

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ ДОМОВЫХ (*Mus musculus*) И КУРГАНЧИКОВЫХ (*Mus spicilegus*) МЫШЕЙ

А.В. Амбарян, Е.В. Котенкова

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

ВВЕДЕНИЕ

Домовые мыши представляют собой эволюционно достаточно молодую группу и включают формы, находящиеся на разных стадиях дивергенции: полностью изолированные симпатрические виды (*Mus musculus* – *M. spicilegus*; *M. domesticus* – *M. macedonicus*); парапатрические таксоны, скрещивающиеся в зонах контакта (*M. musculus* – *M. domesticus* – *M. castaneus*); а также аллопатрические виды (*M. spretus* – *M. spicilegus* – *M. macedonicus*). Относительное морфологическое сходство и одновременно существенные экологические и этологические различия между отдельными видами и формами домовых мышей, а также наличие в природе, с одной стороны, зон гибридизации между некоторыми формами, а с другой – надежно изолированных симпатрических видов, нескрещивающихся в природе, делают домовых мышей уникальным объектом среди *Muomorpha* для изучения механизмов изоляции, их развития в фило- и онтогенезе [17].

В лаборатории все таксоны домовых мышей скрещиваются друг с другом [10], а представители надвида синантропных домовых мышей легко гибридизируют и в естественных условиях. Однако при скрещивании представителей разных видов мышей, а также у гибридов и бэкроссов между разными видами имеют место разнообразные нарушения [10]. Потенциальная способность к гибридизации не

реализуется в природе у симпатрических видов, в том числе и у обитающих симбиотопично, что свидетельствует в пользу существования эффективных механизмов прекопуляционной изоляции, прежде всего этологических.

Существует отчасти уже документально подтвержденное мнение, что одна из причин изоляции между близкими видами заключается в разрыве коммуникации между ними. В связи с этим представляется важным сравнение различных типов коммуникации у близкородственных видов и исследование возможности обмена информацией между ними, что может служить предпосылкой для их гибридизации [12].

В ряде работ показано, что разные виды домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. хорошо отличают особей своего вида от близкородственных, при этом предпочитают запах конспецификов независимо от половой принадлежности особи [1, 5, 7, 13, 33]. Таким образом, избирательная реакция на обонятельные сигналы может служить одним из механизмов репродуктивной изоляции этих видов. Это предположение подтверждается и другими данными. Показано, что для симпатрических видов домашних мышей характерна видоспецифичность половой активации (возрастание уровня тестостерона в плазме крови у самцов) в присутствии самки своего вида в состоянии эструса. Присутствие самки своего, но не близкородственного вида, даже без непосредственного контакта с самцом, вызывало у них достоверное повышение уровня тестостерона в плазме крови [14, 34]. Скорее всего, такая гормональная реакция у самцов была вызвана запахом самок. Существенная роль обонятельных сигналов подтверждается тем, что у *Mus musculus* и *M. spicilegus* экспозиция запаха эстральной самки самцам своего вида вызывает четкий паттерн активации, как в основной, так и в дополнительной обонятельной луковицах. Активация в

дополнительной обонятельной луковице регистрируется в каудальной части, т.е. в области проекций от зоны V2 рецепторного эпителия вомероназального органа. Локализована иммунореактивность к белку fos в зоне V2 в ответ на стимуляцию запахом эстральной самки своего вида. Запах эстральной самки чужого вида не вызывал активации, как на уровне рецепторной ткани, так и на уровне соответствующей проекционной зоны дополнительной обонятельной луковицы. Таким образом, первичный сенсорный анализ биологической значимости сигнала протекает на уровне рецепторной ткани [3]. Приведенные выше данные указывают на различия в составе хемосигналов двух близкородственных видов домашних мышей, и их важную роль в качестве факторов прекопуляционной изоляции.

Роль поведенческих взаимодействий потенциальных половых партнеров у домашних мышей как механизма, препятствующего спариванию разных видов, до сих пор не была исследована. В одной из работ обнаружены поведенческие различия в кратковременных попарных ссаживаниях самцов и самок у домашних мышей разных видов, однако особенности полового поведения исследованы не были [29]. В ряде работ дается описание и сравнительный анализ полового поведения разных линий домашних мышей [37, 38, 39, 40, 41]. В других публикациях [24, 27, 36] приводится подробное описание поведения домашних мышей, в том числе и полового. В одной из работ даны результаты наблюдений за спариванием у *M.domesticus* в естественных условиях [28].

Целью настоящего исследования был сравнительный анализ поведения у двух симпатрических близкородственных видов домашних мышей (*M. musculus* и *M. spicilegus*) при кон- и гетероспецифичных ссаживаниях самцов с рецептивными самками для изучения этологических механизмов

прекопуляционной изоляции. Сделана попытка обнаружить различия в коммуникации половых партнеров близкородственных видов домовых мышей и их возможную роль при случайной встрече потенциальных половых партнеров разных видов. При этом учитывалось, что эти виды симпатричны и симбиотопичны, к тому же не образуют смешанных социальных группировок и не скрещиваются в природе.

### **Материал и методика**

Проведены внутри- и межвидовые ссаживания самцов и самок в состоянии эструса. Синантропные таксоны были представлены формой *M. musculus*, дикоживущие – *M. spicilegus*. В опытах использовано (самцов и самок): *M. musculus* – 35 и 35; *M. spicilegus* – 22 и 16. Животных содержали в стандартных кюветах с поилками или аквариумах. Раз в два дня их кормили овсом и овощами *ab libitum*. Самцов содержали одиночно, а самок - одиночно, либо в группах по 2-4 особи. Эксперименты продолжительностью 1.5 часа проводили в стеклянной камере размерами 50 X 25 X 30 см в период максимальной активности зверьков при красном освещении. Перед опытами экспериментальную камеру разделяли на два отсека прозрачной перегородкой с отверстиями, в один из отсеков помещали самку в состоянии эструса, а в другой – самца. Зверьков оставляли для взаимного привыкания на 5-6 часов. В 23-24 часа перегородку удаляли и позволяли самцу и самке свободно контактировать друг с другом. При этом проводили видеозапись поведения самца и самки на цифровую видеокамеру. Поскольку при спаривании особей *M. spicilegus* важное значение имеет сам факт знакомства потенциальных половых партнеров [46], то перед проведением ссаживания самца и самку в состоянии анэструса содержали совместно. Для этого зверьков ссаживали в стандартной кювете. Это также стимулировало эстральную циклику самки и

увеличивало ее готовность к спариванию [25]. В течение нескольких дней (от 2 до 10 в зависимости от длительности эстрального цикла самки) через каждые 24 часа в утреннее или дневное время у самок брали вагинальные мазки для определения физиологического состояния. Эксперименты проводили только с самками в состоянии эструса. Методика проведения экспериментов с особями синантропных форм была сходной с тем отличием, что самца в садке размером 10 X 6 X 6 см или 10.5 X 9 X 20см помещали в стандартную клетку с самками, и, таким образом, переводили на совместное содержание с самкой или группой самок. В дневное время (при отсутствии эструса у самок) самца на несколько часов выпускали в клетку к самкам для ускорения наступления у них эструса и минимизации стрессирующего воздействия изолированного содержания в условиях ограниченного пространства. Состояние эструса у самок было естественным или вызывалось искусственно последовательными инъекциями гормонов. Сначала им вводили 0.06 мл 0.1%-ого масляного раствора синэстрола, а затем через 36-48 часов – 0.06 мл 0.1% раствора прогестерона. Спустя 5-6 часов после введения прогестерона самок использовали в опытах. Самок, которые в эксперименте спаривались с самцами, переводили на содержание в один из отсеков разделенной перегородкой экспериментальной камеры. В другой отсек помещали самца неродственного тому, с которым до этого спаривалась самка. Поскольку, благодаря отверстиям в разделительной перегородке, самка экспонировалась к запаху нового самца, то это должно было способствовать блокированию возможной беременности (эффект Брюс, [19-20]), и физиологически подготовить ее к спариванию со следующим самцом. В дневное время (при отсутствии эструса у самки) перегородку удаляли на несколько часов, допуская свободный контакт между особями.

При гетероспецифичных ссаживаниях к рецептивной самке (*M. musculus* или *M. spicilegus*) подсаживали самца близкородственного вида. Поскольку в природе (в зоне симпатрии) не отмечено случаев возникновения смешанных социальных групп, включающих в себя особей обоих видов, при ссаживании мы подбирали незнакомых гетероспецифичных особей (моделировалась ситуация отсутствия устойчивых социальных связей между особями близкородственных видов). Рецептивность самки определялась во время конспецифичных ссаживаний при искусственном (самки *M. musculus*) или естественном (самки *M. musculus* и *M. spicilegus*) эструсе. Через несколько минут после первого спаривания (состояние рецептивности) к самке подсаживали гетероспецифичного самца. В остальном методика гетероспецифичных ссаживаний не отличалась от таковой при конспецифичных.

