством парапатрии

**Рис. 1.** Зона гибридизации *Mus musculus* (1) и *M. domesticus* (2) в Европе [77]; 3 - места отлова домовых мышей (гибридов), которые были генетически исследованы [77].



генной интрогрессии. Согласно первой концепции, решающее значение имеют абиотические факторы и, прежде всего, климатические границы, ограничивающие распространение таксонов зонами, оптимальными для их обитания.

Есть районы (например, в Баварии [61]), где зона гибридизации не совпадает с определенными климатическими границами и определяется историческими факторами. Тем не менее, в глобальном масштабе местоположение таких зон зависит от климата, а границы ареалов мышей совпадают с определенными климатическими зонами. В Северной, Центральной и Восточной Европе, где господствует континентальный климат, обитает *musculus* (рис. 1), а Западные и Южные части Европы с достаточно теплым и влажным климатом заселены *domesticus*. Вторая точка зрения не отвергает определенного значения климатических зон и исторических факторов в становлении границ ареалов, но отдает предпочтение факторам биологического сдерживания генных интрогрессии. Подтверждением этой точки зрения служит ассортативность скрещиваний *musculus-domesticus* в зоне гибридизации в Болгарии, о чем свидетельствует дефицит гетерозигот по диагностическим для этих таксонов локусам [84]. Кроме того, на уровне полиморфизма мтДНК показано [83, 85], что в зоне гибридизации скрещивания происходят направленно: самец *domesticus*-самка *musculus*, но не наоборот.

В экспериментах с содержащимися в лаборатории линиями *M. musculus* и *M. domesticus* из Дании было показано, что первые предпочитают исследовать запахи представителей своего вида по сравнению с близкородственным. У *M. domesticus* такого предпочтения не обнаружено, что может отчасти объяснить асимметрию интрогрессии генов в зоне гибридизации этих видов [46]. Действительно, интрогрессия генов *musculus* в геном *domesticus* имеет ограничения, так как Y-хромосома типа "*musculus*" не встречается у гибридов [39].

Согласно последним представлениям, европейская зона гибридизации рассматривается как "зона напряжения" ("tension zone") [41, 77]. Концепция "tension zone" применительно к европейской зоне гибридизации основывается на положении о пониженной приспособленности гибридов по сравнению с исходными родительскими генотипами. Согласно концепции, узкая зона гибридизации поддерживается в результате действия двух противоположных тенденций: тенденция к расширению зоны связана с расселением особей родительских генотипов и гибридов, а противоположная связана с негативным действием отбора против менее приспособленных гетерозиготных гибридных особей.

В пользу этой концепции говорят следующие факты. У гибридных особей обнаружена более сильная зараженность разными видами кишечных паразитов по сравнению с родительскими видами [66, 78]. Так, в Германии зараженность гиб-

ридов нематодами была в 10 раз выше у гибридных особей, чем у мышей исходных генотипов, что указывает на пониженный иммунитет гибридов. Такая пониженная устойчивость к паразитам обусловлена, по-видимому, снижением генетической резистентности в результате рекомбинации локусов резистентности. У гетерозигот эти локусы находятся в неактивном состоянии, тогда как у исходных генотипов они активны. Несмотря на то, что нет прямых доказательств, указывающих на пониженную приспособленность зараженных гибридов [41], ряд фактов косвенно подтверждают это положение [77]. В частности, есть данные, согласно которым зараженность понижает социальный ранг лабораторных мышей [51], у зараженных особей снижается температура тела и потребление кислорода [59], изменяется поведение по отношению к детенышам [75].

Косвенным подтверждением справедливости концепции "зоны напряжения" служит и тот факт, что ширина зоны гибридизации относительно стабильна на всем ее протяжении. Это позволяет предположить, что вектор естественного отбора и противоположный, связанный с расселением, противодействуют друг другу примерно с равной силой [77]. На основании данных о флуктуирующей асимметрии черепов естественных гибридов из Дании [36] и экспериментальных гибридов, полученных в лаборатории [35] сделан вывод, что снижение приспособленности у гибридов вызывается нарушением коадаптированности генных комплексов лишь в ограниченной части генома. В частности, исследования флуктуирующей асимметрии (она служит показателем стабильности развития) у гибридов не подтверждают нарушения стабильности их развития.

Перечисленные здесь концепции, с нашей точки зрения, не исключают, а скорее дополняют одна другую. Возможно, феномен стабильной узкой зоны гибридизации между *musculus* и *domesticus* определяется комплексом факторов, причем в каждом случае ключевым в ограничении миграции конкретного таксона может быть любой из перечисленных выше факторов. Можно предположить, например, что интрогрессия генов *musculus* в ареал *domesticus* сдерживается большей частью биологическими факторами, а обратная интрогрессия не реализуется вследствие неподходящих для *domesticus* климатических условий в континентальных районах [12].

Отметим, что ограничение естественной миграции у домашних мышей не исключает их расселения при синантропии. Как отмечалось нами ранее [12], гены *musculus*: *Idh-1<sup>b</sup>*, *Sod-1<sup>b</sup>*, *Es-1<sup>bc</sup>* и др. встречаются с низкой частотой по всему европейскому ареалу *domesticus* [43, 44]. Проникновение аллелей, доминирующих у *domesticus* *Hbb-1<sup>s</sup>*, *Es-2<sup>b</sup>*, *Aat-2<sup>105</sup>*, в западную часть ареала *musculus* при их

отсутствии в восточной [27, 63] можно объяснить завозом *domesticus* в Восточную Европу.

## ЗОНА ПОВЫШЕННОЙ ГЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ЗАКАВКАЗЬЕ

В Закавказье обнаружена зона повышенной генной изменчивости синантропных домашних мышей. Исследователи объясняли происхождение высокого генного полиморфизма по-разному. Одни авторы на основании изучения аллозимов рассматривали Закавказье как зону вторичного контакта синантропных форм домашних мышей [11, 13, 64, 70]; то есть зону гибридизации. Другие же считали, что в Закавказье обитают потомки древних недифференцированных форм домашних мышей со своим особым набором белковых генов [16]. Последняя гипотеза хорошо объясняет наблюдаемое равномерное распределение генов *domesticus* в закавказских популяциях на обширной территории, исчисляемой сотнями тысяч квадратных километров. Не имея данных о генетической изменчивости домашних мышей соседних территорий, трудно было отдать предпочтение той или иной гипотезе.

Ниже приведены данные, подтверждающие повышенное генное разнообразие в этой зоне, и рассмотрено распределение аллелей локусов, характерных для *M. musculus* и *M. domesticus*. Оговоримся, что не всегда удавалось определить точное соответствие аллелей в работах разных авторов вследствие разного их обозначения.

Es-1. Согласно исследованиям домашних мышей Европы, этот локус является диагностическим для *M. musculus* и *M. domesticus* [38, 79, 80, 81, 83]. В подавляющем большинстве популяций домашних мышей Восточной Европы, в том числе и европейской части бывшего СССР, а также Центральной Азии и Сибири был фиксирован аллель *Es-1<sup>100</sup>* [11, 15, 16, 29, 63, 79]. "Медленный" аллозим *Es-1<sup>98</sup>*, фиксированный у *M. domesticus* [38, 81], обнаружен у двух домашних мышей из Центральной Азии [63]. Аллель *Es-1<sup>95</sup>* найден у домашних мышей из Самарканда [19]. По данным Межжерина и др. [64] аллель *Es-1<sup>98</sup>* преобладал у мышей из Закавказья, а у мышей из Аджарии он был фиксирован, при этом средняя частота этого аллеля в популяциях домашних мышей Закавказья составила  $0.60 + 0.04$  ( $t = 12.5$ ;  $p < 0.01$ ). По данным Орт и др. [70], медленный аллель был найден у мышей Закавказья во всех 10 исследованных точках с частотами 0.04-0.57.

