

УДК 599.591.5

МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ И ИХ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ НАДВИДОВОГО КОМПЛЕКСА MUS MUSCULUS SENSU LATO

© 2010 г. Е. В. Котенкова, А.Н. Мальцев

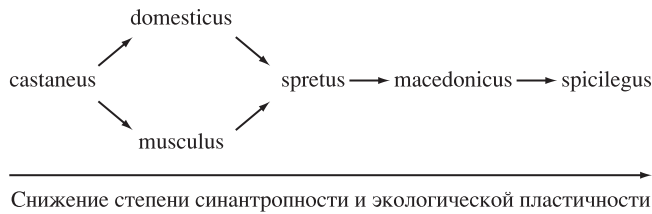
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

Анализируется роль межвидовых взаимоотношений в эволюционной судьбе синантропных таксонов домовых мышей. Рассмотрены взаимоотношения между разными видами домовых мышей, с другими видами мелких млекопитающих, а также особенности взаимосвязей с человеком, что можно считать одним из наиболее значимых факторов эволюции комменсальных видов. Предложена гипотеза, согласно которой становление синантропного образа жизни домовых мышей связано с появлением построек человека. Домовые мыши были вытеснены из открытых местообитаний в новую экологическую нишу более конкурентоспособными в этих условиях видами мелких млекопитающих. Весь период эволюции *M. musculus* и *M. domesticus* можно условно разделить на два этапа: до появления человеческих построек, начала интенсивного развития земледелия и перехода домовых мышей к синантропному образу жизни (примерно 8–7 тысячелетие до н.э.) и после такого перехода, когда решающим фактором эволюционной судьбы этих таксонов стала человеческая деятельность во всем ее многообразии.

ВВЕДЕНИЕ

Процессы адаптации грызунов к обитанию в антропогенезированной среде, в том числе в населенных пунктах и городах, активно изучаются биологами разных специальностей: этологами, физиологами, экологами, зоологами, зоопсихологами и др. Особое место среди этих исследований занимают работы в области изучения феномена синантропии. Как уже отмечалось нами ранее [10], можно выделить несколько подходов к объяснению феномена синантропии: эколого-этологический [4, 39], в том числе основанный на анализе межпопуляционных взаимосвязей синантропных грызунов и человека [22]; эколого-физиологический [47] и зоопсихологический [26]. При этом надвидовой комплекс домовых мышей *Mus musculus sensu lato* представляет собой уникальную модельную группу для изучения адаптаций к комменсальному образу жизни и его становлению в процессе эволюции, так как включает близкородственные виды разной степени синантропности. В этот надвидовой комплекс входят две дивергентные группы: синантропные домовые мыши (*Mus musculus*, *M. domesticus*, *M. castaneus*) и дикоживущие (*M. spicilegus*, *M. macedonicus*, *M. spretus*, *M. sylvaticus*) [46, 76]. Синантропные и дикоживущие виды симпатричны и не скрещиваются между собой в природе, но гибридизируют

в лаборатории [20, 46]. Синантропные таксоны домовых мышей парапатричны и скрещиваются между собой в местах контакта ареалов, в то время как дикоживущие виды – аллопатричны [76]. Комменсальные виды характеризуются высокой степенью эврибионтности и широко расселились по Земному шару с помощью человека, населяя как материки, так и острова [18]. На основании анализа экологии и особенностей образа жизни домовых мышей [10] был сделан вывод, что по степени снижения экологической пластичности и степени взаимосвязи с человеком их можно расположить как показано на рисунке. Считается, что особи *M. castaneus* обитают исключительно в постройках людей [64, 75], что, по нашему мнению, связано, скорее всего, с недостаточной изученностью экологии данного вида. *M. musculus* и *M. domesticus* – два наиболее экологически пластичных вида, представители которых обитают как в постройках человека, так и открытых местообитаниях. *M. spretus* встречаются в разнообразных природных местообитаниях, но в редких случаях заходят в постройки [75]. *M. macedonicus* населяют природные стации, сведения о связи с жилищем или хозяйственными постройками в литературе отсутствуют. Курганчиковые мыши *M. spicilegus* – обитатели агроценозов, причем относятся к наиболее многочисленным видам [28, 35]. Для мышей этого вида характерно



Ряд таксонов домашних мышей, расположенных по мере снижения степени синантропности.

создание специальных сооружений – курганчиков (с запасами корма), в которых зверьки проводят зиму. Экология недавно описанного нового вида *M. surgiacus* исследована еще недостаточно.

Цель настоящего обзора – анализ роли межвидовых взаимоотношений в эволюционной судьбе синантропных таксонов домашних мышей. Обсуждаются взаимоотношения разных видов домашних мышей между собой и с другими мелкими млекопитающими, а также с человеком, особенности взаимосвязей с которым являются одним из наиболее значимых факторов эволюции комменсальных видов.

МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ СИНАНТРОПНЫХ ВИДОВ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ С СИСТЕМАТИЧЕСКИ ДАЛЕКИМИ ЭКЗОАНТРОПНЫМИ ВИДАМИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Рассмотрим конкурентоспособность и агрессивность синантропных домашних мышей в связи с их межвидовыми взаимоотношениями с экзотропными видами мелких млекопитающих. По данным ряда авторов, взаимоотношения между домашними мышами и другими видами грызунов в населенных пунктах носят конкурентный характер. Как отмечает Кучерук [17], более 20 видов грызунов, обитающих в населенных пунктах на территории бывшего СССР, в той или иной степени склонны к синантропии. Однако домашние мыши препятствуют проникновению других видов грызунов на занятую ими территорию. Так, по данным Лавровского и Колесникова [21], в Дагестане по мере подъема в горы встречаемость домашних мышей в строениях сокращается с 95.5% в полупустынном поясе до 56.55% в высокогорном, при этом встречаемость лесных мышей изменяется прямо противоположным образом, возрастая с 4.5 до 43.5%. При вселении в населенные пункты домашних мышей, где ранее они не встречались, численность экзотропных видов падает [4, 23]. Диаметрально противоположные процессы на-

блюдаются на территории покинутых населенных пунктов [37]. В отсутствие домашней мыши различные типы строений активно заселяются другими видами грызунов [31]. Аналогичные результаты получены на Звенигородской биостанции МГУ [14, 15]. Показано, что лесные мыши* и рыжие полевки лишь эпизодически встречались в строениях, заселенных оседлыми группировками домашних мышей, однако часто попадались в ловушки в тех домах, где домашних мышей не было. Для изучения механизмов такого вытеснения домашними мышами других видов грызунов проводили попарные ссаживания домашних мышей с лесными мышами и рыжими полевыми в разных сочетаниях. Оказалось, что на освоенной территории самцы домашних мышей проявляли агрессивное поведение по отношению к самцам и самкам рыжих полевок. На нейтральной и освоенной полевыми территории резкого проявления агрессии со стороны домашних мышей не отмечено, тем не менее полевки избегали контактов с домашними мышами. Таким образом, полученные данные свидетельствуют в пользу того, что домашние мыши способны активно изгонять рыжих полевок с занятой ими территории [15]. При ссаживании с лесными мышами показано, что максимальное число агрессивных взаимодействий инициировали самцы домашних мышей. Самки проявляли агрессию в основном на своей территории. Лесные мыши были агрессивны на своей территории, а самки могли проявлять агрессию к самкам домашних мышей даже на территории, освоенной последними. Тем не менее можно говорить о доминировании домашних мышей над лесными. После проведения дератизации и исчезновения домашних мышей из построек некоторые из них активно посещались лесными мышами и рыжими полевыми. Таким образом, механизмом предотвращения заселения построек дикими видами грызунов может служить прямая агрессия со стороны домашних мышей, а также избегание другими грызунами занятой ими территории [15]. Этот вывод был подтвержден и наблюдениями за стабильными группировками домашних мышей, обитающими в помещении 20 м². Все представители своего и других видов (лесные мыши, рыжие полевки, джунгарские хомячки, полевки экономки) погибали в течение нескольких суток после подсаживания на территорию, занятую стабильной группировкой домашних мышей, в результате агрессии со стороны резидентов. Максимальную агрессивность проявлял доминантный самец. Погибли

* Согласно современным представлениям, на территории Подмосковья обитает *Sylvaemus uralensis*, которых ранее называли лесными мышами *Apodemus sylvaticus* [29].