Проведено 40 опытов прямого и перекрестного вариантов ссаживания: самка *M. musculus* X самец *M. musculus* - 10; самка *M. spicilegus* X самец *M. spicilegus* - 10; самка *M. spicilegus* X самец *M. musculus* - 10; самка *M. musculus* X самец *M. spicilegus* - 10. Опыты записывались на цифровую видеокамеру Sony Digital. Полученный видеоматериал обрабатывался с помощью компьютерной программы «The Observer Video Pro. Version 4.1» – профессиональная система для сбора, анализа и презентации поведенческих данных с помощью видео. Для анализа данных использовалось описание и элементы поведения домашних мышей из работы Е.В. Котенковой и др. [7], для статистической обработки отобрано 52 элемента поведения; из них агрессивного поведения – 24 элемента (отталкивание партнера: из вертикальной стойки, из боковой стойки, лежа; поза подчинения, поза подчинения на трех лапах, поза угрозы, маятникообразные движения, обход по дуге; нападения: из боковой стойки, с укусом, с ударом, с укусом в заднюю часть тела, из прыжка, с писком и

наскоком; боковая стойка, обход противника по дуге; прыжки: с отталкиванием партнера, через партнера, замирание, боксирование, преследование, схватка, хлестание хвостом, взаимная вертикальная стойка, убегание); нейтрального социально-ориентированного – 11 элементов (назо-назальный контакт, назо-анальный контакт, приближение, следование за партнером, грумминг, сидение рядом («скучивание»), подставление под чистку, переползание через партнера, обнюхивание, подползание под партнера, принюхивание издали); ориентировочно–исследовательского поведения – 4 элемента (прыжки на стенку, копание у стенки, ориентировочная стойка, обследование по периметру); полового поведения – 6 элементов (попытки садок; садки: без интромиссии, с интромиссией, с интромиссией и толчками; склещивание, лордоз, эякуляция); комфортного поведения – 2 элемента (аллогрумминг, умывание); поведения связанного с прерыванием или избеганием социальных взаимодействий – 3 элемента (избегание, отход от партнера, наблюдение за партнером); поведение, предшествующее спариванию – 1 элемент (мозаичные движения).

Для компьютерной обработки эти поведенческие элементы были закодированы с помощью определенных комбинаций знаков на клавиатуре компьютера. Результаты экспериментов обработаны с помощью программного статистического пакета “Statistica”, с использованием парного непараметрического критерия для независимых переменных Манна – Уитни и моды. Для анализа данных использовалась также статистика переходных вероятностей: абсолютное и относительное число переходов от одного поведения к другому в течение определенного временного интервала.

## **Результаты и обсуждение**

### **Ссаживания особей одного вида**

**Поведение, предшествующее спариванию.** Во время парных ссаживаний самцов и самок специфичные в отношении пола социальные образцы поведения (мозаичные движения самцов) с более высокой, по сравнению с самцами *M. spicilegus*, частотой и длительностью встречались у самцов *M. musculus* ( $p < 0.05$  и  $p < 0.01$  соответственно).

**Половое поведение.** В ходе проведения экспериментов выяснилось, что спаривание самцов и самок как *M. musculus*, так и *M. spicilegus* происходит в основном на ранней стадии эструса. По нашим наблюдениям физиологическое состояние эструса является необходимым, но не достаточным условием рецептивности. Однако в отличие от представителей *M. spicilegus*, у самцов *M. musculus* наблюдалось также неполное половое поведение, характеризуемое наличием большого количества садок, некоторые из которых были с интромиссиями, а также с интромиссиями и толчками. Тем не менее, такое поведение не завершалось эякуляцией. Мы предполагаем, что наличие неполного полового поведения, у особей *M. musculus* обусловлено большей вариабельностью в проявлении комплекса полового поведения и меньшей его зависимостью от фазы физиологического цикла самки.

Половое поведение у представителей *M. spicilegus* было более стереотипным и ритмичным. Обычно самец совершал несколько садок с интромиссией и толчками (до 15- 20) после которых у него наблюдалась эякуляция. После 8-10 минут отдыха партнеров цикл полового поведения возобновлялся, заканчиваясь эякуляцией. В течение 1.5 часов наблюдений общее количество полных циклов полового поведения могло достигать до 8- 9 (в среднем - 6). У особей *M. musculus* весь комплекс полового поведения чаще всего завершался одной или двумя эякуляциями, после которых партнеры теряли интерес друг к другу. При этом предваряющие ее садки с интромиссиями (обычно



от 5 до 25) могли непрерывно следовать друг за другом каждые полминуты в течение почти всего времени ссаживания. Количество толчков во время садок с интромаиссией могло у разных самцов варьировать от 3 – 5 до нескольких десятков. Самцы *M. spicilegus* эякулировали с высокой достоверностью чаще самцов *M. musculus* ( $6.4 \pm 2.3$ ,  $1.5 \pm 0.7$ ,  $p < 0.01$ ). В то же время достоверных межвидовых различий в длительности всего комплекса полового поведения не наблюдалось ( $411,4 \pm 217,3$ ,  $429,9 \pm 337,8$ ,  $p > 0.05$ ).

Большая стереотипность полового поведения самцов *M. spicilegus* по сравнению с самцами *M. musculus* подтверждается и другими фактами. В частности, у самцов этого вида мода для выборки садок с интромаиссией и толчками (для каждой садки с интромаиссией и данным числом толчков ее можно определить как наиболее часто встречающееся значение частоты проявления этой садки) превышала нулевое значение: для садок с количеством толчков равным 3, 4 и 6, 7, и равнялась 1, 2 и 2, 1 соответственно. Для садок с количеством толчков равным 5 и 8 она была множественной. У самцов *M. musculus* мода превышала нулевое значение (равнялась 1) только для садки с количеством толчков равным 27. Это свидетельствует о большей по сравнению с самцами *M. spicilegus* вариабельности полового поведения самцов *M. musculus*, его отдельных фаз и циклов. Несмотря на это (например, высокую вариабельность числа толчков в садках с интромаиссиями), оно оказывалось результативным. Таким образом, эта форма поведения у дикоживущего, *M. spicilegus*, и симпатричного синантропного вида *M. musculus* существенно различается.

**Агрессивное поведение.** Количественные данные представлены на рис. 1 и 2. При ссаживаниях особей *M. spicilegus*, суммарное время, в течение которого самцы и самки проявляли взаимные стойки, а также частота их проявления, с высокой достоверностью превышали таковые по сравнению с самцами и самками

*M. musculus* ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$  при сравнении продолжительности,  $p < 0.01$  и  $p < 0.01$  при сравнении частоты проявления). Этот элемент агрессивного поведения обычно проявляется только одновременно у обоих партнеров. Поэтому вполне очевидно, что половых различий в длительности и частоте его проявления не обнаружено как у *M. musculus*, так и у *M. spicilegus*. У *M. musculus* проявление элементов агрессивного поведения отличалось гораздо большей половой специфичностью. Это позволяет предположить, что агрессия при ссаживании особей этого вида в контексте полового поведения имеет более ритуализованный характер. В частности, средняя суммарная длительность и частота (рис. 3, 4) проявления элементов агрессивного поведения у самок *M. musculus* с высокой достоверностью превышала таковую у самцов ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), в то время как у самок *M. spicilegus* достоверность такого превышения была невысока ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ).

Как длительность, так и частота проявления многих элементов агрессивного поведения как у самок *M. spicilegus*, так и *M. musculus* достоверно превышала таковую у самцов, (см. рис.1,2; только преследование партнера достоверно дольше и чаще чем у самок встречалось у самцов *M. spicilegus* -  $p < 0.05$  и  $p < 0.05^1$ ). Так, например, в сравнении с самцами – конспецификами отталкивание лежа, боксирование достоверно чаще встречались у самок *M. musculus* ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ). Как самки *M. musculus*, так и *M. spicilegus* достоверно чаще самцов проявляли позу подчинения ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), позу угрозы ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ) и позу подчинения на трех лапах ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ). Самки *M. spicilegus* достоверно чаще самцов перепрыгивали через партнера ( $p < 0.01$ ), принимали боковую стойку ( $p < 0.05$ ). Сходные соотношения отмечены и

---

<sup>1</sup> В дальнейшем в тексте на первом месте в скобках указана достоверность различий для того элемента поведения, частоты (продолжительности) его проявления или вида животного, которое упоминается на первом месте.