Es-2. Этот локус, также как и *Es-1*, традиционно используется при анализе зон гибридизации [79, 80, 83], несмотря на то, что строго говоря, он не является диагностическим для *M. musculus* и *M. domesticus*. Аллозим, обладающий низкой электрофоретической подвижностью, характерный

для *M. domesticus*, хотя и с низкой частотой, присутствует в популяциях *M. musculus* [10, 24, 38,52, 63, 81]. В популяциях *M. musculus* на территории России частота этого аллеля не превышает обычно 10% [52, 63], в то время как в популяциях Закавказья этот аллель преобладал, а в Аджарии был даже фиксирован [12, 64]. Средняя частота Es-2<sup>103</sup> в популяциях домашних мышей Закавказья составила  $0.657 \pm 0.02$  по сравнению с исследованными популяциями *M. musculus* Восточной Европы, где его частота была достоверно ниже ( $0.11 \pm 0.007$ ;  $t = 25.0$ ;  $p < 0.001$ ). По данным Орт и др. [70], аллель, характерный для *M. domesticus*, присутствовал в разных выборках домашних мышей Закавказья с высокой частотой от 0.36 до 0.64, а у мышей из Абхазии и Аджарии был фиксирован.

**Idh-1.** Медленно мигрирующий аллель Idh-1<sup>95</sup> характерен для южных видов домашних мышей (азиатских популяций *M. domesticus* и *M. castaneus*), а также представителей дикоживущих домашних мышей *M. spicilegus* s.l. [38,52, 81]. На территории бывшего СССР в популяциях домашних мышей европейской части, Северного Кавказа, Средней Азии и Сибири медленно мигрирующий аллель не был найден [11, 13, 16, 19, 52, 63]. Не обнаружен он также у *M. musculus* из Восточной Европы (Польша, Румыния, Болгария - [70]). Этот аллель присутствует в популяциях домашних мышей Закавказья, причем средняя его частота составляет  $0.371 \pm 0.041$  ( $t = 9.04$ ;  $p < 0.001$  [64]). По данным других авторов, медленнее мигрирующий аллель выявлен у домашних мышей Закавказья с частотами 0.14-0.53 [70] и 0.2-0.5 [16, 24]. С высокой частотой он встречается в популяциях домашних мышей Дальнего Востока [28], где имеет место гибридизация *M. musculus* и *M. castaneus*.

**Sod-1.** Аллель Sod-1<sup>a</sup> обнаружен у мышей Закавказья с частотой примерно 0.22 [16] и 0.05-0.50, причем у мышей из Аджарии он фиксирован [70]. Для популяций домашних мышей Восточной Европы и Азии характерен другой аллель -Sod-1<sup>b</sup> [16,28, 70].

**Pgm-1.** У *M. musculus* из восточной Европы присутствуют аллели Pgm-1<sup>60</sup> и Pgm-1<sup>b</sup> [38, 70], а популяции *M. domesticus* характеризуются аллелем Pgm-1<sup>a</sup>. У домашних мышей Закавказья встречаются два аллеля - Pgm-1<sup>80</sup> (Pgm-1<sup>a</sup>) и Pgm-1<sup>100</sup> (Pgm-1<sup>b</sup>), при этом в одних выборках преобладает Pgm-1<sup>80</sup>, а в других - Pgm-1<sup>100</sup> [70].

**Gpd-1.** У домашних мышей восточной Европы и Средней Азии фиксирован или близок к фиксации аллель Gpd-1<sup>95</sup>, в то время как в популяциях Закавказья найден другой аллель - Gpd-1<sup>100</sup>, характерный для *M. domesticus* [24, 70].

**Hbb.** При сравнении светлобрюхих восточно-закавказских домашних мышей "фенотипа praetextus" и западно-закавказских "фенотипа domesticus"

[64] не было обнаружено каких-либо электрофоретических различий, за исключением локуса Hbb. Аллель Hbb\ преобладающий у *M. domesticus* Западной Европы [44], с высокой частотой встречался у темнобрюхих закавказских домашних мышей. У светлобрюхих мышей преобладал аллель Hbb<sup>p</sup>, а Hbb<sup>s</sup> отсутствовал. Ранее мы рассматривали этот факт как свидетельство их азиатского происхождения [64]. Данные работ [28, 70] несколько отличаются, хотя авторы не проводили прямого сопоставления окраски и набора аллелей. Согласно этим исследованиям, в большей части выборки из Закавказья был фиксирован аллель Hbb<sup>p</sup>, а Hbb<sup>s</sup> был обнаружен у мышей из Аджарии и Абхазии. Таким образом, в данный момент не удается четко проследить корреляции между окраской и наличием (отсутствием) тех или иных аллелей Hbb.

Кроме того, в отдельных выборках мышей из Закавказья найдены аллели Np-1<sup>100</sup> [70], Mod-2<sup>a</sup> [63].

На рис. 2 суммированы данные разных авторов по процентному распределению встречаемости в популяциях домашних мышей Закавказья аллелей, характерных для *M. musculus* и *M. domesticus*. Несмотря на то, что исследователи изучали неодинаковое число аллозимов и эти оценки могут модифицироваться при использовании иного набора локусов, диагностирующих *musculus-domesticus*, при определенном допущении можно считать, что полученная нами картина адекватно отражает реальную ситуацию.

Изучение мтДНК в целом подтверждает данные, полученные при анализе аллозимов.

По окраске тела и некоторым другим морфологическим признакам разные авторы выделяли в Закавказье по меньшей мере две формы домашних мышей [1, 2, 31, 56]. Это западнозакавказские темнобрюхие *M. m. formosovi* и восточно-закавказские белобрюхие мыши, которых разные авторы называли *M. m. praetextus*, *M. t. bactrianus*, *M. t. tataricus* (partim). В данной работе мы будем использовать "praetextus"<sup>1</sup>. На рис. 3 представлено распространение на Кавказе и в Закавказье домашних мышей с разной окраской тела [64].

Просмотр экземпляров из музейных коллекций и их сравнение с биохимически маркированными особями в целом подтвердило особенности фенотипической изменчивости домашних мышей Кавказа и Закавказья, описанную другими авторами. Однако изменчивость окраски оказалась куда более сложной. В предшествующих работах уже проводился подробный анализ фенотипической

<sup>1</sup> При сравнении лектотипа *M. bactrianus* Blyth, 1946: 140, описанного из Кандагара, Афганистан, и типового экземпляра *M. d. praetextus* Brants, 1827: 125, описанного из Сирии, Маршалл [62] пришел к выводу, что *M. bactrianus* следует считать синонимом *M. d. praetextus*.