также все самостоятельно проникшие на территорию домовых мышей мелкие грызуны. Таким образом, наличие в строении стабильной группировки домовых мышей служит надежной гарантией от проникновения в него других видов грызунов [14].

Иная картина наблюдалась при совместном обитании дикоживущих представителей *M. musculus* и полуденных песчанок в Калмыкии [12, 13]. В совместных поселениях индивидуальные участки домовых мышей перекрывались независимо от половой принадлежности. После вылова всех песчанок на одном из исследованных участков распределение мышей сразу же изменилось: они заняли освободившееся пространство. При этом участки самок не изменились в размерах, но перестали перекрываться. Участки самцов также увеличились, хотя сохранилось их перекрывание, но в значительно меньшей степени. По мнению авторов, проведенный эксперимент показал, что в присутствии песчанок группировки домовых мышей находились в угнетенном состоянии, что проявлялось в низкой подвижности, отсутствии размножения и крайне малой абсолютной численности при достаточно высокой относительной плотности. Лабораторные эксперименты подтвердили доминирование полуденных песчанок над домовыми мышами. Было показано, что мыши в наибольшей степени подвергались нападению со стороны взрослых самок песчанок, в меньшей степени со стороны взрослых самцов и молодых особей. Элементы агрессивного поведения у домовых мышей отмечены только по отношению к молодым песчанкам, причем исключительно со стороны самцов. В отдельной серии опытов показано, что мыши, привезенные из Калмыкии, в отличие от зверьков, отловленных в Москве, и калмыцких мышей, родившихся в виварии, избегали запах полуденных песчанок [12]. Таким образом, полученные данные свидетельствуют, что домовые мыши способны вытеснять мелких грызунов из строений, однако в природе они могут быть менее конкурентоспособными по сравнению с дикоживущими видами. Следует, конечно, учитывать, что полуденные песчанки крупнее домовых мышей, а на основании обзора данных, касающихся межвидового доминирования во время непосредственных контактов, Грант [57] приходит к выводу, что доминируют обычно представители более крупного вида. Однако, как отмечалось выше, *M. musculus* доминировали над более крупными полевками-экономками.

Ряд данных получен и для другого синантропного вида – *M. domesticus*. Сведений, касающихся межвидовых взаимоотношений *M. domesticus*

и других видов мелких грызунов в постройках человека, очень мало. Гораздо больше исследований посвящено вопросам межвидовой конкуренции *M. domesticus* и других видов в открытых местообитаниях. В постройках ранчо в Британской Колумбии было показано, что численность *M. domesticus* и *Peromyscus maniculatus* взаимосвязана, при этом при максимальной численности одного вида численность другого – минимальна [74]. При удалении (с помощью отлова) *M. domesticus* из сараев, где хранились корма сельскохозяйственных животных, отмечалось возрастание числа отловов *P. maniculatus* на свободной от мышей территории. На теле хомячков обнаружены следы укусов, что свидетельствовало об агрессивных взаимодействиях зверьков. Возможно, в постройках ранчо вытеснение хомячков мышами могло быть обусловлено агрессивными взаимодействиями. В других работах показано, что у *Mus* и *Peromyscus* драки чаще наблюдаются между кон-, чем гетероспецификами, при этом мыши обычно доминировали над хомячками [41, 59]. Поэтому было высказано предположение, что вытеснение одного вида другим может происходить не в результате прямой агрессии, что, по видимому, имеет место в постройках человека, а обусловлено иными причинами. Показано, что *M. domesticus* и хомячки *Peromyscus polionotus* в течение 12 лет обитали на одних и тех же заброшенных полях в Южной Каролине, США, после того как в этом районе исчезли поселения человека, а поля не возделывались. Предполагается, что эти виды занимали одну и ту же экологическую нишу, питаясь семенами растений и некоторыми беспозвоночными. При этом численность хомячков (максимально 15 особей на 1 акр) была всегда выше, чем мышей. Хомячки вели оседлый образ жизни, в то время как среди мышей преобладали мигранты, а их плотность не превышала трех особей на 1 акр [48]. Было показано, что численность популяции двух этих видов, обитающих в одних стациях, связана обратной зависимостью [56]. Опыты, проведенные в вольере, подтвердили наличие конкурентных взаимоотношений между этими видами. В вольере площадью 1 акр были исследованы конкурентные взаимоотношения *M. domesticus* и *P. polionotus*. В начале эксперимента домовые мыши и хомячки занимали разные участки вольеры. Постепенно *P. polionotus* начали заселять территорию, где обитали мыши, что привело к полному вымиранию последних через 6 месяцев [48]. Автор предположил, что эти виды конкурировали, скорее всего, за корм, а не за пространство, так как агрессивные взаимодействия между ними не были зафиксированы.

При содержании в лаборатории особи этих видов предпочитали семена одних и тех же растений, при этом, в отличие от мышей, хомячки обладали способностью отыскивать семена растений в песчаной почве. Впоследствии эксперимент был повторен с некоторыми изменениями, но с тем же результатом [49]. Сначала в декабре 1960 г. в выгородку выпустили двух самцов и трех самок домовых мышей, а через 6 месяцев в июне 1961 г. четырех самцов и пять самок хомячков. В период с декабря по июнь, когда домовые мыши обитали в выгородке в отсутствие хомячков их плотность не изменилась. После подселения хомячков численность двух видов начала увеличиваться. Затем количество домовых мышей резко снизилось, а к концу эксперимента остался всего лишь один самец, в то время как численность хомячков составляла 20–29 особей. После запуска в выгородку хомячки обитали изначально там, где мышей не было, но постепенно заселяли территорию, занятую домовыми мышами. Так как на теле зверьков не было заметно следов от укусов, то предполагается, что агрессивные взаимодействия между ними отсутствовали, а соперничество носило непрямой характер, определяясь способностью видов конкурировать за корм. Полученные данные показывают, что эти виды могут сосуществовать при наличии достаточного количества корма, но хомячки оказываются более конкурентоспособными, если корм ограничен [49].