при сравнении длительностей названных выше поведенческих элементов. Самки *M. musculus* и *M. spicilegus* достоверно дольше самцов проявляли позу угрозы ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ), позу подчинения ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), позу подчинения на трех лапах ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ). Самки *M. musculus* достоверно дольше самцов отталкивали партнера лежа, боксировали ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ). Для самок *M. spicilegus* характерно достоверно более продолжительное время, в течение которого наблюдались перепрыгивания через самцов ( $p < 0.01$ ) и боковые стойки ( $p < 0.05$ ). Таким образом, достоверное превышение в частоте проявления элементов агрессивного поведения у самок *M. musculus* в сравнении с самцами – конспецификами наблюдалось по 8 элементам; у самок *M. spicilegus* аналогичный показатель составил 7 элементов. Именно такие (более характерные для самок) элементы агрессивного поведения как: отталкивание из вертикальной и боковой стойки и прыжок с отталкиванием партнера достоверно чаще ( $p < 0.05$ ,  $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ) и более длительно ( $p < 0.01$ ,  $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ) проявлялись у самок *M. musculus*, по сравнению с самками *M. spicilegus*.

Действительно, при сравнении с самцами своего вида самки *M. spicilegus* достоверно чаще проявляли отталкивание партнера из боковой стойки ( $p < 0.01$ ). Близка к достоверно большей ( $p = 0.054$ ) была и частота проявления отталкивания из вертикальной стойки у самок *M. spicilegus* в сравнении с самцами – конспецификами. Самки *M. musculus* достоверно чаще самцов отталкивали партнера из вертикальной и боковой стоек ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ). Также достоверно чаще в сравнении с самцами своих видов самки *M. musculus* и *M. spicilegus* проявляли прыжок с отталкиванием партнера ( $p < 0.01$  как для самок *M. spicilegus*, так и для самок *M. musculus*). Сходные соотношения проявляются при сравнении длительностей трех вышеназванных элементов агрессивного поведения.

При этом у самок *M. musculus* средняя суммарная частота проявления данных элементов агрессивного поведения составляла 81.5% от средней суммарной частоты проявления всех элементов агрессивного поведения, а средняя суммарная длительность тех же элементов – 67,4 % от средней суммарной длительности всего агрессивного поведения. У самок *M. spicilegus* эти показатели составили лишь 48.4%. и 26.1%.. Таким образом, проявление агрессивного поведения при конспецифичных ссаживаниях более характерно для самок *M. musculus* по сравнению с самками *M. spicilegus*. Это также подтверждается тем, что суммарная частота проявления элементов агрессивного поведения у самок *M. musculus* достоверно выше, чем у самок *M. spicilegus* ( $p < 0.05$ ). В то же время, как суммарная частота, так и длительность проявления элементов агрессивного поведения у самцов *M. musculus* достоверно ниже, чем у самцов *M. spicilegus* ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ). Так, у самцов *M. spicilegus* достоверно большей, чем у самцов *M. musculus* была частота и длительность отталкиваний партнера из вертикальной стойки ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ). Для особей *M. spicilegus* характерны неспецифичные в отношении пола формы агрессии (взаимная вертикальная стойка) и, по – видимому, поведение половых партнеров этого вида менее ритуализовано.

Такое предположение подтверждается и данными статистики переходных вероятностей. Так, при сравнении самок *M. spicilegus* с самками *M. musculus* выяснилось, что частота переходов к агрессивному поведению в течение 3-х секунд после начала приближения самки к самцу у самок *M. musculus* оказалась с высокой достоверностью выше, чем у самок *M. spicilegus* ( $p < 0.01$ ). О ритуализованности, а также связи агрессивного поведения самок *M. musculus* с половым, свидетельствует достоверно большая (в сравнении с самками *M. spicilegus*) частота перехода к агрессивному поведению самок *M. musculus*

( $p < 0.01$ ) в интервале за 1 секунду до и через 2 секунды после начала мозаичных движений самцов (поведение, предшествующее спариванию). В том же временном интервале (1, 2 секунды) до и после начала попыток самца сделать садку, самки *M. musculus* достоверно чаще самок *M. spicilegus* демонстрировали переход к агрессивному поведению ( $p < 0.05$ ).

**Нейтральное социально-ориентированное поведение.** Менее выраженная ритуализованность поведения и большая значимость индивидуальных особенностей самцов и самок *M. spicilegus* в контексте полового поведения подкрепляется более высоким (по сравнению с особями *M. musculus*) уровнем нейтрального социально-ориентированного поведения при ссаживании половых партнеров (рис.5,6). В частности, суммарная частота проявления элементов данного поведения у самцов *M. spicilegus* достоверно превышала таковую у самцов *M. musculus* ( $p < 0.01$ ); аналогичного соотношения между самками этих видов не наблюдалось (рис.5). Самцы *M. spicilegus* достоверно чаще самцов *M. musculus* переползали через самок ( $p < 0.01$ ), обнюхивали их ( $p < 0.05$ ), приближались и следовали за ними ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ), а также вступали с ними в назо-назальные контакты ( $p < 0.01$ ) (рис.7).

Кроме того, как суммарная частота, так и суммарная длительность элементов нейтрального-социально ориентированного поведения при спаривании самцов и самок *M. spicilegus* была достоверно больше у самцов ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ , рис.5,6), что, вероятно, связано с более активной ролью самцов этого вида в половом поведении. Самцы *M. spicilegus* достоверно чаще и дольше самок вступали с ними в назо-анальные контакты ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), следовали за самками ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), приближались к ним ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), обнюхивали их ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ , рис.7.8). Разницы в проявлении нейтрального социально-ориентированного поведения у особей *M. musculus* разного пола обнаружено не

было. Анализ показал лишь, что самки *M. musculus* дольше самцов принохивались к партнеру издали ( $p < 0.01$ , рис.8).

Суммарная длительность нейтрального социально-ориентированного поведения самцов *M. spicilegus* была достоверно больше, чем у самцов *M. musculus* ( $p < 0.01$ ), хотя достоверных различий в длительности этого поведения между самками *M. musculus* и *M. spicilegus* не наблюдалось (рис.6). Длительность переползаний через партнера в течение всего времени ссаживания была с высокой достоверностью выше (по сравнению с самцами *M. musculus*) у самцов *M. spicilegus* ( $p < 0.01$ ). Самцы *M. spicilegus* достоверно дольше самцов *M. musculus* обнюхивали самок ( $p < 0.05$ ), приближались к ним ( $p < 0.01$ ), следовали за ними ( $p < 0.05$ ), а также вступали с самками в назо-назальные контакты ( $p < 0.01$ ). Самки *M. spicilegus* с высокой достоверностью чаще и дольше самок *M. musculus* вступали с самцами в назо-назальные контакты ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ , рис.7.8).

Наблюдаемое преобладание в выраженности нейтрального социально-ориентированного поведения у *M. spicilegus* позволяет предположить, что достаточный уровень координации между половыми партнерами этого вида, необходимый для запуска стереотипного комплекса полового поведения, достигается высоким уровнем неспецифичных социально-ориентированных поведенческих актов. При этом координация охватывает не столько отдельные действия и движения партнеров (направленность и специфичность действий при нейтральном социально-ориентированном поведении выражены слабо), но скорее их поведенческие и физиологические ритмы в целом. Кульминацией этого процесса является ритмичность и стереотипность самих актов спаривания. У особей синантропных форм домовых мышей половое поведение запускается последовательностью более специфичных (в отношении их половой принадлежности) и жестких поведенческих схем (например, мозаичными

движениями самцов). Поэтому, вероятно, в данном контексте половое поведение менее индивидуализировано, и в большей степени схематично. Координация ритмики всего поведения, а также физиологических ритмов половых партнеров, вероятно, выражена гораздо слабее. Предположительно, именно слабой согласованностью общих поведенческих и физиологических ритмов половых партнеров обусловлено то, что спаривание у синантропных форм домовых мышей обычно завершается только одной или двумя эякуляциями. Возможно, следствием этого является также гораздо сильнее выраженная вариабельность отдельных фаз и циклов этого процесса. Кроме того, слабая согласованность общих поведенческих и физиологических ритмов, вероятно, обуславливает и то, что среднее суммарное число толчков в садках с интромиссией и толчками, предшествующими эякуляции у самцов *M. musculus*, с высокой достоверностью превышало таковое у самцов *M. spicilegus* ( $p < 0.01$ , рис.9). Возможно, по той же причине вероятность проявления попыток садок, садок с интромиссией и толчками в 5-ти минутном интервале перед эякуляцией (отношение частоты попыток садок, садок с интромиссией и толчками за 5 минут до эякуляции к общему числу попыток садок, садок с интромиссией и толчками в течение всего времени опыта) были достоверно выше у самцов *M. spicilegus* в сравнении с самцами *M. musculus* ( $p < 0.05$  и  $p < 0.01$  соответственно).