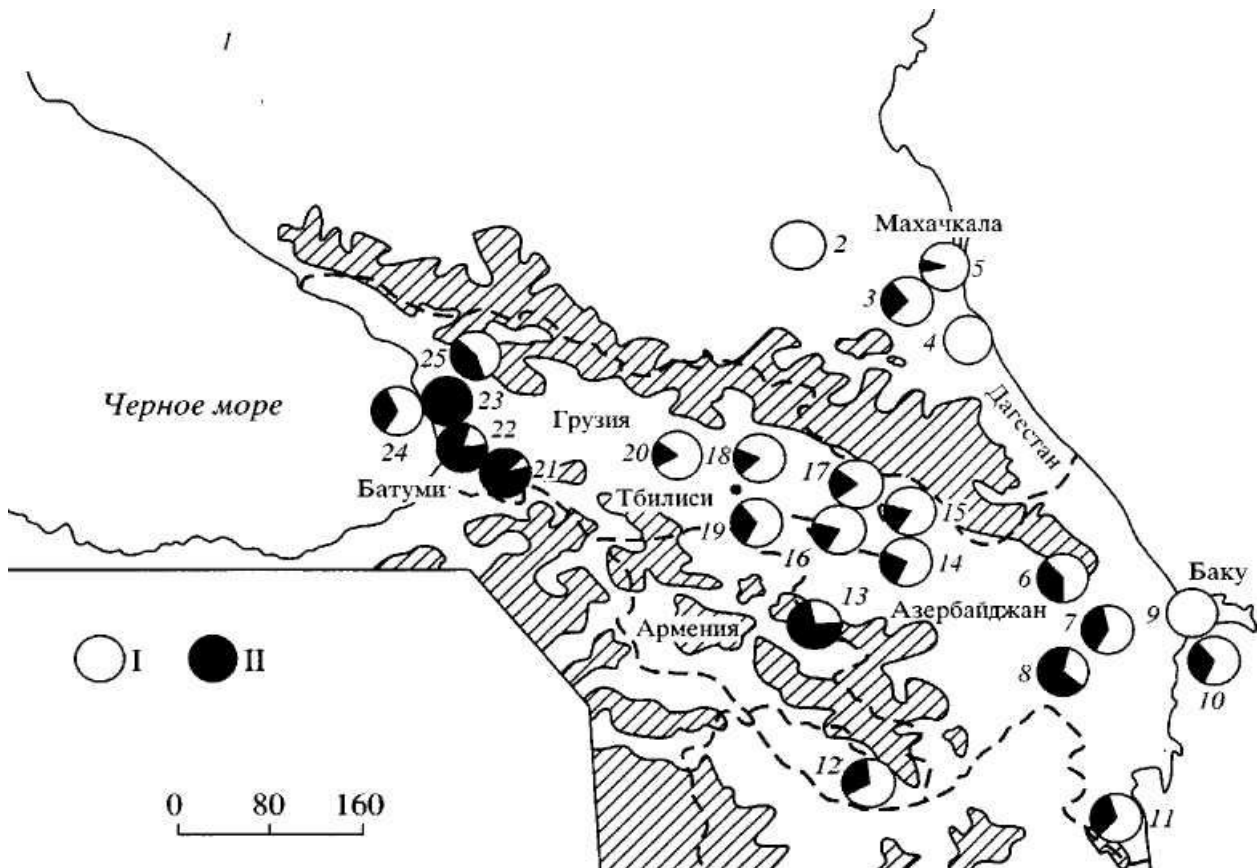


Рис. 2. Распределение генов "musculus" (I) и "domesticus" (II) в Закавказье:

1 - Выселковский район, Краснодарский край,  $n = 8$  [13, 64]; 2 - г. Грозный, Северный Кавказ,  $n = 1$  [29]; 3 - берег р. Сулак, Дагестан,  $n = 5$  [13, 29]; 4 - побережье Каспийского моря, Дагестан,  $n = 2$  [8]; 5 - г. Махачкала, Дагестан,  $n = 3$  [16, 24]; 6 - пос. Исмаиллы, Азербайджан, значение  $n$  не указано [29]; 7 - с. Энишдиби, Исмайлинский район, Азербайджан,  $n = 10$  [11, 12, 13, 63]; 8 - Азербайджан,  $n = 5$  [64]; 9 - г. Баку, Азербайджан,  $n = 20$  [16, 24]; 10 - полуостров Апшерон,  $n = 6$  [29]; 11 - Ленкорань, Азербайджан,  $n = 1$  [24]; 12 - Мегри, Армения,  $n = 13$  [70]; 13 - Армения,  $n = 8$  [64]; 14 - Вашвалан, Грузия,  $n = 5$  [70]; 15 - Дидич-Чирапо, Грузия,  $n = 4$  [70]; 16 - Алазани, Грузия,  $n = 3$  [70]; 17 - Лагодехи, Грузия,  $n = 13$  [70]; 18 - Лисси, Грузия,  $n = 4$  [70]; 19 - г. Тбилиси, Грузия,  $n = 4$  [70]; 20 - г. Гори, Грузия,  $n = 7$  [70]; 21 - Хелвачаури, Грузия,  $n = 7$  [70]; 22 - Батумский ботанический сад, Аджария,  $n = 12$  [11, 12, 63, 64]; 23 - Кобулетти, Аджария, значение  $n$  не указано [64]; 24 - Кобулетти, Аджария,  $n = 32$  [24]; 25 - Гантиади, Абхазия,  $n = 7$  [70]

изменчивости домовых мышей этого региона, а также некоторых морфометрических показателей [12, 13]. По фенотипу мышей Кавказа и Закавказья можно разделить на три группы.

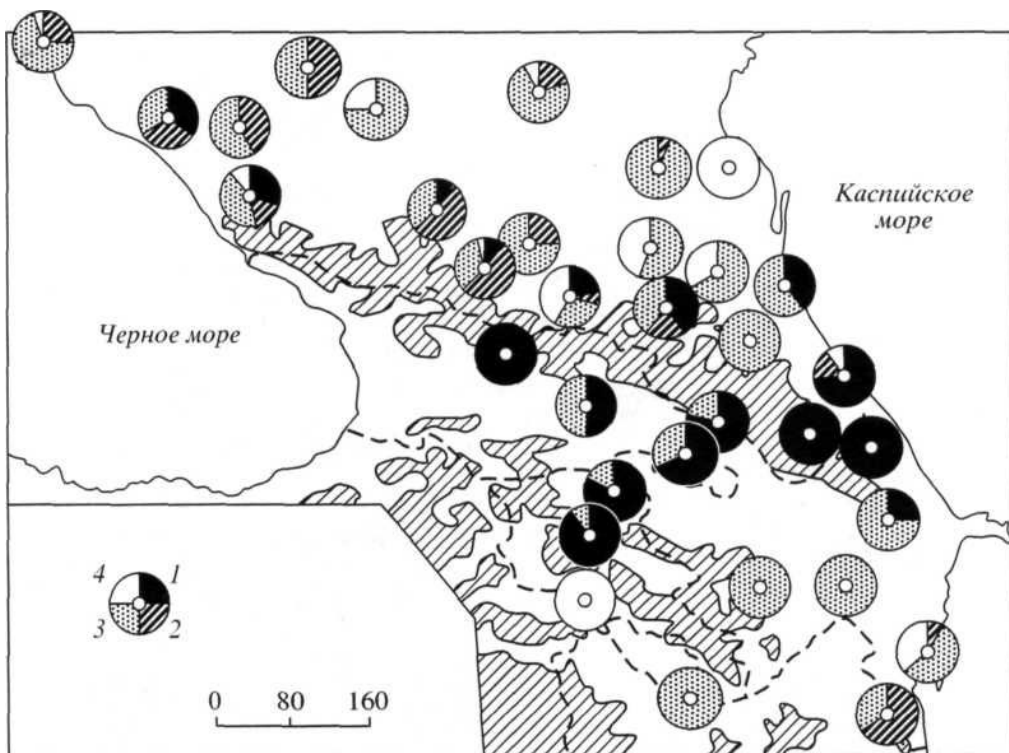
Фенотип "musculus" - мыши с относительно светлым брюхом, коротким хвостом, фенетическими признаками черепа, характерными для *M. m. musculus*. Такие мыши распространены по Северному Кавказу, они преобладают в выборках из высокогорных районов Большого Кавказа и континентальных, близким к пустыням, регионам Закавказья. Как показывают электрофоретические исследования, домовые мыши Северного Кавказа принадлежат к *M. m. musculus* [12].