Согласно анализу собственных и литературных данных, Бриз и Смит [45] предположили, что взаимоотношения *M. domesticus* и *P. polionotus* могут зависеть и определяться следующими факторами. Особи этих видов не встречаются вместе в одних и тех же норах, хотя домовые мыши часто занимают норы, вырытые хомячками. По мнению авторов, более высокая агрессивность мышей, характерная для ссаживаний представителей этих видов в лабораторных условиях, согласно данным Кинг [59], не реализуется в данном случае в открытых местообитаниях. При снижении численности *P. polionotus* (например, в результате агротехнических мероприятий) домовые мыши заселяют свободные от хомячков поля из расположенных по соседству построек человека, используя при этом норы, вырытые *P. polionotus*. Мыши могут заселять также открытые местообитания в случае падения численности хомячков в результате хищничества. Показано, что кошки предпочитают охотиться на *P. polionotus* по сравнению с мышами, уничтожая существенную часть популяции. Таким образом, по мнению авторов, корм далеко не всегда является фактором, определяющим исход конкурентных отношений двух этих

видов. Не меньшее значение может иметь наличие свободного пространства, хищники и структура почвы, поскольку хомячки роют лучше, чем домовые мыши [45]. Последнее предположение согласуется с данными Ньюсом [69], полученными при изучении домовых мышей в Австралии. Резюмируя вышеизложенное, следует отметить, что в постройках *M. domesticus* доминируют над представителями рода *Peromyscus*, которых могут вытеснять с занятой ими территории в результате прямой агрессии. Однако в открытых местообитаниях, где прямые межвидовые агрессивные взаимодействия зверьков маловероятны, особое значение приобретают “непрямые” конкурентные отношения за корм, убежища и другие ресурсы окружающей среды. В этой ситуации домовые мыши оказываются менее приспособленными и конкурентоспособными, чем представители рода *Peromyscus*, что определяет постепенное вытеснение домовых мышей хомячками.

Как уже отмечалось выше, *M. domesticus* представляет собой наиболее широко расселившийся вид, который был завезен человеком на многие острова. Особое место при анализе межвидовых взаимоотношений *M. domesticus* и других мелких грызунов принадлежит данным, полученным по островным популяциям. Такие данные дают возможность анализировать конкурентоспособность *M. domesticus* в двухвидовых и многовидовых сообществах, а завоз на остров того или иного нового вида является, по существу, экспериментом, проведенным в естественных условиях. На островах, где отсутствуют другие конкурирующие с ними виды, синантропные грызуны в силу их высокой экологической пластичности могут населять самые разнообразные места [77]. Показано, что при заселении острова Брукс (Сан Франциско) полевыми *Microtus californicus*, где резидентным видом были домовые мыши [63], по мере роста численности вселенцев происходило постепенное вытеснение домовых мышей до полного вымирания в течение 14 месяцев [62]. До случайного завоза на остров нескольких экземпляров полевок в 1958 г. и в предшествующий год плотность популяции домовых мышей была очень высокой. По мнению авторов, падение численности домовых мышей вызвано их конкуренцией с *Microtus californicus* за корм и пространство, но полное вымирание мышей нельзя объяснить только одним фактором – конкуренцией с полевыми. В лабораторных условиях было отмечено, что полки доминировали над мышами в 87.5% столкновений [62]. В этих опытах двух полевок подсаживали в клетку размерами 33.5 × 31 дюйм, где до этого в течение 4 дней уже жила пара домовых мышей.

В трех из четырех клеток выжили все четыре зверька. В одной из клеток самка полевки родила детенышей, а самец и самка домовая мышь погибли в результате агрессии со стороны этой самки. Возможность прямой агрессии со стороны полевок подтверждена и в других экспериментах [53]. Было отмечено размножение домовых мышей в присутствии полевок, которые иногда поедали детенышей мышей. Показано также, что индивидуальные участки *M. domesticus* оказались меньше по площади при совместном обитании с *Microtus californicus*, чем в отсутствие представителей этого вида [73].

В прибрежной зоне на юге Калифорнии были проанализированы конкурентные взаимоотношения в трехвидовом сообществе [43], включавшем *Microtus californicus* (доминирующий вид), *M. domesticus* и *Reithrodontomys megalotis* в свете модели “милолетного вида” (fugitive species model). Согласно этой гипотезе, в том случае, если один вид доминирует над другим во всех местообитаниях, последний может выжить лишь в том случае, если будет быстро заселять по той или иной причине свободные от первого вида территории. Такие свободные участки могут возникнуть, например, в период падения численности доминирующего вида или в результате его изъятия хищниками. Во время проведения полевых исследований и экспериментов на шести полях, расположенных в радиусе 8 км, динамика численности *Microtus californicus* была асинхронной. Показано, что в лабораторных опытах *Microtus californicus* доминировали над *M. domesticus* в двенадцати опытах из десяти. В двух опытах доминанта выявить не удалось. При этом агрессивность зверьков была очень высокой во всех тестах. *Microtus californicus* доминировали также и над *Reithrodontomys megalotis*, хотя агрессивность зверьков в этих опытах не была столь высока. Следует отметить, что попарные ссаживания проводили в камере, где каждый зверек осваивал половину территории, после чего убирали разделительную перегородку, позволяя грызунам свободно контактировать. Однако в работе не приводятся данные по половой принадлежности ссаживаемых особей [43]. После падения численности и исчезновения *Microtus californicus* с территорий, интенсивность размножения *M. domesticus* и *Reithrodontomys megalotis* достоверно возросла. Предполагается, что домовые мыши избегают калифорнийских полевок, которые доминируют над ними при встречах, поскольку они крупнее. Показано, что хищники чаще вылавливают полевок по сравнению с *M. domesticus* и *R. megalotis*, поэтому, когда освобождаются занятые ранее по-

левками участки, то другие виды получают возможность занимать их. Обычно на этих участках больше растительности, подходящей в качестве укрытий и для сооружения гнезд. Полученные данные подтверждают гипотезу “милолетного вида”, поскольку показано, что *M. domesticus* и *R. megalotis* быстро заселяют участки, где обитали полевки. После их исчезновения они попадают в более благоприятные условия и начинают интенсивно размножаться. Полученные данные показывают, что быстрая смена роли и взаимная перестройка функциональных частей популяции важна не только при восстановлении численности вида, но и при конкуренции с другими видами грызунов.

С помощью математических методов была проанализирована гипотеза, согласно которой конкурентное доминирование имеет для шести видов грызунов, населяющих остров Эсатаг (Assateague Island), Вирджиния, США, большее значение в распределении по территории, чем особенности данного местообитания, в частности, растительности [54]. Существенное значение конкуренции выявлено только для домовых мышей, в то время как для других видов оно не имело значения или было минимальным. Интенсивная конкуренция отмечена для домовых мышей фактически со всеми другими видами мелких млекопитающих, населяющих остров (*Peromyscus leucopus*, *Zapus hudsonius*, *Microtus pennsylvanicus*, *Crytotis parva*, *Oryzomys palustris*) [72]. Как справедливо отмечают авторы, возможность “конкурентной коэволюции” с другими видами грызунов для домовых мышей явление маловероятное, поскольку *M. domesticus* представляет собой инвазивный вид [54].

В связи с конкурентными взаимоотношениями между *M. domesticus* и *Apodemus sylvaticus* Бери и Трикер [42] провели сравнительные исследования на небольших островах (Великобритания). Учитывались результаты отловов мелких грызунов и динамика поселений людей на этих островах. На острове Св. Килда домовые мыши вымерли через 18 месяцев после того, как люди покинули остров. Возможно, они лишились кормовой базы. Однако одна из возможных причин может заключаться в том, что они не выдержали конкуренции с лесными мышами *Apodemus sylvaticus* в отсутствие человека. Этот вывод подтверждается тем фактом, что на необитаемых островах известны многочисленные популяции домовых мышей. Показано, что на островах Шетланд (Фоула – Foula) и Файа домовые и лесные мыши могли обитать в непосредственной близости друг от друга, хотя в постройках отлав-

ливались преимущественно домовые мыши. Во время проведения исследований на этих островах были небольшие по численности человеческие поселения.