### **Гетероспецифичные ссаживания**

При ссаживании самцов *M. musculus* с рецептивными самками *M. spicilegus* половое поведение наблюдалось только в одном из 10 опытов со стороны самца *M. musculus*. При ссаживании самцов *M. spicilegus* с рецептивными самками *M. musculus* полового поведения не отмечено.

**Нейтральное социально-ориентированное поведение.** По результатам анализа выяснилось, что особи *M. musculus* оказались более склонны (в сравнении

с особями *M. spicilegus*) к контактам с потенциальными половыми партнерами близкородственного вида. В гетероспецифичных ссаживаниях самцы *M. musculus* достоверно чаще и дольше самок *M. spicilegus* следовали за партнером ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ , рис.10, 11). В то же время, самки *M. musculus* в ссаживаниях с самцами *M. spicilegus* чаще и дольше самцов приближались к партнеру ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ). Для особей *M. spicilegus* была характерна такая дистантная форма нейтрального социально-ориентированного поведения как принюхивание издали. Самцы *M. spicilegus* чаще и дольше самок *M. musculus* принюхивались к партнеру издали ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ). Данный элемент также чаще встречался у самцов *M. spicilegus* в сравнении с самцами *M. musculus* ( $p < 0.05$ ). Кроме того, достоверно чаще и дольше самок *M. musculus* принюхивались к партнеру и самки *M. spicilegus* ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ). Вероятно, в перекрестных вариантах ссаживаний особи *M. spicilegus* были менее склонны к проявлению нейтрального социально-ориентированного поведения в отношении потенциальных половых партнеров близкородственного вида. Наблюдались и другие достоверные различия в длительности некоторых элементов нейтрального социально-ориентированного поведения, подтверждающие сделанное предположение. Самцы *M. musculus* достоверно дольше и чаще самцов *M. spicilegus* следовали за партнером ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), вступали с ним в назо-назальные контакты ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ). Самки *M. musculus* достоверно чаще и дольше самок *M. spicilegus* приближались к партнеру ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ , рис.10, 11).

**Агрессивное поведение.** Данные по агрессивному поведению представлены на рис.12,13. Как для самцов, так и для самок *M. musculus* во время гетероспецифичных ссаживаний было характерно проявление хлестания хвостом как специфической формы агрессии, отсутствовавшей у особей *M. spicilegus* ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$  и по частоте и по длительности проявления - как для самцов, так



и для самок *M. musculus* по отношению к самцам и самкам *M. spicilegus*). В гетероспецифичных вариантах ссаживаний (как и в конспецифичных) самцы *M. spicilegus* чаще самцов *M. musculus* проявляли агрессивное поведение по отношению к самке ( $p < 0.05$ ), в то время как самцы *M. musculus* чаще и дольше самцов *M. spicilegus* демонстрировали мозаичные движения ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ). Так, например, самцы *M. spicilegus* чаще и дольше самцов *M. musculus* проявляли по отношению к самке нападение с ударом ( $p < 0.05$  и  $p < 0.01$ ), с высокой достоверностью чаще и дольше самцов *M. musculus* перепрыгивали через партнера ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ). В то же время самцы *M. musculus* чаще и дольше самцов *M. spicilegus* преследовали партнера ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), у них также чаще и дольше наблюдались маятникообразные движения ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), отмечена также большая длительность схваток с партнером ( $p < 0.05$ ). Самки *M. spicilegus* (в ссаживании с самцами *M. musculus*) чаще самцов проявляли элементы агрессивного поведения ( $p < 0.01$ ), что также наблюдалось и при конспецифичных ссаживании. Они чаще и дольше самцов совершали прыжки с отталкиванием партнера ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), прыжки через партнера ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), нападения с ударом ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), нападения с прыжка ( $p < 0.01$  и  $p < 0.05$ ), отталкивали партнера лежа ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ) и чаще принимали позу угрозы ( $p < 0.05$ ). Однако, в гетероспецифичных вариантах ссаживаний (в отличие от конспецифичных) самки *M. spicilegus* чаще самок *M. musculus* проявляли элементы агрессивного поведения ( $303.6 \pm 222.1$ ,  $90.4 \pm 65.5$ ,  $p < 0.05$ ). Хотя самки *M. musculus* достоверно чаще и дольше самок *M. spicilegus* преследовали партнера ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), остальные элементы агрессивного поведения преобладали у самок *M. spicilegus*. Последние чаще и дольше самок *M. musculus* проявляли позу угрозы ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), отталкивали партнера лежа ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), принимали позу подчинения ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), позу подчинения на трех лапах ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ),

перепрыгивали через партнера ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ). С высокой достоверностью чаще и дольше самок *M. musculus* отталкивали партнера из вертикальной стойки ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ) и совершали прыжок с отталкиванием партнера ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ). В то же время, при гетероспецифичных ссаживаниях достоверных различий в суммарной частоте проявления элементов агрессивного поведения между самками *M. musculus* и самцами *M. spicilegus* не отмечено ( $90.4 \pm 65.5$ ,  $112.2 \pm 62.8$ ,  $p > 0.05$ ). Наблюдались достоверные различия в частоте проявления отдельных элементов агрессивного поведения. Так, например, самки *M. musculus* чаще и дольше самцов *M. spicilegus* преследовали партнера ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ) и обходили его по дуге ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ), дольше демонстрировали позу подчинения ( $p < 0.05$ ). В то время как у самцов *M. spicilegus* с большей, чем у самок *M. musculus* частотой отмечалась поза подчинения ( $p < 0.05$ ), чаще и дольше они перепрыгивали через партнера ( $p < 0.01$  и  $p < 0.01$ ), совершали прыжок с отталкиванием партнера ( $p < 0.05$  и  $p < 0.05$ ). Это подтверждает наше предположение о том, что более выраженная агрессивность самок *M. musculus* (в сравнении с самками *M. spicilegus*) при ссаживании с самцами – конспецификами имеет ритуализованный характер: в отсутствии полового поведения при гетероспецифичном ссаживании более агрессивными оказались самки *M. spicilegus*. Возможно, это также связано с тем, что по условиям эксперимента самцы и самки в гетероспецифичных вариантах ссаживаний не были знакомы друг с другом, что является важным фактором при спаривании особей *M. spicilegus*. Этой же причиной можно объяснить меньшую (по сравнению с самцами и самками *M. musculus*) склонность особей этого вида к проявлению нейтрального социально-ориентированного поведения в отношении потенциальных половых партнеров близкородственного вида.

Возможно, высокая согласованность и ритмичность поведения половых партнеров у *M. spicilegus*, формирующаяся на основе высокой «плотности» нейтральных индивидуально-ориентированных форм поведения, становится нереализуемой при гетероспецифичных контактах с особями *M. musculus*. Так как для *M. musculus* характерна гораздо более выраженная жесткость и специфичность поведения по отношению к другой особи как возможному половому партнеру, это должно приводить к полному нарушению коммуникативного процесса при гетероспецифичных контактах самцов и самок *M. spicilegus* и *M. musculus*. Таким образом, видоспецифические особенности поведения при встрече половых партнеров могут играть роль надежных механизмов прекопуляционной изоляции у симпатрических видов домовых мышей.

Результаты этих исследований частично опубликованы нами в тезисной форме – [1, 2, 4, 31, 32].

Наша работа проводилась на домовых мышах надвидового комплекса *Mus musculus s. lato*. Данный надвидовой комплекс может служить удобной моделью для исследования механизмов прекопуляционной изоляции и видообразования, поскольку среди домовых мышей встречаются формы, находящиеся на разных стадиях дивергенции. Объектом исследований были особи «хороших» симпатрических видов, надежно изолированных и не скрещивающихся в природе, несмотря на их способность гибридизировать в лабораторных условиях – *M. musculus* и *M. spicilegus*. С точки зрения филогенетических отношений домовые мыши представляют собой две дивергентные группы, первая включает синантропные виды, а вторая дикоживущие. Таким образом, в нашей работе использованы виды, относящиеся к разным филогенетическим группам.

Полученные данные свидетельствуют о существенных различиях в стереотипе полового поведения у *M. musculus* и *M. spicilegus*. Работы, в которых приводилось бы описание полового поведения представителей дикоживущих таксонов, нам не известны. Достаточно детально исследовано лишь поведение лабораторных мышей разных линий [37, 38, 39, 40, 41]. Следует отметить, что стереотип полового поведения лабораторных мышей в целом сходен с таковым *M. musculus*, при этом для лабораторных мышей, как и для домашних *M. musculus*, характерны садки с множественными интромиссиями, не заканчивающиеся эякуляцией. В опытах наблюдалось не более двух эякуляций за 24 часа [38].