Фенотип "domesticus" объединяет темнобрюхих мышей, иногда с альбиностическими пятнами на брюхе, размеры которых сильно изменяются в зависимости от региона. Длина хвоста у них равна или больше длины тела. Череп характеризуется большими, чем у предыдущей формы размерами, скуловой площадкой с выступающим углом, широким межглазничным сужением. У большинства особей в районе Закавказья имеется четыре

петли на  $M_1$  но у отдельных особей из южной части Грузии наблюдается характерная для *domesticus* редукция одной из петель. Эта форма распространена по Западному Закавказью и Армении, она проникает в Южный Дагестан.

К фенотипу "praetextus" относятся светлобрюхие мыши с коричневато-рыжим мехом на спине, длиной хвоста большей или равной длине тела, закругленной массетерной площадкой, относительно узким межглазничным сужением. Четыре петли на  $M_1$  свидетельствуют о близости этих мышей к *musculus*. Мыши этого фенотипа распространены по степям Азербайджана и, возможно, заходят в восточную часть Грузии.

В 1996—1998 гг. появились работы, посвященные изучению генетической изменчивости домовых мышей Индии, Ирана, Пакистана и Турции [42, 49, 74]. В Северной Индии и Пакистане были обнаружены популяции, обладающие не только повышенной генной изменчивостью, но и имеющие максимальное генное разнообразие, не встречавшееся ранее ни у *Mus musculus*, ни у *M. domesticus* (изучены аллозимы, мтДНК и



**Рис. 3.** Диаграмма встречаемости разных типов окраски брюха у домовых мышей Кавказа и Закавказья [64]: 1 - чернобрюхие; 2 - темно-серобрюхие; 3 - светло-серобрюхие; 4 - белобрюхие.

Ур-генный комплекс). Наличие повышенного генного разнообразия и уникальность многих аллелей в синантропных популяциях домашних мышей позволили предположить [42, 49], что Северная Индия является центром происхождения синантропных домашних мышей. Кроме того, на севере Индии были найдены костные останки представителя рода *Mus*, возраст которых составляет примерно 2 млн. лет и, которые вероятно, принадлежат предковой форме синантропных видов [72].

Увеличение уровня полиморфизма белков было обусловлено присутствием в популяциях домашних мышей Северной Индии восьми новых аллелей (*Got-1*<sup>60</sup>, *Mod-2*<sup>110</sup>, *Mpi-1*<sup>140</sup>, *Pgm-2*<sup>120</sup>, *Np-1*<sup>50</sup>, *Np-1*<sup>70</sup>, *Np-1*<sup>110</sup>, *Np-1*<sup>120</sup>), не обнаруженных авторами в исследованных популяциях *domesticus* и *musculus*, а также наличием всех известных ранее для *domesticus*, *musculus* и *castaneus* аллелей, за исключением *Hbb*<sup>s</sup> и *Idh-1*<sup>98</sup>. Аллель *Np-1*<sup>120</sup> найден только у домашних мышей Пакистана. У домашних мышей Северной Индии отсутствовали аллели: *Idh-1*<sup>120</sup>, найденный у мышей из Ирана; *Sod-1*<sup>120</sup> и *Es-1*<sup>98</sup>, которые встречались у так называемых *bactrianus* из Кабула. Следует отметить, что аллель *Np-1*<sup>120</sup> найден и в трех популяциях домашних мышей из Средней Азии [19]. Что касается домашних мышей Закавказья, то *Np-1*<sup>120</sup> не обнаружен у домашних мышей из Азербайджана, но встречается у мышей из Аджарии с частотой 0.031.

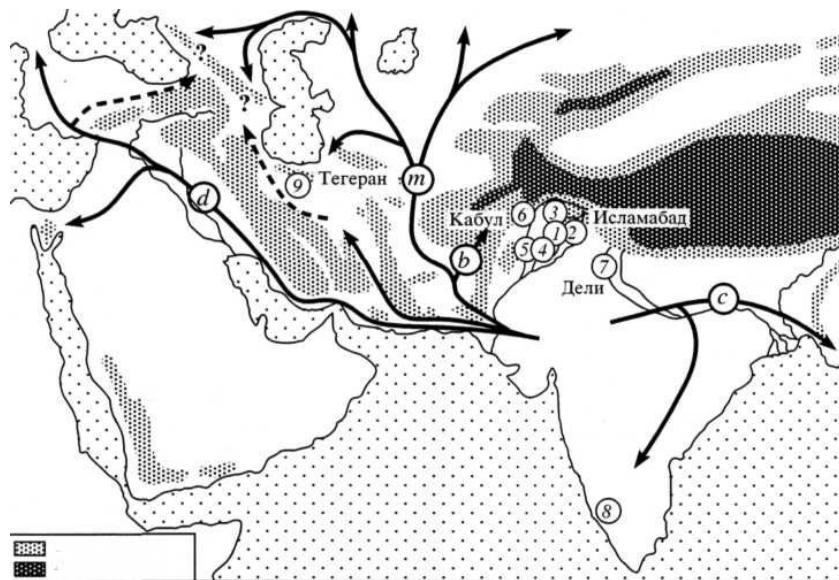
Подсчет генетических дистанций показал, что *domesticus*, *musculus*, *castaneus* и *bactrianus* ближе к домашним мышам из северной части Индии (средние гендистанции 0.15, 0.14, 0.06 и 0.12 соответственно), чем друг к другу (гендистанции от 0.17 для *musculus-castaneus* до 0.37 для *domesticus-musculus*). Наиболее близкой формой к домашним мышам Северной Индии оказалась *M. castaneus* [49].

Как отмечено в работе Дин и др. [49], если рассматривать Северную Индию как зону вторичного контакта синантропных видов домашних мышей, остаются без ответа следующие вопросы:

1. Каким был генетический состав популяций домашних мышей из центра ареала перед гипотетическим вторичным контактом?

2. Если допустить, что Северная Индия не является родиной домашних мышей, то где в таком случае находится центр их возникновения?