В центральной Италии исследовали сезонную динамику двух этих видов в прибрежной Средиземноморской зоне. Показано, что сезонные пики численности у двух этих видов находятся в противофазе, т.е. при увеличении численности одного вида численность другого минимальна. Максимальная плотность населения отмечена у *A. sylvaticus* весной и осенью, а у домовых мышей – зимой, когда плотность населения лесной мыши понижается. Предполагается, что такой характер сезонной динамики численности может быть одним из механизмов снижения конкуренции между видами [44]. Многофакторный анализ распределения по биотопам выявил также наличие пространственного разграничения видов, что определялось количественными различиями в составе растительного покрова и особенностями почвы.

По данным Мортон [66], в Австралии *M. domesticus* в плохую погоду и при нехватке корма могут “скучиваться” в общих гнездах из травы под камнями и впадать в состояние торпора вместе с мелким сумчатым аборигенной фауны *Sminthopsis crassicaudata*. Это животное питается преимущественно насекомыми и не является в этом плане конкурентом домовых мышей, однако в лаборатории представители этого вида могут убивать мышей и поедать их. Вероятно, такое случается и в природе. Тем не менее при неблагоприятных условиях оба вида идут на компромисс, чтобы снизить энергетические затраты.

Нами описан и отчасти исследован новый феромональный эффект: подавление размножения девственных самок восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*) запахом мочи синантропных домовых мышей [7]. Как уже отмечалось, мелкие грызуны, склонные к факультативной синантропии, редко встречаются в постройках человека вместе с домовыми мышами. Одна из причин – их вытеснение из построек в результате прямой агрессии со стороны домовых мышей. Однако воздействие может быть не прямым, а косвенным. Так, в цикле работ показано, что запах хищников существенно влияет на размножение домовых мышей и серых крыс [55, 68].

Мы высказали предположение, что запах синантропных домовых мышей может оказывать влияние на эффективность размножения мелких грызунов, склонных к факультативной синантропии, и проверили его экспериментально [7]. Было

показано, что запах мочи синантропных домовых мышей существенно подавляет размножение вперые спарившихся с самцами самок восточноевропейской полевки (*Microtus rossiaemeridionalis*). В опытах при нанесении на подстилку в клетках, где содержали полевок, мочи домовых мышей число появившихся на свет детенышей резко сокращалось. Не найдено подавляющего влияния запаха мочи мышей на уровень тестостерона в сыворотке крови и его содержании в семенниках, количество сперматозоидов в эпидидимисах и массу семенников у самцов [11]. Таким образом, феромоны мочи синантропных мышей не оказывают фатального влияния на тестикулярную функцию полевок, препятствующую их размножению. Однако это не исключает возможности супрессивного эффекта запаховых сигналов мочи мышей на половую мотивацию или элементы сексуального поведения у полевок, что может быстро и эффективно исключить их из числа размножающихся особей. Такое подавление размножения самок может быть одним из способов вытеснения из построек человека склонных к факультативной синантропии полевок комменсальными видами домовых мышей. До сих пор наличие резкого запаха, присущего синантропным видам, не находило объяснения и, по мнению исследователей, противоречило правилам адаптации, так как явно сигнализировало хищникам о месте нахождения зверька. Возможно, наличие резкого запаха могло закрепиться в ходе эволюции домовых мышей как способ подавления размножения других видов грызунов, что способствовало их вытеснению из построек человека как особой экологической ниши.

Итак, на основании приведенных выше фактов, можно предположить, что представители двух синантропных видов домовых мышей доминируют при прямых контактах с представителями других склонных к синантропии видов именно в постройках человека, препятствуя их заселению этими видами. Однако в открытых местообитаниях, где конкурентные отношения определяются не столько поведенческими взаимодействиями, сколько иными причинами (успешностью конкуренции за корм, отношению к погодным условиям, способностью рыть норы и т.п.) домовые мыши практически всегда уступают другим видам грызунов. Они способны заселить разнообразные местообитания (например, на островах, где нет других мелких млекопитающих) в том случае, если не встречаются с конкурирующими видами.

Складывается впечатление, что, будучи в высшей степени экологически пластичными, синантропные виды домовых мышей способны

использовать самые разнообразные местообитания. Но при завозе человеком в то или иное место они сталкиваются с хорошо приспособленными к данным условиям другими видами мелких млекопитающих и не выдерживают конкуренции в открытых биотопах. Кроме того, будучи инвазивными видами, синантропные домовые мыши не могли подвергаться процессу длительной коэволюции с сосуществующими вместе аборигенными видами и входящими в состав того или иного сообщества. Речь идет, конечно, о тех регионах, где низкие температуры не являются лимитирующим фактором для обитания домовых мышей в открытых стациях. В результате той нишей, где они “вне конкуренции”, становятся постройки человека. При расселении с человеком домовые мыши должны были попадать в открытые стации в уже сформировавшиеся сообщества мелких млекопитающих, где они далеко не всегда могли найти свободную экологическую нишу.

МЕЖВИДОВЫЕ ОТНОШЕНИЯ БЛИЗКОРОДСТВЕННЫХ ВИДОВ НАДВИДОВОГО КОМПЛЕКСА MUS MUSCULUS S. LATO

В связи с вышеизложенным рассмотрим данные, касающиеся степени агрессивности домовых мышей из разных популяций, а также относительной конкурентоспособности и агрессивности разных видов домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. l. Уровень агрессивности домовых мышей *Mus musculus* из разных популяций существенно различается. Показано, что уровень агрессивности у мышей из Северо-Западного Прикаспия весьма низок, но резко возрастает при длительном содержании зверьков в условиях вивария [16]. Следует отметить, что это характерно для животных из того же региона, которые были исследованы и в связи с межвидовой агрессивностью мышей и полуденных песчанок. Не исключено, что угнетенное состояние домовых мышей в совместных поселениях с песчанками могло быть обусловлено низким уровнем не только внутривидовой, но и межвидовой агрессивности домовых мышей из этих популяций.

Несмотря на все оговорки, касающиеся высокой внутривидовой изменчивости агрессивности, в ряде экспериментальных работ показано, что представители *M. domesticus* агрессивнее, чем *M. musculus* [67, 78, 79]. В данной главе нас в первую очередь будет интересовать не относительная внутривидовая агрессивность представи-

телей разных видов, а доминирование особей одного вида над другим.