Результаты настоящих и ранее проведенных исследований свидетельствуют в пользу того, что за время обособления группы синантропных видов, с одной стороны, и группы дикоживущих аллоидов, с другой, произошло резкое расхождение их коммуникативных систем, связанных с передачей обонятельных сигналов [5], а также с обменом сигналами при поведенческих взаимодействиях. Поскольку основной сенсорной системой у данной группы грызунов является обоняние, то возникает вопрос о возможной роли эволюционных преобразований в структуре и функционировании этой системы в формировании межвидовой изоляции близкородственных видов.

Имеющиеся на сегодняшний день данные доказывают определяющее влияние хемосенсорной информации, поступающей через проекционные пути ВНС (вомероназальной системы) на инициацию полового и агрессивного поведения, важность хемосигналов как носителей информации об индивидуальной специфичности и половой принадлежности особи. Как отмечалось во введении, различия в составе хемосигналов двух близкородственных видов домашних мышей могут играть важную роль в качестве факторов прекопуляционной изоляции. В то же время, данные недавних

исследований с мутантными мышами с очевидностью указывают на независимость самой моторной программы комплекса полового поведения от наличия функциональной ВНС [35, 43, 47]. Это подтверждается и многочисленными исследованиями по деафферентации вомероназальной системы. Билатеральная бульбэктомия элиминирует копулятивное поведение у самцов мышей. Разрушение же ВНО (вомероназального органа) у сексуально опытных самцов приводит к значительному дефициту, но не к полному нарушению проявления полового поведения [21], тогда как удаление вомероназального органа у не имеющих полового опыта самцов практически полностью элиминирует половое поведение [16]. В опытах на хомяках было показано, что значимость для самцов хемосигналов самок, не связанных с активацией ВНО, может приобретаться по мере накопления индивидуального опыта. Такое «обучение» может быть опосредовано через сенсорные входы обонятельной системы. Как нормальное половое поведение с самками, так и половое поведение, направленное на анестезированных самцов с нанесенным на них запахом вагинальных выделений самки, в большей мере нарушается при разрушении ВНС, если оно проведено перед тем, как по мере взросления животные приобретают половой опыт. Большинство самцов, у которых ВНО удалялся перед приобретением полового опыта с самкой, при первоначальном тестировании демонстрировали определенный уровень недостаточности полового поведения. В то же время, ни одно из животных, у которых ВНО был удален после приобретения полового опыта, впоследствии не проявляло какого либо ухудшения половой функции [42].

ВНС является главным кандидатом на роль хемосенсорного детектора, тесно связанного с инициацией запрограммированных ответов [50]. Она имеет относительно прямые проекции в области мозга, связанные с размножением.

Стимуляция ВНС в значительной степени определяет адекватность ответов на химические сигналы у животных, не имеющих социального/полового опыта, но опыт позволяет использовать большое разнообразие сенсорных входов для реализации определенных поведенческих ответов.

Поскольку моторная программа полового поведения, а также его проявление у взрослых сексуально опытных животных не всегда определяется функциональностью ВНО, можно предположить, что решающим фактором, предотвращающим спаривание при встрече сексуально опытных потенциальных половых партнеров близкородственных видов, могут быть не только различия в хемосигналах или их рецепторном коде, но и отличия в формах реагирования на эти хемосигналы и присутствие потенциального полового партнера. Другими словами, различия во всем комплексе поведенческих взаимодействий, предшествующих спариванию, могут определять срыв (отсутствие результативности) коммуникативного процесса при встрече потенциальных половых партнеров близкородственных видов.

По результатам настоящего исследования можно сделать вывод, что при встрече взаимодействия конспецифичных половых партнеров *M. musculus* и *M. spicilegus* имеют ряд важных качественных межвидовых различий. Они (при отсутствии выраженных различий в морфологии и сходстве поз и телодвижений полового поведения) должны опираться на видоспецифические особенности в структуре социальных группировок сравниваемых видов. По данным ряда исследователей [13, 15] типичной системой размножения у синантропных видов *M. domesticus* и *M. musculus*, является полигиния. В популяциях *M. musculus* она может широко варьировать в зависимости от особенностей использования пространства и доступных ресурсов [6, 8, 9]. У этих видов доминантные самцы защищают территорию, на которой они размножаются. Самки обитают в пределах

территориального участка самцов. В период размножения они могут проявлять взаимную заботу о потомстве в общем гнезде [22, 23, 30]. Самки, кооперирующиеся при выращивании потомства, часто связаны близким родством [22, 49]. Система размножения и пространственная организация популяций *M. spicilegus* до конца не изучена. Недавние лабораторные исследования позволяют предполагать наличие у данного вида моногамной системы размножения. Это подтверждается, в частности, большим успехом размножения в парах по сравнению с группами, состоящими из самца и двух самок [26], а в ряде случаев ярко выраженным агрессивным поведением одной самки по отношению к другой, приводящим к гибели более слабой особи [13, 14]. В пользу этого же свидетельствуют особенности родительского поведения и кооперация родителей, участвующих в заботе о потомстве [44], а также высокий уровень агрессивности при встречах незнакомых особей, вне зависимости от их половой принадлежности [13, 45, 48]. По-видимому, в естественных популяциях этого вида сформировавшаяся пара защищает участок от проникновения конспецифичных незнакомых особей. Из этого можно сделать вывод, что существенные различия во взаимоотношениях между размножающимися партнерами и, в целом, в социальной структуре у домовых и курганчиковых мышей должны препятствовать формированию стабильных размножающихся гетероспецифичных группировок.

Различия между особями *M. musculus* и *M. spicilegus* в формах реагирования на обонятельные сигналы конспецификов и особей близкородственного вида были обнаружены нами в ранее проведенных исследованиях. Показано, что особи *M. spicilegus* более индивидуализировано реагировали на источник запаха самцов – конспецификов (у них наблюдался существенно больший разброс в реакциях на этот источник запаха, по сравнению

с реакциями на источник запаха особи – конспецифика, при этом они достоверно дольше находились около источника запаха самца своего вида [1]). Такого индивидуализированного способа реагирования на источник запаха самцов и самок своего вида (т.е. с большим разбросом в реакциях на источник запаха конспецифика, по сравнению с источником запаха гетероспецифика) у особей *M. musculus* не наблюдалось. Возможно, это связано с различиями в системах размножения сравниваемых видов – напомним, что у *M. musculus* она является полигинной, а у *M. spicilegus*, по-видимому, в значительной степени моногамной. Это подразумевает большую прочность индивидуальных связей, а следовательно, и более индивидуализированный способ реагирования на хемосигналы особей конспецификов у *M. spicilegus*. Это предположение нашло свое подтверждение в парных гомо - и гетероспецифичных ссаживаниях самцов и самок *M. musculus* и *M. spicilegus*. Длительность многих элементов нейтрального социально - ориентированного поведения при ссаживании самцов и самок *M. spicilegus* была достоверно больше таковой при ссаживании половых партнеров *M. musculus*, что может быть связано с более высоким уровнем индивидуальных связей в размножающихся парах *M. spicilegus*. У *M. musculus* в большей степени проявлялись ритуализованные формы поведения – мозаичные движения у самцов и ритуализованные формы агрессии у самок. По нашему мнению, более выраженная ритуализованность (дифференциация) поведения, предшествующего спариванию, у особей *M. musculus* (по сравнению с *M. spicilegus*) может быть эволюционно закрепленным результатом отсутствия длительных и устойчивых индивидуальных связей между половыми партнерами этого вида. В этом случае ритуализация, вероятно, позволяет избегать открытой агрессии между особями со слабыми индивидуальными связями, поскольку «сведение множества разнообразных возможностей поведения к одной – единственной, несомненно,



уменьшает опасность неоднозначного толкования» [11]. В то время как меньшая выраженность ритуализации поведения, предшествующего спариванию, у особей *M. spicilegus*, может быть эволюционно закрепленным результатом формирования относительно длительных и устойчивых индивидуальных связей в размножающихся парах этого вида. Это предполагает меньшее участие в таком формировании врожденных дифференцированных форм поведения и большее - не дифференцированного социально - нейтрального поведения, в котором существенное значение имеет процесс обучения. Действительно, показано, что формирование пар у *M. spicilegus* включает процессы обучения [46]. Результатом такого «обучения», вероятно, является большая согласованность действий и половой активности в целом у самцов и самок *M. spicilegus*. О слабой ритуализации половых взаимодействий у *M. spicilegus*, свидетельствует и наличие высокого уровня агрессивности при встречах незнакомых особей, вне зависимости от их половой принадлежности [13, 45, 48].