Учитывая все вышесказанное, авторы [42] предлагают возможный сценарий расселения домашних мышей из Северной Индии и становления синантропных видов (по их мнению, подвидов). На рис. 4 показаны возможные пути расселения предковых форм домашних мышей, давших начало разным видам. По мнению авторов [42], становлению видов способствовали особенности горного рельефа: в небольших долинах могли образовываться изоляты, существовавшие достаточно длительное время; "колыбелью" *M. domes-*



**Рис. 4.** Пути расселения предковых форм синантропных домашних мышей из центра возникновения в северной Индии [42]: *m* — *M. musculus*; *d* — *M. domesticus*; *b* — *M. bactrianus*; *c* — *M. castaneus*; 1-9 - выборки исследованных мышей.



ticus мог быть полумесяц плодородия на западе гор Загрос, а *M. musculus* - Закавказье или какая-то территория к востоку от Каспийского моря.

Согласно этой гипотетической модели происхождения и расселения тех видов домашних мышей, которые впоследствии перешли к синантропному образу жизни, Закавказье стало местом вторичного контакта трех форм: *domesticus*, *musculus* и "oriental" (по терминологии авторов [42]) и в этом регионе возникла обширная зона гибридизации [42, 49].

Группа американских исследователей [74] выдвинула другую гипотезу происхождения и расселения домашних мышей. В Йемене обнаружены домашние мыши, мтДНК которых существенно отличается от всех других синантропных видов. Авторы полагают, что на Аравийском полуострове обитает ранее неизвестный вид, названный ими *Mus gentilulus*. Присутствие этого вида на Аравийском полуострове трудно объяснить, исходя из описанной выше модели французских исследователей [74]. На основании реконструкции филогенетического древа домашних мышей по данным рестрикционного анализа мтДНК, Прагер с соавторами [74] приходят к выводу, что самой древней формой синантропных мышей была *M. domesticus*. Предковая форма *M. domesticus* могла обитать в долине Тигра и Евфрата в Месопотамии. Предки *M. gentilulus* расселились из Месопотамии в течение плейстоцена, когда климат Аравийского полуострова был более влажным и благоприятным, чем сейчас. В дальнейшем домашние мыши юга Аравийского полуострова двига-

лись на восток и запад и дали предков *M. castaneus* и *M. musculus*. Мы не будем проводить здесь подробный анализ этой модели, так как наша основная задача проанализировать причины повышенной генной изменчивости и высокого генного разнообразия синантропных популяций домашних мышей Закавказья.

Еще одна гипотеза, объясняющая высокий уровень генетического полиморфизма в популяциях Закавказья, была высказана и обоснована Милюшиниковым с соавторами [16, 18]. Развивая уже упоминавшуюся выше идею, согласно которой в Закавказье обитают недифференцированные формы домашних мышей со своим особым набором белковых генов [16], и учитывая данные о генетическом разнообразии домашних мышей Северной Индии, Ирана и Пакистана, авторы предположили [16], что популяции синантропных домашних мышей Закавказья представляют собой остатки рано дифференцировавшейся формы *Mus musculus* s. str., сохранившей реликтовый генфонд. В пользу этой гипотезы говорят следующие факты [18]:

1. В популяциях Закавказья не отмечено ни снижения фертильности, ни нарушения генного равновесия Харди-Вайнберга - признаков, характерных для зон гибридизации [6, 16].

2. В популяциях синантропных мышей Закавказья отсутствует градиент интрогрессии генов *domesticus* с запада на восток [70].

3. В популяциях домашних мышей этого региона обнаружено несколько аллелей, отсутствующих как у *M. musculus* так и у *M. domesticus*. Имен-

но эти аллели были найдены в популяциях Северной Индии и Пакистана [49], а также ранее в популяциях Туркмении и Таджикистана [15].

4. По параметрам исследовательского поведения домовые мыши популяции Аджарии из Батумского ботанического сада оказались наиболее близки к *M. musculus* [14].

Более подробно эти и другие факты анализируются в уже упоминавшейся выше работе [18].

Вероятно, "закавказский котел" можно рассматривать как весьма своеобразную зону гибридизации. В Закавказье могли встретиться, с одной стороны, уже дифференцированная форма *M. musculus* характеризующаяся высоким генетическим разнообразием, а с другой - уже сформировавшиеся *M. musculus* и *M. domesticus*, попавшие туда гораздо позже. Нельзя исключать и возможность последующих завозов этих форм человеком. О связи домовых мышей Закавказья с южными популяциями свидетельствует присутствие у них аллеля  $Hbb^p$  и отсутствие аллеля  $Hbb^s$  у домовых мышей Азербайджана и Армении. На наличие возможной гибридизации популяций Закавказья с уже дифференцировавшимися *M. domesticus* в районе Аджарии указывают следующие факты. Во-первых, аллель  $Hbb^s$ , характерный для *domesticus* Западной Европы, найден лишь у мышей из Аджарии и Абхазии [12, 64, 70]. Во-вторых, в Аджарии обнаружено преобладание Y хромосомы типа *domesticus*, в остальных же районах Закавказья распространён тип *musculus* [70].

В настоящее время трудно ответить на вопрос, как далеко простирается зона повышенного генного разнообразия. Исследования показали, что в Турции обитают, по всей видимости, *M. domesticus* [74]. По данным Прагер с соавторами [74] три экземпляра из Ирана обладали мтДНК, характерной для *domesticus*. Весьма интересен вопрос о том, проникают ли гены *domesticus* на север вдоль западного побережья Каспийского моря. У домовых мышей из Махачкалы присутствуют гены *domesticus* [63], у мышей из Грозного они не найдены [63] (рис. 2). Домовые мыши из Калмыкии (дельта Волги, пос. Цаган Аман) на основании изучения диагностических локусов *musculus-domesticus*, отнесены к *M. musculus* [63]. Однако при просмотре коллекционных экземпляров Зоологического музея МГУ нами обнаружены темноокрашенные домовые мыши из дельты Волги, хотя и без альбиностических пятен на брюхе. Это может служить косвенным указанием на наличие генов *domesticus* у мышей данного региона.

## ЗОНЫ ГЕННЫХ ИНТРОГРЕССИЙ АЗИИ

Зоны генных интрогрессий Азии наименее изучены. Генетические исследования синантропных домовых мышей выявили гибридный характер фауны домовых мышей Дальнего Востока

России [27-29, 52]. Значительные по площади зоны генных интрогрессий *musculus* и *castaneus* были обнаружены на юге Приморского края, в Туве и Забайкалье [28,29,52]. Высказано предположение, что зоны гибридизации Азии занимают обширные территории и в западной части в их формировании могут участвовать *musculus-domesticus*, а в восточной - *musculus-castaneus* [12, 28]. Дальнейшие исследования показали наличие как минимум трех крупных участков зон гибридизации: Приморье, Приамурье и Сахалин [4]. Данные по аллозимам и анализу мтДНК подтвердили участие в формировании зон *musculus* и *castaneus* [4,32, 88]. В Приморье были обнаружены сочетания аллелей, типичные не только для *musculus* и *castaneus*, но и для *domesticus*. В популяциях домовых мышей этих районов обнаружена высокая кариотипическая гетерогенность. Авторы приходят к выводу, что на юге Дальнего Востока России существует как минимум две зоны гибридизации домовых мышей: приморская и приамуро-сахалинская [4]. В их формировании принимали участие преимущественно азиатские формы домовых мышей, при этом каждая зона имеет свои особенности, пути и кратность вселений и характеризуются большим числом таксонов-основателей, включая, по-видимому, *M. castaneus*, *M. domesticus* и разные подвиды *M. musculus* (*M. m. raddei* и другие) [4, 32].