При изучении агрессивного поведения *M. domesticus* и *M. musculus* из Дании (зверьки отловлены недалеко от зоны гибридизации) показано, что *M. domesticus* более агрессивны, чем *M. musculus*. Это обуславливало исход попарных ссаживаний самцов *M. domesticus*, которые доминировали над *M. musculus* в 22 опытах, в то время как *M. musculus* – лишь в одиннадцати. По мнению автора [78], такие различия в агрессивном поведении могут оказывать влияние на особенности генетической “архитектуры” европейской зоны гибридизации между этими видами. При сравнении двух синантропных видов в других опытах также обнаружено, что *M. domesticus* доминирует над *M. musculus* [79]. Когда убирали перегородку между двумя отделениями клетки, в одном из которых жил самец *M. musculus*, а в другом – *M. domesticus*, самцы последних достоверно чаще становились доминантами (в 13 опытах из 15, в двух опытах агрессивность вообще не проявлялась). В том случае, если убирали перегородку, разделяющую территорию двух групп (группы были сформированы из трех самцов и трех самок), одна из которых состояла из представителей *M. musculus*, а другая – *M. domesticus*, доминантами становились самцы последних, так как по массе тела они были тяжелее самцов *M. musculus*. Авторы предполагают, что повышенная конкурентоспособность самцов *M. domesticus* может быть одной из причин сдвига границы европейской зоны гибридизации этих видов в направлении ареала *M. musculus*. Показано, что самцы и самки *M. domesticus* из Турции доминировали над *M. musculus* из Богемии в попарных ссаживаниях зверьков одного пола на нейтральной территории [67].

В смешанных группах, состоящих из домовых и курганчиковых мышей, формируется единая иерархическая система взаимоотношений, при этом четкого доминирования одного вида над другим не наблюдается [34, 35]. Эти данные согласуются с выводом, к которому пришел Иваницкий [3] на основании анализа литературы, а именно “межвидовая агрессивность грызунов и возникающие на ее основе иерархические взаимоотношения в значительной степени зависят от тех же факторов, что и внутривидовая агрессивность: пола и возраста зверьков, социального опыта и т.п.”. Действительно, характер взаимоотношений в смешанных группах мышей мало чем отличался от такового в группах, состоящих из представителей одного вида. Эти данные подтверждают вывод о возможности индивидуализации межвидовых взаимоотношений у грызунов, так как в смешанных

группах домовые и курганчиковые мыши по-разному реагируют, а следовательно, персонально узнают особей не только своего, но и близкого вида. Вероятно, в местах, где домовые и курганчиковые мыши обитают совместно (в теплый период года), не происходит вытеснения одного вида другим за счет доминирования. Преобладание курганчиковых мышей на полях сельскохозяйственных культур связано, скорее всего, с наличием подходящей для них кормовой базы. Однако следует отметить, что работы, в которых была бы проведена точная диагностика домовых и курганчиковых мышей в отловах, отсутствуют.

Для другой пары симпатрических видов на основании полевых исследований было высказано предположение о доминировании синантропного *M. domesticus* над дикоживущим *M. spretus* [51, 70]. Однако в лабораторных экспериментах оказалось, что в попарных ссаживаниях самцы *M. spretus* проявляли большую агрессивность и доминировали над *M. domesticus* [50]. В полевом эксперименте в выгородках большой площади содержали отдельно популяции *M. domesticus* и *M. spretus*. Когда этим популяциям разрешили контактировать, то при совместном обитании *M. domesticus* численно преобладали над *M. spretus*. В такой искусственной смешанной популяции, состоящей из особей двух этих видов, размножались только представители *M. domesticus*, что авторы объясняют повышенным психо-физиологическим стрессом у самок *M. spretus* [50–52]. Высказано предположение, что, поскольку у *M. spretus* агрессивны только самцы, а участки обитания у них достаточно велики, они не в состоянии удержать территорию при массовых инвазиях *M. domesticus* [50].

Нам не известны работы, в которых исследовались бы межвидовые взаимоотношения двух других симпатрических видов – синантропного *M. domesticus* и дикоживущего *M. macedonicus*, хотя предположение о вытеснении домовых мышей македонской мышью положено в основу одной из немногочисленных гипотез, объясняющих становление синантропного образа жизни в ходе эволюции [39].

ГИПОТЕЗЫ СТАНОВЛЕНИЯ СИНАНТРОПНОГО ОБРАЗА ЖИЗНИ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ В СВЕТЕ МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ

Становление синантропного образа жизни в процессе эволюции надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* – одна из наиболее интерес-

ных, но мало разработанных проблем филогенеза этой группы. Ранее мы уже анализировали некоторые данные и гипотезы, касающиеся перехода домовых мышей к синантропному образу жизни [10]. На основании анализа сделано заключение, что самым “узким” местом этих гипотез является трудность объяснения, почему именно предковые формы *M. musculus* и *M. domesticus* перешли к синантропному образу жизни, в то время как, по всей видимости, попытки занять эту нишу могли совершать разные виды грызунов. Вполне правдоподобной представляется гипотеза, высказанная французскими исследователями в рамках эколого-этологического подхода к анализу феномена синантропии [39]. По данным этих исследователей домовые мыши *M. domesticus* появились в Израиле примерно 10 000 лет назад, т.е. их ископаемые останки относятся к культуре натиф [39]. Именно в это время возникли настоящие человеческие жилища, начало развиваться земледелие. На территории Израиля останки представителей другого дикоживущего вида мышей *M. macedonicus* известны уже из отложений, датирующихся возрастом в 120 000 лет. По мнению авторов, *M. domesticus* были вытеснены *M. macedonicus* из природных биотопов и заняли свободную вновь появившуюся экологическую нишу в жилищах людей. Подтверждением этой гипотезы, как считают авторы, служит тот факт, что в Леванте (Израиль), где *M. domesticus* и *M. macedonicus* симпатричны, первые встречаются преимущественно в домах, в то время как *M. macedonicus* – на полях и в других открытых местообитаниях. Вне зоны Средиземноморья, где *M. macedonicus* отсутствуют, *M. domesticus* образуют дикоживущие популяции [39, 40]. Пожалуй, это единственная известная нам попытка объяснить, почему именно *M. domesticus* перешли к синантропному образу жизни.

Учитывая все сказанное выше о вытеснении синантропных видов мышей дикоживущими грызунами в открытых стациях, уже упоминавшуюся гипотезу французских исследователей [39] следует расширить. Можно предположить, что и в других центрах древнего земледелия, где происходил переход *M. domesticus* и *M. musculus* к синантропному образу жизни, одной из причин такого перехода являлось вытеснение домовых мышей дикоживущими видами во вновь созданную людьми еще не занятую экологическую нишу. Этому способствовало наличие у домовых мышей ряда поведенческих преадаптации к обитанию в сложной среде человеческих построек.

ЧЕЛОВЕЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И АНТРОПОГЕННЫЙ ПРЕСС КАК ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ

Одним из наиболее интересных подходов к пониманию феномена синантропии является признание центром проблемы анализа межпопуляционных косвенных связей синантропных грызунов и человека, вместе составляющих антропогенезированный зооценоз населенных пунктов [22]. При возникновении синантропного образа жизни основой процесса считается склонность конкретных популяций к комменсализму и значительное сходство биологических потребностей зависящего и кондиционирующего видов, т.е. домовых мышей и человека. По мнению Лапшова и Кучерука [22], взаимоотношения человека и синантропных грызунов на первых этапах их взаимодействия можно охарактеризовать как “нестрогое соперничество”.

Весь период эволюции *M. musculus* и *M. domesticus* можно условно разделить на два этапа: до появления человеческих построек, начала интенсивного развития земледелия и перехода домовых мышей к синантропному образу жизни (примерно 8–7 тысячелетие до н.э.) и после такого перехода, когда решающим фактором эволюционной судьбы этих таксонов стала человеческая деятельность во всем ее многообразии.