В перекрестных ссаживаниях самцов *M. musculus* и самок *M. spicilegus* часто наблюдались открытые не ритуализованные формы агрессии со стороны самцов *M. musculus*, что, по-видимому, свидетельствует о том, что рецептивные самки *M. spicilegus* не воспринимались ими в качестве половых партнеров. У самок *M. spicilegus* агрессия носила оборонительный характер, однако достаточно часто проявлялись также и ритуализованные (социальные) формы агрессии [18].

Такие существенные различия в формах реагирования и взаимодействия между половыми партнерами у *M. musculus* и *M. spicilegus*, наряду с различиями в реагировании на кон- и гетероспецифические обонятельные сигналы, возможно, являются важным звеном в механизмах прекопуляционной изоляции между этими близкородственными видами домовых мышей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 07-04-00525-а.

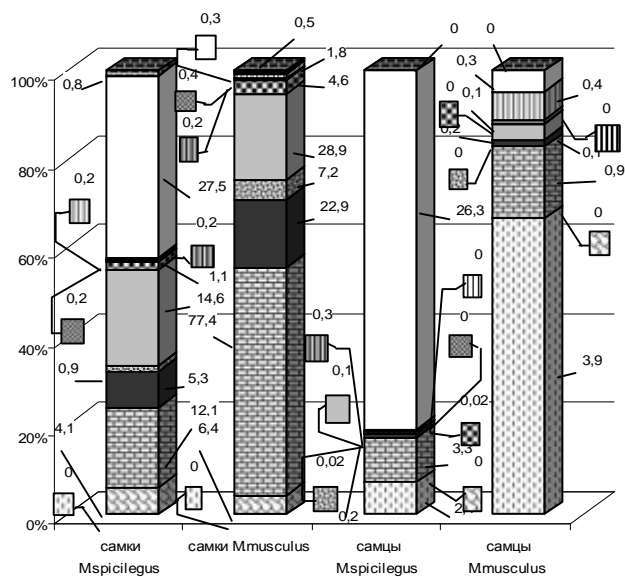
#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Амбарян А.В., Котенкова Е.В.* //Систематика, палеонтология и филогения грызунов. Ред. Н. Абрамсон, А. Аверьянов. Труды ЗИН РАН. 2005. Т. 306. С. 5.
2. *Амбарян А.В., Котенкова Е.В., Вознесенская В.В.* // Биология – наука XXI века. 8-я Международная Пущинская школа-конференция молодых ученых. 17-21 мая 2004 г. Сборник тезисов. Пущино, 2004. С.188.
3. *Амбарян А.В., Вознесенская А.Е.* //Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН. М., 2004. С. 5.
4. *Котенкова Е.В., Амбарян А.В.* // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. Ред. Э.И. Воробьева М., Б.Р. Стриганова М., Т-во научных изданий КМК. 2005. С.283.
5. *Котенкова Е.В., Амбарян А.В.* //Успехи современной биологии, 2003. Т.123. №6. С.599.
6. *Котенкова Е.В., Мунтяну А.И.* // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126. №5. С.513.
7. *Котенкова Е.В., Осипова О.В., Лялюхина С.И.* //Домовая мышь. Ред. В.Е. Соколов и др., М.: ИЭМЭЖ. 1989. С. 256.
8. *Краснов Б.Р.* //Зоол. журн. 1988. Т.67. N1. С.102.
9. *Краснов Б.Р., Хохлова И.С.* // Домовая мышь. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, ред. М.: Наука. 1986. С. 190.

10. *Лавренченко Л.А., Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш.* // Домовая мышь. Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова, М.: Наука. 1994. С. 93.
11. *Лоренц К.* Обратная сторона зеркала. М.: Республика. 1998. 493 с.
12. *Панов Е.Н.* Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 1989. С.312.
13. *Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И.* Биология домовый и курганчиковой мышей. М.: Наука. 1990, С. 1.
14. *Соколов В.Е., Осадчук А.В., Котенкова Е.В.* // Докл. АН СССР. Т.300. 1988, N 5. С.1270.
15. *Baudoin C., Busquet N., Dobson F. S., Cheusi G., Feron C., Durand J-L., Heth G., Patris B., Todrank J.* //Biological Journal of the Linnean Society. 2005. V. 84. P. 323.
16. *Bean N.J., Wysocky C.J.* //Chem. Senses. 1985. V. 10. P. 421.
17. *Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F.*//Ann.Rev.Ecol.Syst.1993. V.24. P. 119.
18. *Brain P.F.* // Multidisciplinary Approaches to Aggression Research. (P.F. Brain, ed). Amsterdam-N.Y.-Oxford: Elsevier/North-Holland and Biomedical Press.1981. P. 53.
19. *Bruce H.M.,* //Nature. 1959. V.184. P.105.
20. *Bruce H.M.* //J. Reprod. Fert. 1960. V. 1. P. 311.
21. *Clancy A.N., Coquelin A., Macrides F., Gorski R.A., Nobel E.P.* //J. Neurosci. 1984. V.2. P.2222.
22. *Dobson F. S., Jacquot C., Baudoin C.* // Canadian Journal of Zoology. 2000 V.








78. P.1806.
23. *Dobson F. S., Baudoin C.* // Canadian Journal of Zoology. 2002. V. 80. P. 980.
24. *Estep D.W., Lanier D.L., Dewsbury D.A.* // Anim. Learn. Behav. 1975. V.3. P. 329.
25. *Feron Ch., Cheusi G.* //Physiology and Behavior. 2003. V.78. P. 717.
26. *Gouat P., Feron C.* //Reproduction, Fertility and Development. 2005. V. 17. P. 617.
27. *Grant E.C., Mackintosh I.H.* //Behavior 1963. V.21. P. 246.
28. *Hurst, J.L.* //Journal of Zoology, London, 1986. V. 210. P. 623.
29. *Ivantcheva A., Cassing J.*// Comptes Rendus de l'academie des Sciences. Ser. III. 1999.V.322. P.597.
30. *König B.* //Animal Behavior. 1994. V. 48. P. 1449.
31. *Kotenkova E.V., Ambarian A.V.* // Hystrix. The Italian Journal of Mammology. 10-th. Rodens et Spatium. 2006. P 73.
32. *Kotenkova E., Ambarian A., Voznesenskaia A., Voznesenskaya V.* // XXIX International Ethological conference/ Abstracts. Budapest, Hungary, August 20-27, 2005. P.1.
33. *Kotenkova E.V., Naidenko S.V.* //Advances in Chemical Communication in Vertebrates. R.E. Johnston, D. Muller-Schwarze and P. Sorensen, eds. New York: Plenum Press.1999. P. 299.
34. *Kotenkova E.V., Osadchuck A.V., Lyalyukhina S.I.* // Acta Theriol. 1989 V.34. N. 22. P.315.
35. *Leypold, B.G., Yu, C.R., Leinders-Zufall, T., Kim, M.M., Zufall, F., Axel, R.*//Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2002. V. 99. P. 6375.
36. *Mackintosh J. H.* //Symposium of the Zoological Society of London. 1981.


- V.47. P.337.
37. *McGill T.E.* //Anat. Rec. 1960. V.138. P.367.
38. *McGill T.E.* // Behaviour. 1962. V.19. N4. P.341.
39. *McGill T.E.* // J.Genet.Psychol. 1963. V.103. P.53.
40. *McGill T.E.* // Sex and Behavior. Beach F/A (ed). Wiley, 1965. N.Y. P.76.
41. *McGill T.E., Blight W.C.* // J.Comp.Physiol.Psychol. 1963. V.56. P.887.
42. *Meredith M.*//Physiol. Behav. 1986. V. 36. P. 737.
43. *Norlin E. M., Gussing F, Berghard A.* //Curr Biol 2003; V.13: P.1214.
44. *Patris B., Baudoin C.* //Behavioral Processes. 2000 V. 51. P. 35.
45. *Patris B., Gouat P., Jacquot C., Christophe N., Baudoin C.* //Aggressive Behavior. 2002. V.28 P. 75
46. *Patris B, Baudoin C.* // Animal Behaviour 1998. 56: P. 1465.
47. *Stowers, L., Holy, T.E., Meister, M., Dulac, C., Koentges, G.* //Science. 2002. V. 295. P. 1493.
48. *Simeonovska-Nicolova D.M.* // Acta Ethologica. 2003. V. 6. P. 81.
49. *Wilkinson G. S., Baker A.E.M.* //Ethology. 1988. V. 77. P. 103..
50. *Wysocki C.J., Meredith M.* // Neurobiology of Taste and Smell. 1987. Wiley. New York. P. 125.