Данные анализа мтДНК и яДНК подтвердили возможность участия *domesticus* в формировании зон гибридизации в Приморье и Бурятии [30]. На основании изучения аллозимной дифференциации домовых мышей Приморского края, сделан вывод, что в формировании фауны домовых мышей Приморья в разной степени участвовали *M. d. castaneus*, *M. musculus ssp*, *M. m. homourus* и *M. m. gansuensis (=raddei)*. [34]. При этом не совсем ясно, какой подвид (подвиды) скрывается под названием *M. musculus ssp*. Авторы [34] не исключают, что это может быть ранее не описанный подвид *M. musculus*.

Существенное значение для понимания роли расселения домовых мышей с человеком и, следовательно, роли синантропизма в формировании зон гибридизации и эволюционной судьбе синантропных таксонов домовых мышей имеют результаты следующих работ [4, 30, 32, 34]. Во-первых, анализ, истории заселения людьми Приморья, проведенный Якименко с соавторами [34] убеждает в том, что зона гибридизации домовых мышей этого региона очень молода. Дело в том, что в Приморье домовые мыши не могут зимовать в открытых стациях, и вся их жизнь тесно связана с человеком. А это означает, что расселиться и закрепиться в этом регионе домовые мыши могли только с помощью человека. По мнению авторов [34], формирование зоны гибридизации в Приморье датируется второй третью XIX века, когда в

Приморье из Приамурья, Украины и Сибири началось переселение староверов. Впоследствии заселение региона домовыми мышами могло происходить из Китая, Кореи, Японии, Сибири, Приамурья и европейской части России [34]. Таким образом, история формирования этой зоны гибридизации существенно отличается от закавказской и полностью связана с расселением домовых мышей с человеком.

Не меньшее значение для очерченной нами проблемы взаимосвязи синантропизма и эволюционной судьбы синантропных таксонов домовых мышей имеет высокое генетическое сходство мышей среднего Поволжья и Приамурья, с одной стороны, и дифференциация локальных популяций г. Кяхта и с. Иннокентьевка, с другой [30]. Это свидетельствует об отсутствии строгой корреляции между генетической дифференциацией и пространственной изоляцией у синантропных домовых мышей и указывает на существенное значение торгово-транспортных связей в их расселении [30].

Наконец, представляются важными и результаты кариологических исследований домовых мышей из Турьего Рога, проведенных дважды с разницей в 11 лет [34]. Согласно более раннему исследованию, мыши этого поселка отнесены к двум кариоморфам, выделенным авторами у мышей Приморья [33]. Повторное исследование показало наличие у мышей маркерных хромосом, характерных для *gansuensis*-подобных форм, которые ранее не были обнаружены [34]. Авторы объясняют это резким увеличением в последние годы товарообмена с Китаем, что способствовало проникновению в Турий Рог домовых мышей из Китая.

Зона гибридизации Японских островов (подвид *M. m. molossinus*) сформировалась в результате многократного заселения разными таксонами синантропных домовых мышей [39, 65].

Приведенные в этом разделе факты свидетельствуют в пользу того, что зоны гибридизации Азии формировались в результате перемешивания разных таксонов домовых мышей при их расселении с человеком.

### ЗНАЧЕНИЕ ГИБРИДИЗАЦИИ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ СУДЬБЕ СИНАНТРОПНЫХ ТАКСОНОВ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ

Интрогрессивная гибридизация парapatрических таксонов домовых мышей - явление исключительное не только для мышевидных грызунов Палеарктики, но и для подотряда *Muomorph* в целом. До сих пор свободная гибридизация в этом подотряде для таксонов дискретных генетически, имеющих надежный морфологический диагноз и

огромные ареалы, исчисляющиеся миллионами квадратных километров, не была известна. Для этой систематической группы, где репродуктивная изоляция в значительной мере основана на химической коммуникации, даже случайная гибридизация в природе строго не доказана, в отличие от подотряда *Sciuromorpha*, где доминирует акустическая коммуникация и где широко распространена интрогрессивная гибридизация [20-23, 47, 73].

Как уже отмечалось выше, европейская зона вполне соответствует одной из существующих на сегодняшний день моделей узких зон гибридизации - модели "зоны напряжения" ("tension zone") [41, 77]. Некоторые авторы отмечают пониженную приспособленность гибридов по сравнению с исходными генотипами, косвенно подтверждающуюся повышенной зараженностью гибридов гельминтами и некоторыми патогенными микроорганизмами [66, 67].

Предположение о нестабильности развития гибридов не всегда находит подтверждение: так, показано, достаточно высокая стабильность развития гибридов из Дании [36] (флуктуирующая асимметрия черепов гибридов связана скорее с их гетерозисом, чем с нестабильностью развития [35]). Скрещивание *domesticus* и *musculus* в лабораторных условиях показывает, что размножаются, как правило, все сформированные пары. При этом не отмечается снижения каких-либо показателей размножения как в смешанных парах, так и в парах, состоящих из гибридов первого поколения, однако среди  $F_2$  были выявлены стерильные самцы [6, 7].

Зоны гибридизации Восточной Азии исследованы далеко не так хорошо как европейская. С нашей точки зрения, сам факт обитания гибридных особей на столь обширных территориях ставит под сомнение положение о пониженной приспособленности гибридов и, таким образом, о действии отбора, направленного против всех без исключения гетерозиготных гибридных генотипов. Правда, без детальных исследований мы не можем полностью отрицать такую возможность. Авторы [37, 50] подчеркивают, что существующие концепции не в состоянии объяснить все процессы, которые приводят к формированию и поддержанию зон гибридизации, и пытаются создать новую концепцию. Зоны гибридизации Азии могут быть рассмотрены в свете концепции, предложенной Арнольдом [37]. Согласно ее положениям, случаи скрещивания особей исходных генотипов и, следовательно, появления гибридов, происходят достаточно редко. Однако скрещивание потомков  $F_1$  с особями исходных генотипов и друг с другом - явление достаточно частое. Концепция признает внутренний отбор (endogeneous selection), действие которого направлено против особей

определенных гибридных генотипов, но благоприятствует другим. Последнее объясняется их повышенной приспособленностью к определенным условиям по сравнению с особями родительских генотипов. Таким образом, в результате гибридизации могут появляться новые эволюционные линии.

В целом следует отметить, что зоны гибридизации синантропных таксонов домашних мышей существенно отличаются по протяженности, участию разных таксонов в их формировании, истории формирования и роли расселения вместе с человеком.

Безусловно, очень сложно прогнозировать эволюционную судьбу гибридных популяций домашних мышей. Однако принимая во внимание обширные зоны генных интрогрессий и постоянное перемешивание генов разных синантропных таксонов в результате завоза домашних мышей (то есть, вследствие их синантропного образа жизни), можно предположить, с одной стороны, формирование новых таксонов в результате гибридизации, а с другой - "дедифференциацию" синантропных видов в результате их постоянного "перемешивания" при расселении с человеком. Подтверждением первому положению служит гибридное происхождение таксона *M. m. molossinus*, представители которого обитают на Японских островах и происходят от скрещивания *musculus* и *castaneus* [87]. По предположению Сэйджа и соавторов [77] *molossinus* обладают в настоящее время уже достаточно сбалансированным генотипом и достигли уровня подвидового обособления. Доказательством справедливости второго положения может служить гибридное происхождение домашних мышей Калифорнии [71]. Изучение популяции домашних мышей в районе озера Каситас по 35 энзимным локусам показало, что эта популяция происходит от скрещивания *M. d. domesticus* и *M. castaneus*.