Первый этап характеризовался дивергентной эволюцией этих таксонов [45]. На втором этапе синантропные виды домовых мышей начали активно расселяться по Земному шару с помощью человека, в результате чего, не достигнув еще полной репродуктивной изоляции, представители разных таксонов скрещивались друг с другом. Именно поэтому гибридизация в значительной степени определила эволюционную судьбу этих таксонов, препятствуя их дальнейшей дивергенции [5, 6, 38] и способствуя “дедифференциации”.

Именно на втором этапе особенности условий обитания в строениях человека и антропогенный пресс, связанный с жизнью в непосредственной близости от человека, стали факторами, определяющими эволюционную судьбу синантропных таксонов домовых мышей.

На основании проведенного нами ранее анализа поведенческих и физиологических адаптаций синантропных видов домовых мышей сделано заключение, что они обладают уникальным, лишь им присущим набором приспособлений [10]. К ним относятся: приспособления, присущие тропическим видам (нечувствительность к

фотопериоду), к видам аридных территорий (физиологические приспособления к минимальной потере влаги и ее постоянному дефициту) и высокая стрессоустойчивость. Кроме того, они обладают уникальным набором эколого-этологических адаптаций: лабильность пространственно-этологической структуры популяций; наличие в популяции лабильного резерва особей, способных к размножению; высокая исследовательская активность наряду с определенной степенью неophobia к новым предметам; пластичность по отношению к присутствию человека и его хозяйственной деятельности; эврифагия и, как отмечалось выше, доминирование над экзосинантропными видами грызунов в постройках человека. Именно такое уникальное, не свойственное другим видам сочетание поведенческих и физиологических характеристик обеспечивает им успешное обитание рядом с людьми, включая современные мегаполисы; а также делает синантропные таксоны домовых мышей самыми “инвазивными” видами мировой фауны, благодаря широкому расселению по всему Земному шару вместе с человеком. Секрет феномена синантропии кроется не в каких-то или какой-то уникальной характеристике синантропных видов, а именно в их уникальном сочетании. Переход к синантропному образу жизни наложил отпечаток на все стороны биологии домовых мышей, изменил, определил и определяет в настоящее время их эволюционную судьбу.

Проанализируем, какие из перечисленных выше особенностей синантропных видов были характерны для предковых форм до перехода к синантропии, а какие подвергались существенным изменениям в связи с комменсализмом.

Можно предположить, что наиболее существенно изменялись поведенческие особенности мышей: исследовательское поведение, поведение по отношению к новым предметам, особенности пространственно-этологической структуры группировок. По-видимому, должны были изменяться и стрессоустойчивость по отношению к присутствию людей, а также генетическая структура популяций, так как доказана выработка у мышей устойчивости по отношению к антикоагулянтам, применяемым для ограничения их численности.

Ранее в рамках зоопсихологического подхода уже обсуждалась проблема наличия или отсутствия преадаптаций к синантропному образу жизни у предковых форм домовых мышей. Показано, что ориентировочно-исследовательское поведение синантропных и дикоживущих форм домовых мышей существенно различается [27, 61]. Высказывались две гипотезы возникно-

вения и развития в процессе эволюции различий в ориентировочно-исследовательском поведении синантропных и дикоживущих видов мышей. Согласно первой из них, у предков синантропных домовых мышей было хорошо развито исследовательское поведение, позволившее им внедриться и закрепиться в сложной искусственной среде [8, 36]. Согласно второй, альтернативной, гипотезе, особенности ориентировочно-исследовательского поведения синантропных форм домовых мышей – результат длительных эволюционных изменений в условиях жизни в такой среде [24]. Обе гипотезы имеют подтверждения. В пользу первой можно привести следующие факты. В условиях постоянного усиления антропогенного воздействия некоторые дикоживущие виды “делают попытки” вести синантропный образ жизни, хотя и в течение непродолжительного периода. Сравнение полевок трибы *Microtus* [2] и трех видов песчанок [30] позволяет предположить у склонных к синантропии видов грызунов наличие преадаптационно-физиологической системы, обеспечивающей таким видам успешность перехода к подобному образу жизни. С другой стороны, сравнение ориентировочно-исследовательского поведения дикоживущей и синантропной форм одного вида мышей *M. musculus* подтверждает существенные изменения этого поведения у синантропных форм. Показано, что по всем основным характеристикам исследовательского поведения представители дикоживущего подвида домовых мышей *M. m. wagneri* мало отличаются от дикоживущих видов, но существенно – от синантропных *M. m. musculus*, хотя и принадлежат к одному виду. Можно предположить, что ориентировочно-исследовательское поведение дикоживущих видов и форм близко к предковому. Синантропные мыши обитают в замкнутом пространстве, наполненном множеством разнообразных предметов, занимающих значительный объем, могущих служить убежищами, источниками корма, гнездостроительным материалом, но лишенным хищников. Основная опасность исходит от человека, появление и исчезновение новых предметов может служить сигналом опасности, так как в ряде случаев связано с появлением орудий лова и отравленными приманками. По-видимому, обитание в сложной, насыщенной предметами и часто непредсказуемо изменяющейся среде обусловило и генетическое закрепление определенных образцов поведения (стремительность освоения нового пространства, высокую скорость передвижения, разнообразные и многочисленные попытки выбраться из замкнутого пространства, хорошо развитые манипуляционные способнос-

ти). Дикоживущие формы обитают в открытом пространстве, покрытом травянистой растительностью, с подземными убежищами. В сравнении со средой обитания синантропных мышей такая среда может, по-видимому, рассматриваться как менее сложная (по разнообразию объектов), но зато с наличием хищников и видов конкурентов. Вероятно, у каждой группы мышей в зависимости от их образа жизни в ходе эволюции генетически закрепились именно те особенности поведения в ответ на новизну обстановки, которые обеспечивали быструю адаптацию к определенной среде обитания. Показательно, что, как уже отмечалось, поведение дикоживущих *M. m. wagneri* сходно с относительно далекими филогенетически дикоживущими видами *M. spicilegus* и *M. spretus* и сильно отличается от синантропных представителей того же вида.

Мы предложили третью, так сказать, компромиссную гипотезу и предположили, что в далеком прошлом определенные предковые формы домовых мышей обладали рядом поведенческих преадаптаций, позволяющих им перейти к синантропному образу жизни. Вряд ли им был присущ полный набор поведенческих адаптаций современных форм и видов. Впоследствии, по мере перехода к синантропии, поведение модифицировалось и закреплялись те поведенческие особенности, которые способствовали существованию в новой окружающей среде [25]. Согласно одной из гипотез, переход домовых мышей к синантропному образу жизни произошел независимо в двух важнейших центрах возникновения сельского хозяйства на Ближнем Востоке (*M. domesticus*) и в Китае (*M. musculus*) [60]. Другие авторы также указывают на одновременный переход к синантропии разных форм домовых мышей [19]. Как бы там ни было, признается независимое множественное становление синантропии домовых мышей в разных регионах, что не может не наводить на мысль о наличии у предковых форм определенного комплекса поведенческих преадаптаций к такому образу жизни.

Предполагается, что дивергенция *M. musculus* и предковой формы *M. wagneri* (представители именно этого подвида использованы в наших опытах как дикоживущие *musculus*) произошла менее 0.1 млн лет назад [65]. Иными словами, этого времени оказалось достаточно для формирования двух разных генетически закрепленных стереотипов исследовательского поведения в процессе эволюции.