**Рис.1. Средняя длительность и процентные доли элементов агрессивного поведения у особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).**

**Условные обозначения:**


-  маятникообразные движения
-  схватка
-  прыжок с отталкиванием партнера
-  прыжок через партнера
-  поза подчинения на трех лапах
-  поза подчинения
-  отталкивание лежа

 отталкивание из вертикальной стойки

 отталкивание из боковой стойки


 хлестание хвостом

 обход по дуге

 поза угрозы


 преследование

 нападение с прыжка

 нападение с ударом

 боковая стойка

 взаимная стойка

 боксирование

 переползание

 обнюхивание

 приближение



следование



назо – анальный контакт



назо – назальный контакт



принюхивание издали



самцы *M. spicilegus*



самки *M. spicilegus*

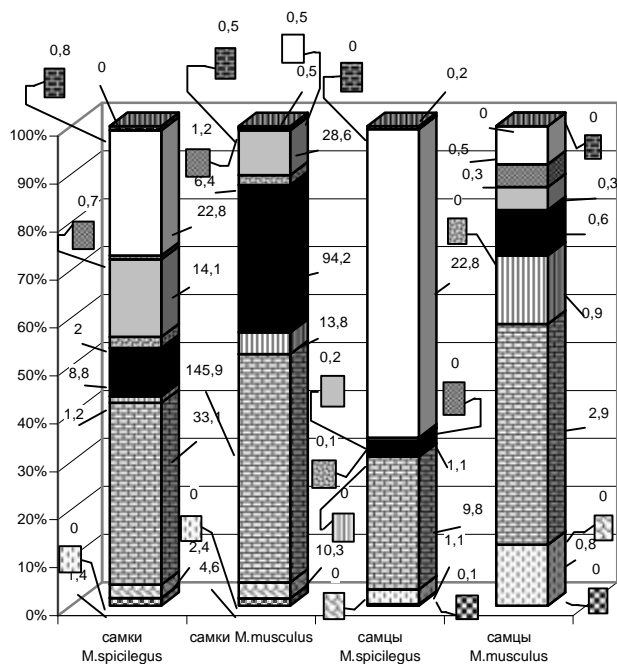


самцы *M. musculus*

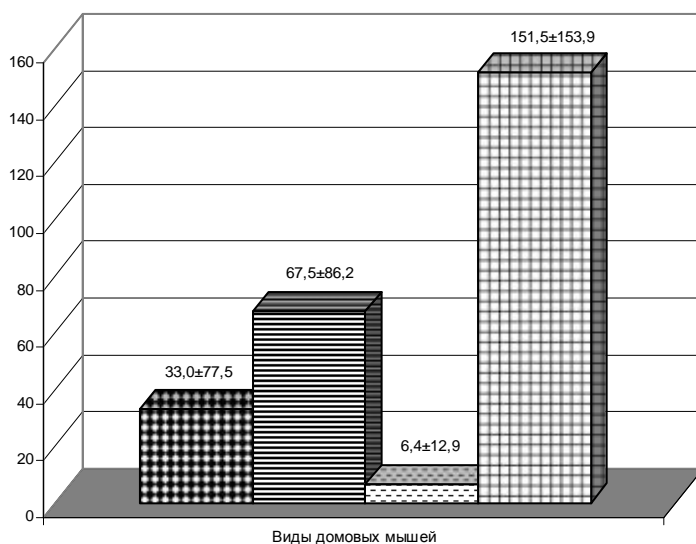


самки *M. musculus*

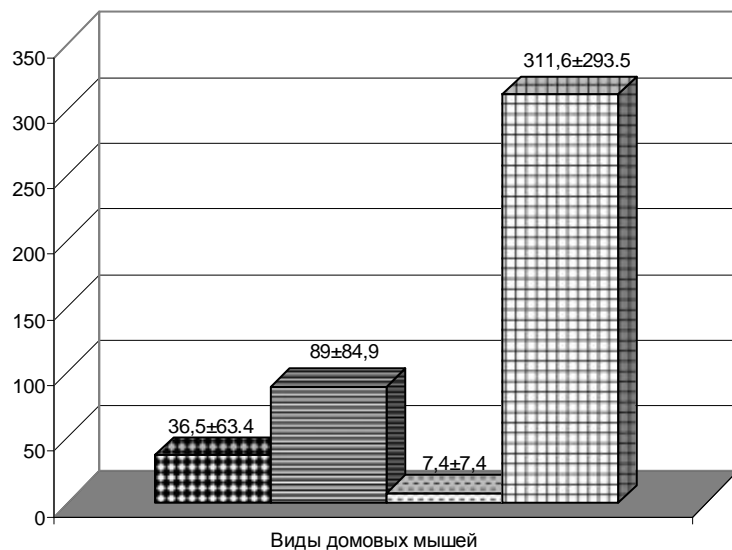




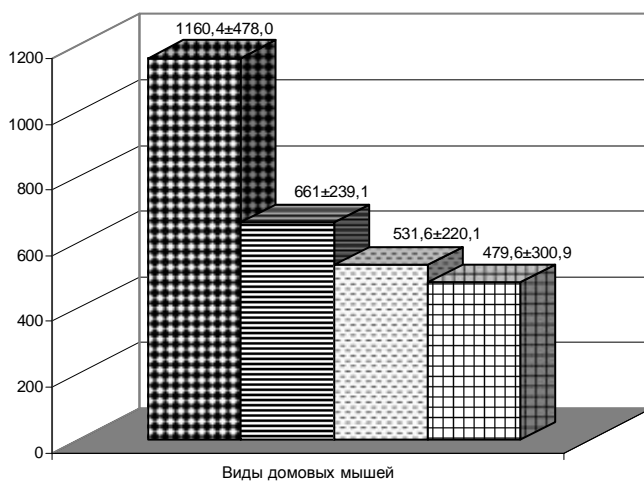
**Рис. 2. Средняя частота и процентные доли элементов агрессивного поведения особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).**



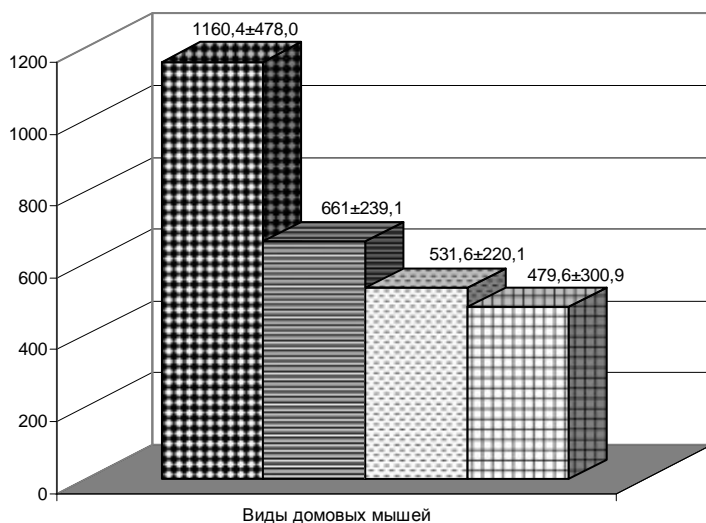
**Рис. 3. Средняя суммарная длительность элементов агрессивного поведения у самцов и самок *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).**



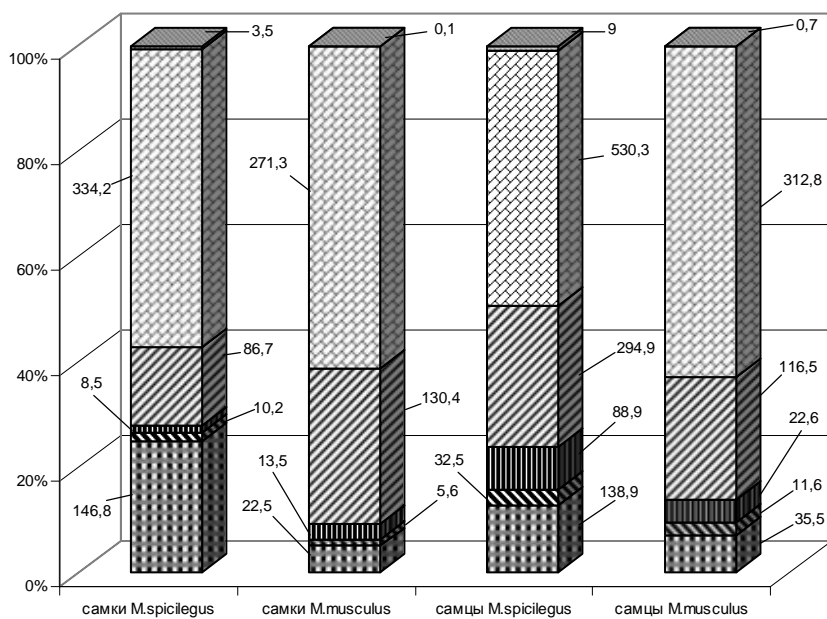
**Рис. 4. Средняя суммарная частота элементов агрессивного поведения у самцов и самок *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).**