Не меньший интерес в этом отношении представляют данные по генетической изменчивости домашних мышей из городских популяций. Анализ белковой изменчивости городских популяций *M. musculus* (гг. Брно, Москвы, Самарканда) показал, что они имеют огромный запас изменчивости, превосходящий любую природную популяцию [15, 19]. Как справедливо отмечают авторы [15, 19], городские популяции домашних мышей вобрала в себя гены с большей части ареала вида благодаря расселению вместе с человеком, а также за счет большого притока мигрантов в города из разных географических точек. По этой причине Милишников с соавторами [19] считают, что городские популяции непригодны для межвидовых сравнений домашних мышей: их генетическая структура адекватно не отражает изменчивость вида как естественно сложившейся генетической единицы. Авторы [15, 19] приходят к выводу, что

для межвидовых сравнений необходимо использовать дикоживущие или, по крайней мере, "полусинантропные" (сельские) популяции.

Городские популяции домашних мышей крупных городов можно рассматривать как своеобразные "зоны гибридизации" - центры "дедифференциации" синантропных видов домашних мышей. Определенную роль в формировании генетической структуры городских популяций могут играть и лабораторные мыши, сбжавшие из вивариев. Так, в комплексе зданий биологических институтов на Ленинском проспекте (в Москве) периодически попадают в ловушки перешедшие к свободному образу жизни лабораторные мыши и их потомки.

В связи с вышеизложенным следует отметить, что при решении вопроса о родине синантропных видов домашних мышей французские исследователи [42, 49], изучавшие генетическую изменчивость популяций Северной Индии и Ирана, использовали выборки как раз городских популяций, в том числе таких крупнейших городов, как Дели, Исламабад, Тегеран. Это в какой-то мере могло сказаться на полученных результатах.

Поскольку гибридизация синантропных таксонов - явление у домашних мышей достаточно частое, а зоны гибридизации могут быть довольно обширны, постоянно возникают новые генотипы, а как следствие и коадаптированные генные комплексы, которые могут быть "апробированы" отбором на приспособленность к тем или иным условиям обитания. Так как синантропные таксоны обладают высокой экологической пластичностью и хорошо приспособлены к самым разнообразным условиям существования, появление новых генотипов в результате гибридизации может быть весьма адаптивным явлением и способствовать выработке новых приспособлений к самым разнообразным условиям существования. Возможно, успешное и быстрое приспособление синантропных таксонов домашних мышей к постоянно изменяющимся условиям существования рядом с человеком (переход от жизни в примитивных жилищах древних людей к жизни в современных мегаполисах при постоянной выработке все более изощренных способов регуляции их численности человеком) в какой-то степени связано с гибридизацией, которая постоянно поставляла и представляет "на суд" отбора все новые и новые генотипы, обуславливая тем самым высокие темпы выработки новых поведенческих приспособлений.

Причины "нетипичности" надвидового комплекса домашних мышей в плане особенностей видообразования, наличия обширных зон гибридизации по сравнению с другими таксонами, входящими в *Muomorphia*, следует искать, с нашей точки зрения, в особенностях их образа жизни и,

прежде всего, в переходе к синантропии. Именно у синантропных домашних мышей мы находим классическое аллопатрическое видообразование, видообразование в результате хромосомных перестроек [45, 86], а также, вероятно, и в результате гибридизации.

Приведенные выше факты свидетельствуют в пользу важного значения гибридизации в эволюции синантропных видов домашних мышей, тесная взаимосвязь гибридизации и синантропии при этом очевидна. Пути расселения синантропных форм домашних мышей пересеклись в столь грандиозных масштабах именно в результате их перемещений с человеком. Так как процесс аллопатрического видообразования этих форм еще не был завершен, то пересечение путей расселения привело к гибридизации. Не исключено, что постоянно расселяясь вместе с человеком, отдельные особи *musculus* оказываются в пределах ареала *domesticus* и наоборот - происходит как бы "дедифференциация" видов в результате их "перемешивания". Подтверждением тому служат обнаруженная в Калифорнии гибридная популяция, возникшая в результате завоза двух разных видов домашних мышей [71], а также своеобразная генная структура популяций больших городов [19]. Иными словами, гибридизация приобрела столь существенное значение в эволюционной судьбе домашних мышей именно в результате их перехода к синантропному образу жизни. Сравнение синантропных видов с дикоживущими, у которых не наблюдается каких-либо "необычных" способов видообразования и гибридизации, подтверждает наше предположение о решающем значении синантропного образа жизни в эволюционной судьбе таксонов, входящих в надвидовую группу *Mus musculus s. lato*.

Работа поддержана РФФИ, гранты 01-04-48283, 00-04-55001 и ФЦП "Интеграция", грант Б0079.

Автор выражает глубокую благодарность ст. н. сотр. ИПЭЭ РАН А.Н. Милишникову за обсуждение данной работы и полезные замечания в ходе ее подготовки к печати.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аргиропуло А.И.* // Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3. Вып. 5. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 169 с.
2. *Виноградов Б.С.* // Зап. Кавк. музея. Сер. А. 1916. №3. С. 1.
3. *Котенкова Е.В.* Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus s. l.*: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2000. 55 с.
4. *Коробицина К.В., Якименко Л.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Ионекава Х.* // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / А.К. Агаджанян, В.Н. Орлов, ред. М.: РАН, 2000. С. 79.
5. *Лавренченко Л.А.* Систематический анализ надвидового комплекса *Mus musculus s. l.*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 25 с.
6. *Лавренченко Л.А.* // Зоол. журн. 1994. Вып. 73. С. 1669.
7. *Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш., Лялюхина СИ.* // Домовая мышь. В.Е. Соколов и др., ред. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 135.
8. *Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш.* // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение. / Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, ред. М.: Наука, 1994. С. 93.
9. *Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
10. *Межжгерин СВ.* // Докл. АН СССР. 1987. Т. 297. № 2. С. 503.
11. *Межжгерин СВ., Котенкова Е.В.* // Докл. АН СССР. 1989. Т. 304. № 5. С. 1272.
12. *Межжгерин СВ., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г.* // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, ред. М.: Наука, 1994. С. 37.
13. *Межжгерин СВ., Котенкова Е.В., Зыков А.Е., Михайленко А.Г.* // Синантропия грызунов и ограничение их численности / В.Е. Соколов, Е.В. Карасева, ред. М.: ИПЭЭ РАН, 1992. С. 231.
14. *Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Загоруйко Н.В.* // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих / В.Е. Соколов, В.В. Рожнов, М.А. Сербенюк, ред. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. С. 106.
15. *Милишников А.Н.* // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, ред. М.: Наука, 1994. С. 116.
16. *Милишников А.Н., Лавренченко Л.А., Рафиев А.Н., Орлов В.Н.* // Докл. АН СССР. 1990. Т. 311. № 3. С. 764.
17. *Милишников А.Н., Лавренченко Л.А., Рафиев А.Н., Орлов В.Н.* // Домовая мышь. В.Е. Соколов и др., ред. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 80.
18. *Милишников А.Н., Лебедев В.С., Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В.* Тез. докл. "Зоологические исследования в регионах России и сопредельных территориях". Нижний Новгород, 2002 (в печати).
19. *Милишников А.И., Рафиев А.Н., Орлов В.Н.* // Генетика. 1994. Т. 30. № 7. С. 906.
20. *Никольский А.А.* // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 2. С. 256.
21. *Никольский А.А., Семихатова С.Н., Мокеева М.Л., Кулаков С.С.* // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1976. Вып. 4. № 6. С. 25.
22. *Никольский А.А., Стариков В.П.* // Зоол. журн. 1997. Т. 76. Вып. 7. С. 845.