Все выше сказанное можно отнести и к социальному поведению домовых мышей. Высокая

пластичность пространственно-этологической структуры группировок синантропных домовых мышей до определенной степени выработалась, вероятно, в результате адаптации к синантропному образу жизни [9]. В качестве подтверждения этого предположения можно привести следующий факт. В настоящее время наблюдается переход к синантропному образу жизни у некоторых популяций серых хомячков (*Cricetulus migratorius*). Синантропные популяции описаны в населенных пунктах сыртов Тянь-Шаня, причем, вероятно, серые хомячки ведут синантропный образ жизни и в близлежащих городах, поскольку попадали на сырты вместе с завозимыми оттуда продуктами [1]. В настоящее время в г. Ереване происходит вытеснение домовых мышей из построек человека перешедшими к синантропному образу жизни серыми хомячками. Отловленные там хомячки в нашей лаборатории могли долгое время жить и размножаться в прозрачных камерах размерами 80 × 40 × 40 см, при этом группы могли состоять из 20–25 особей, что абсолютно не характерно для зверьков дикоживущих популяций. В природе представители этого вида ведут одиночный образ жизни [33], а в условиях вивария в результате высокой агрессивности их содержат одиночно.

Не менее важным фактором для домовых мышей является постоянное усовершенствование методов контроля их численности. Как справедливо отмечают Рыльников и Тошигин [32], одним из факторов эволюции синантропных грызунов стала дератизация, поскольку в настоящее время она представляет собой хорошо организованную систему мероприятий, проводимых в течение длительного срока в большей части населенных пунктов. Адаптации грызунов к мерам дератизации неизбежно возникают в популяциях грызунов как ответ на непрерывное действие химических способов истребления, становящихся мощными факторами отбора экстремального характера. К числу таких адаптаций можно отнести физиолого-генетическую устойчивость к антикоагулянтам и две основные формы оборонительной реакции: неофобию и аверсию (вторичное избегание) [32]. Аверсия присуща также серым крысам.

Популяции домовых мышей (*M. domesticus*), резистентные к варфарину и другим антикоагулянтам, обнаружили в Бельгии, Дании, Финляндии, Франции, Германии, Великобритании, Нидерландах, Швеции, Швейцарии, Канаде и США [58, 71]. На основании экспериментов по скрещиванию был сделан вывод, что за резистентность к варфарину ответственен один доминантный аллель аутосомального гена (*Rw*) у крыс и (*War*) у мышей, их положение, определен-

ное на основании анализа групп сцепления, соответствовало 1 и 7 хромосомам соответственно. В дальнейшем ген стали обозначать *VKORC1* и было показано, что мутации гена представляют собой генетическую основу резистентности к антикоагулянтам у дикоживущих популяций грызунов. У линий домовых мышей, происходящих из устойчивых к варфарину популяций, было обнаружено две мутации (*Leu128Ser*, *Tyr139Cys*) [71]. Биохимические механизмы влияния антикоагулянтов на свертываемость крови в настоящее время интенсивно изучаются. Показано, что продукция и активация факторов свертывания крови VII, IX, X и протромбина зависят от цикла витамина К. Мутация изменяет энзим или энзимную систему (витамин К 2.3-эпоксидредуктазу (*VKOR*)), которая превращает 2.3-эпоксид витамина К в витамин К. В результате витамин К образуется из эпоксида в присутствии варфарина, который в нормальном организме блокирует такое превращение.

Таким образом, эволюционная судьба комменсальных видов домовых мышей после перехода к синантропии в значительной мере определялась и определяется деятельностью людей и уровнем антропогенного пресса.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 10-04-00124_a).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айзин Б.М. // Вредные грызуны Киргизии. Фрунзе: Изд-во "Илим", 1966. С. 91.
2. Зоренко Т.А. Этологический анализ в систематике грызунов на примере полевок трибы *Microtus* фауны СССР: Дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1990. 292 с.
3. Иваницкий В.В. // Методы исследования в экологии и этологии. Пушино, 1986. С. 141.
4. Калинин А.А. // Синантропия грызунов / Ред. Соколов В.Е., Карасева Е.В. М.: ИПЭЭ РАН, 1994. С. 31.
5. Котенкова Е.В. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 2000. 55 с.
6. Котенкова Е.В. // Успехи соврем. биологии. 2002. Т. 122. № 6. С. 580.
7. Котенкова Е.В. // Мат-лы Междунар. конф. "Проблемы популяционной экологии животных". Томск, 2006. С. 304.

8. Котенкова Е.В., Мешкова Н.Н., Шутова М.И. О крысах и мышах. М.: Наука, 1989. 172 с.
9. Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. // Успехи соврем. биологии. 2006. Т. 126. № 5. С. 513.
10. Котенкова Е.В., Мунтяну А.И. // Успехи соврем. биологии. 2007. Т. 127. № 5. С. 525.
11. Котенкова Е.В., Осадчук Л.В. // Докл. РАН. 2009. Т. 426. № 2. С. 283.
12. Краснов Б.Р. // Зоол. журн. 1984. Т. 63. Вып. 3. С. 421.
13. Краснов Б.Р. Структура многовидовых поселений грызунов и контроль численности. Автореф дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 1986. 26 с.
14. Краснов Б.Р., Смирин Ю.М., Шилова С.А. // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1990. Т. 95. Вып. 5. С. 30.
15. Краснов Б.Р., Хохлова И.С. // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 4. С. 600.
16. Краснов Б.Р., Хохлова И.С. // Домовая мышь / Ред. Соколов В.Е. и др. М.: ИЭМЭЖ, 1989. С. 223.
17. Кучерук В.В. // Общая и региональная териогеография. М.: Наука, 1988. С. 165.
18. Кучерук В.В. // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. М.: Наука, 1994. С. 56.
19. Лавренченко // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. М.: Наука, 1994. С. 51.
20. Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. // Домовая мышь / Ред. Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. М.: Наука. 1994. С. 93.
21. Лавровский А.А., Колесников И.М. // Тр. противочум. ин-та Кавказа и Закавказья. 1959. Вып. 1. С. 23.
22. Лапиов В.А., Кучерук В.В. // Синантропия грызунов. М.: Наука, 1994. С. 4.
23. Мелкова В.К. Синантропные грызуны селитебной зоны крупнейшего города и меры ограничения их численности (на примере г. Москвы): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, 1990. 22 с.
24. Мешкова Н.Н., Загоруйко Н.В., Котенкова Е.В., Федорович Е.Ю., Савинецкая Л.Е. // Домовая мышь. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, ред. М.: Наука. 1994. С. 214.
25. Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Загоруйко Н.В. // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих / Ред. Соколов В.Е., Рожнов В.В., Сербенюк М.А. М., 1998. С. 106.
26. Мешкова Н.Н., Федорович Е.В. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус, 1996. 225 с.
27. Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В., Загоруйко Н.В. // Изв. РАН. Серия биол. 1999. № 2. С. 175.
28. Наумов Н.П. // Тр. Ин-та эволюц. морфологии АН СССР. 1940. Т. 3. № 1. С. 33.
29. Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих. М.: Изд-во МГУ, 2003. 297 с.
30. Попов С. В., Чабовский А. В., Шилова С. А., Щипанов Н. А. // Фауна и экология грызунов. 1989. Вып. 17. С. 75.
31. Рыльников В.А. // Проблемы дезинфекции и стерилизации. М.: Минздрав СССР, 1977. С. 151.
32. Рыльников В.А., Тоцигин Ю.В. // Серая крыса. Систематика, экология, регуляция численности. М.: Наука, 1990. С. 360.
33. Слудский А.А., Бекенов А., Борисенко В.А., Грачев Ю.А., Исмагилов М.И., Капитонов В.И., Страутман Е.И., Федосенко А.К., Шубин И.Г. Млекопитающие Казахстана. 1977. Т. 1. Ч. 2. 534 с.
34. Соколов В.Е., Загоруйко Н.В., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. // Зоол. журн. 1988. Т. 67. Вып. 8. С. 1214.
35. Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И. Биология домовой и курганчиковой мышей. М.: Наука, 1990. 207 с.
36. Соколов В.Е., Загоруйко Н.В., Мешкова Н.Н., Котенкова Е.В. // Докл. РАН. 1993. Т. 332. № 4. С. 541.
37. Шилова С.А., Калинин А.А. // Мат-лы сов. 25–28 февраля 1993, Иваново. М.: ИЭМЭЖ, 1994. С. 101.
38. Якименко Л.В., Коробицына К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Йонекава Х. // Проблемы эволюции. 2003. Т. 5. С. 62.
39. Auffray J.-C., Tchernov E., Nevo E. // C. R. Acad. Sci., D. 1988. V. 307. P. 517.
40. Auffray J.-C., Tchernov E., Bonhomme H., Simpson S., Nevo E. // Z. Säugetierkunde. 1990. V. 55. P. 1.
41. Baenninger L.P. // J. Comp. Physiol. Psychol. 1973. V. 82. P. 48.
42. Berry R.J., Tricker B.J. // J. Zool. 1969. V. 158. Part 2. P. 247.
43. Blaustein A.R. // Behav. Ecol. Sociobiol. 1980. V. 6. № 3. P. 247.
44. Boitani L., Loy A., Molinari P. // Oikos. 1985. V. 45. № 2. P. 246.
45. Braise L.F., Smith M.H. // J. Mammol. 1973. V. 54. № 1. P. 968.
45. Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J., Chapman V.M., Morivaki K., Nevo E., Thaler L. // Biochem. Genet. 1984. V. 22. P. 275.
46. Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1993. V. 24. P. 119.