23. Никольский А.А., Янина И.Ю., Рutowская М.В., Формозов Н.А. // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 8. С. 1258.
24. Рафиев А.Н. Белковый полиморфизм домовых мышей (род *Mus*) на территории СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1990. 19 с.
25. Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина СИ. Биология домового и курганчиковой мышей. М.: Наука, 1990. 207 с.
26. Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авиафауне СССР. М.: Наука, 1983. 291 с.
27. Фрисман Л.В. // Эволюционные исследования Вавиловской темы. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 94.
28. Фрисман Л.В., Коробицина К.В. // Генетика. 1990. Т. 26. № 2. С. 2147.
29. Фрисман Л.В., Коробицина К.В., Якименко Л.В., Воронцов Н.Н. // Эволюционные генетические исследования млекопитающих. Тез. докл. Владивосток: ДВО АН СССР, 1990. Ч. 1. С. 35.
30. Челомина Г.В., Спиридонова Л.Н., Янекава Х., Мориваки К. // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / А.К. Агаджанян, В.Н. Орлов, ред. М.: РАН, 2000. С. 182.
31. Шидловский М.В. Определитель грызунов Закавказья. 2-ое изд. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 255 с.
32. Якименко Л.В., Коробицина К.В. // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных / А.К. Агаджанян, В.Н. Орлов, ред. М.: РАН, 2000. С. 188.
33. Якименко Л.В. // Эволюционные исследования Вавиловской темы. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 74.
34. Якименко Л.В., Коробицина К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Йонекава Х. // Генетика. 2000. Т. 36. № 1. С. 77.
35. Alibert P., Fel-Clair F., Manolakou K., Britton-Davidian J., Auffray J.-C. // Evolution 1997. V. 51. P. 1284.
36. Alibert P., Renaud S., Dod B., Bonhomme F., Auffray J.-C. // Proc. R. Soc. Lond. 1994. V. 258. P. 53.
37. Arnold M. L. Natural Hybridization and Evolution. Oxford: Oxford University Press, 1997. 215 p.
38. Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J., Chapman V.M., Moriwaki K., Nevo E., Thaler L. // Biochem. Genet. 1984. V. 22. P. 275.
39. Bonhomme F., Mivashita N., Boursot P., Catalan J., Moriwaki K. // Heredity. 1989. V. 63. P. 299.
40. Bonhomme F., Catalan J., Gerasimov S. et al. // Z. Saugetierkunde. 1983. B. 48. S. 78.
41. Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1993. V. 24. P. 119.
42. Boursot P., Din W., Anand R., Darvkhed D., Dod B., Von Deimling F., Talwar G.P., Bonhomme F. // J. Evol. Biol. 1996. V. 9. P. 391.
43. Britton-Davidian J. // Biol. J. Lin. Soc. 1990. V. 41. P. 27.
44. Britton-Davidian J., Nadeau J.N., Croset H., Thaler H. // Genet. Res. 1989. V. 53. P. 29.
45. Capanna E. // Evolutionary relationships among rodents / W.O. Luckett, J.L. Hartenberger, eds. N. Y.: Plenum Press, 1985. P. 643.
46. Christophe N., Baudoin C. // Anim. Behav. 1998. V. 56. P. 365.
47. Cothran E.G., Zimmerman E.G. // J. Mammal. 1985. V. 66. P. 489.
48. Cracraft J. // Speciation and its consequences / D. Otte, J.A. Endler, eds. Sinauer: Sunderland MA, 1989.
49. Din W., Anand R., Boursot P., Danielle D., Dod B., Jouvin—Marche, Orth A., Talwar G.P., Cazenave P.-A., Bonhomme F. // J. Evol. Biol. 1996. V. 9. P. 391.
50. Dowling T.R., Secor C.L. // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1997. V. 28. P. 593.
51. Edwards J.C., Barnard C.J. // Anim. Behav. 1987. V. 35. P. 533.
52. Frisman L.V., Korobitsina K.V., Yakimenko L.V. // Biol. J. Lin. Soc. 1990. V. 41. P. 65.
53. Harrison R.G. // Oxford Surveys in Evolutionary Biology. 1990. V. 7. P. 69.
54. Harrison R.G. // Hybrid Zones and the Evolutionary Process / R.G. Harrison, ed. Oxford: Oxford University Press, 1993. P. 3.
55. Hassinger J.D. // Field, zool. 1973. V. 60. P. 1.
56. Heptner W.G. // Zool. Anz. 1930. V. 89. P. 5.
57. Hewitt G.M. // Trends in Ecol. and Evol. 1988. V. 3. P. 158.
58. Hunt W., Selander R.X. // Heredity. 1973. V. 51. P. 11.
59. Kilgore M. W., Stewart G.L., Smatresk N.J. // J. Parasitol. 1988. V. 74. P. 721.
60. Korobitsina K.V., Yakimenko L.V., Frisman L.V. // Biol. J. Lin. Soc. 1993. V. 48. P. 93.
61. Kraft R. // Saugtiirkd. Mitt. 1984/85. B. 32. S. 1.
62. Marshall J.T. Identification and Scientific Names of Eurasian House Mice and their European Allies, subgenus *Mus* (Rodentia: Muridae). Virginia: Museum of Natural History, 1998. 80 p.
63. Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V. // Z. Zool. Syst. Evolut.-Forsch. 1992. B. 30. S. 180.
64. Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V., Mikhailenko A.G. // Z. Zaugetierkunde. 1998. B. 63. S. 154.
65. Minezawa M., Moriwaki K., Kondo K. // Jap. J. Genet. 1980. V. 55. № 5. P. 389.
66. Moulia C., Aussen J.P., Bonhomme F., Boursot J.T., Renaud F. // J. Evol. Biol. 1991. V. 4. P. 679.
67. Moulia C., Le Brun N., Dallas J., Orth A., Renaud F. // Parasitology. 1993. V. 106. P. 387.
68. Nance V., Vanlerberghe F., Nielsen J.T., Bonhomme F., Britton-Davidian J. // Biol. J. Lin. Soc. 1990. V. 41. P. 215.
69. Kraft R. // Saugtiirkd. Mitt. 1984/85. B. 32. S. 1.
70. Orth A., Lyapunova E., Kandaurov A., Boissinot S., Boursot P., Vorontsov N., Bonhomme F. // C.R. Acad. Sci. Paris. Sciences de la vie / Life sciences. 1996. V. 319. P. 435.
71. Orth A., Adama T., Din W., Bonhomme F. // Genome. 1998. V. 41. P. 104.
72. Patnaik R., Auffray J.-C., Jaeger J.-J., Sahni A. // Cr. Acad. Sci. Paris III. 1996. V. 5. P. 120.
73. Patton J.L., Smith M.F., Price R.O., Hellenthal R.A. // Great. Bas. Nat. 1974. V. 44. P. 431.