47. Bronson F.H. // *Sci. Amer.* 1984. V. 250. P. 90.
48. Caldwell L.D. // *J. Mammal.* 1964. V. 45. P. 12.
49. Caldwell L.D., Gentry J.B. // *Ecology.* 1965. V. 46. P. 189.
50. Cassaing J. // *Biology of Behaviour.* 1984. V. 9. № 4. P. 281.
51. Cassaing J., Orsini J., Duplantier J. M., Crosset H. // *Terre et vie.Revecol.* 1982. V. 36. № 3. P. 321.
52. Cassaing J., Auffray J.C., Pouliquen O., Crosset H. // *Bull. PFECA.* 1990. V. 5. № 2. C. 61.
53. De Long K.T. // *Ecology.* 1967. V. 48. № 4. P. 611.
54. Dueser R. D., Porter J. H. // *Ecology.* 1986. V. 67. № 1. P. 195.
55. Feoktistova N.Yu., Naidenko S.V., Voznesenskaia A.E., Krivomazov G.J., Clark L., Voznessenskaya V.V. // *Rats, mice and people: rodent biology and management / Eds. Singleton G.R., Lyn A., Krebs Ch.J., Sptatt D.M. Canberra: ACIAR, 2003. P. 173.*
56. Gentry J.B. // *J. Mammal.* 1966. V. 47. № 3. P. 431.
57. Grant P.R. // *Populations of small mammals under natural conditions / Ed. Snyder D.P. Pittsburgh: University of Pittsburgh, 1978.*
58. Ishizuka M., Tanikawa T., Tanaka K.D., Heewon M., Okajima F., Sakamoto K.Q., Fujita S. // *J. Toxicol. Sci.* 2008. V. 33. № 3. P. 283.
59. King J.A. // *Ecology.* 1957. V. 38. P. 355.
60. Klein J., Tichy H., Figueroa F. // *An. Univ. Chile.* 1987. V. 5. P. 91.
61. Kotenkova E.V., Meshkova N.N., Zagoruiko N.V. // *Polish Ecological Studies.* 1994. V. 20, № 3–4. P. 377.
62. Lidicker W.Z. // *Ecological Monographs.* 1966. V. 36. № 1. P. 27.
63. Lidicker W.Z., Anderson P.K. // *J. Animal Ecol.* 1962. V. 31. № 3. P. 503.
64. Marshall J.T. Identification and scientific names of Eurasian house mice and their European allies, subgenus *Mus* (Rodentia: Muridae). Virginia, 1998. 80 p.
65. Mezhzherin S.V., Kotenkova E.V. // *Z. zool. Syst. Evol-fsch.* 1992. Bd. 30. P. 180.
66. Morton S.R. // *J. Mammal.* 1978. V. 59. № 3. P. 569.
67. Munclinger P., Frynta D. // *Folia Zool.* V. 49. № 1. P. 1.
68. Naidenko S.V., Naidenko S.V., Clark L., Voznessenskaya V.V. // *Rats, Mice and People: Rodent Biology and Management / Eds. Singleton G.R., Lyn A., Krebs Ch.J., Sptatt D.M. Canberra: ACIAR, 2003. P. 148.*
69. Newsome A.E. // *J. Anim. Ecol.* 1969. V. 38. P. 361.
70. Orsini P., Cassing J., Duplantier J.M., Croset H. // *Rev. Ecol.* 1982. V. 36. P. 321.
71. Pelz H-J., Rost S., Hünerberg M., Fregin A., Heiberg A-Ch., Kristof Baert K., Nicoll A.D., Prescott C.V., Walker A-S., Oldenburg J., Müller C.R. // *Genetics.* 2005. V. 170. P. 1839.
72. Porter J. H., Dueser R. D. // *Oikos.* 1982. V. 39. № 2. P. 228.
73. Quadagno D.M. // *J. Mammal.* 1968. V. 49. P. 149.
74. Sheppe W. // *Can. Field. Natur.* 1967. V. 81. № 2. P. 81.
75. Sage R.D. // *The mouse in biomedical reserch / Eds. Foster H.L., Small J.D., Fox J.G. N.Y.: Acad. Press, 1981. V. 1. P. 39.*
76. Sage R.D., Atchley W.R., Capanna E. // *Syst. Biol.* 1993. V. 42. P. 523.
77. Taylor K.D. // *Ecol.Bull.* 1975. № 19. P. 187.
78. Thuessen P. // *Vidensk. Meddr. dansk naturh. Foren.* 1977. V. 140. P. 117.
79. Zegeeren K.van., Oortmerssen G.A. van. // *Z. Saugetierkunde.* 1981. V. 46. P. 363.

Interspecific Relationships of House Mice and Their Role in Evolution of *Mus musculus sensu lato* Superspecies Complex

E.V. Kotenkova, A.N. Mal'tsev

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

The role of interspecific relationships in evolution of commensal species of house mice is considered. Relationships of commensal species with other species of small mammals, closely relative species of house mice, and with human are analyzed. Relationships with human are the most important in evolution of commensal species. A hypothesis is proposed that after the appearance of human dwelling houses, mice were forced out from natural habitats by more competitive species of small mammals. The evolutionary period of *Mus musculus* and *M. domesticus* may be conventionally divided into two stages: before the appearance of human houses, development of agriculture and transition of mice to commensalism and after it, when the human activity became the main factor responsible for the evolution of commensal species of house mice.