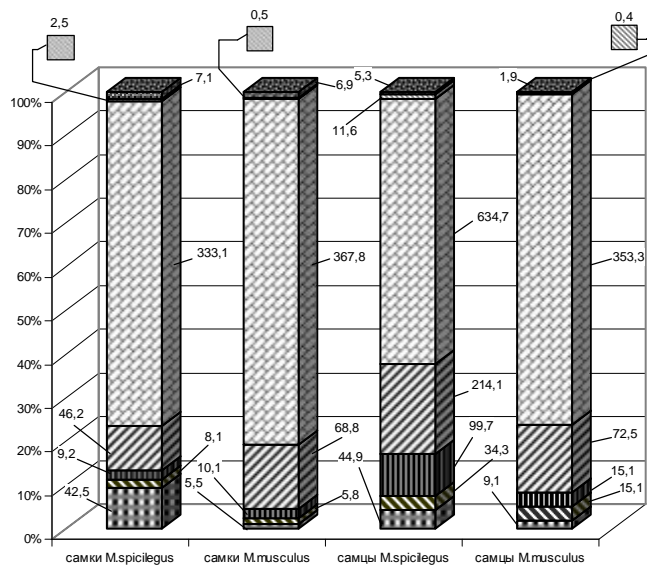
**Рис. 5. Средняя суммарная частота элементов нейтрального социально-ориентированного поведения у особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).**



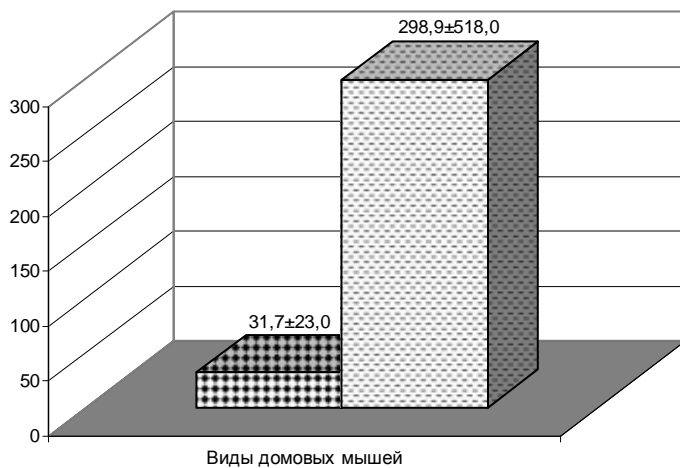
**Рис. 6. Средняя суммарная длительность элементов нейтрального социально - ориентированного поведения самцов и самок *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).**



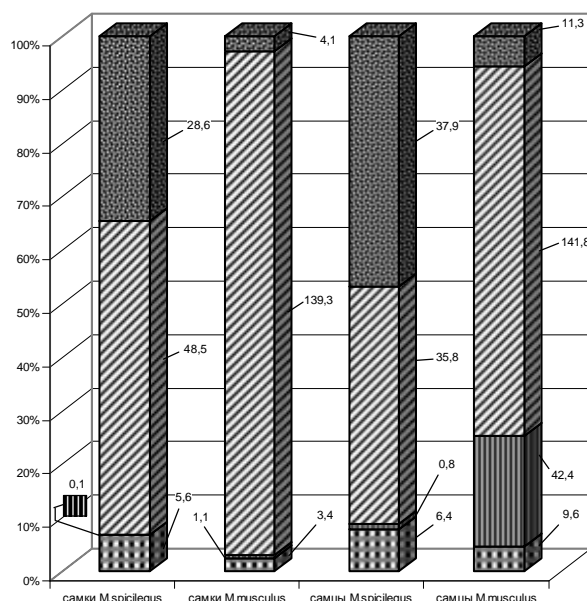
**Рис. 7. Средняя частота и процентные доли элементов нейтрального социально - ориентированного поведения особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).**



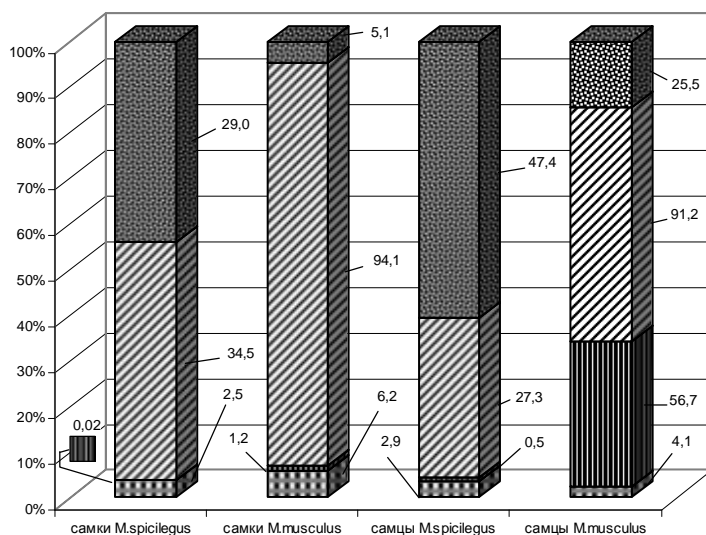
**Рис. 8.** Средняя длительность и процентные доли элементов нейтрального социально ориентированного поведения особей *M. musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).



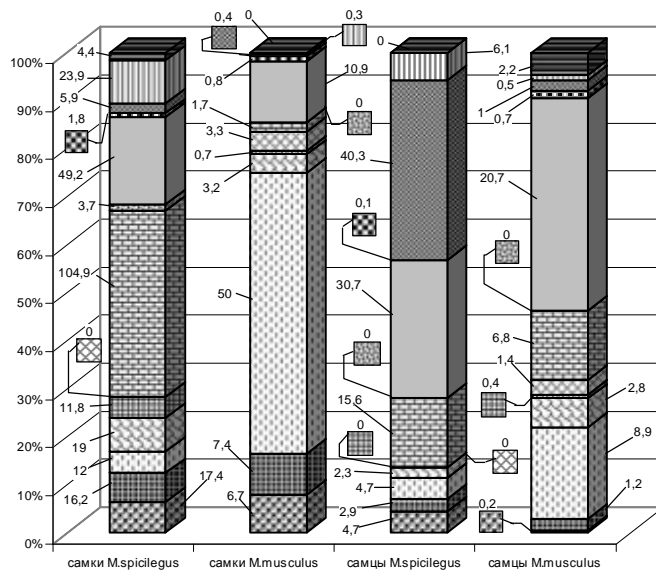
**Рис. 9.** Среднее суммарное число толчков в садках с интромиссией приходящееся на одну эякуляцию у самцов *M.musculus* и *M.spicilegus* (конспецифичные ссаживания).



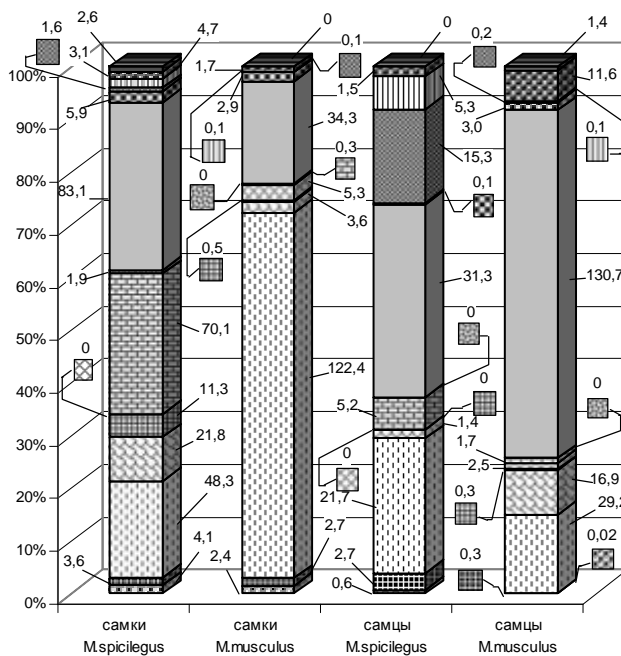
**Рис.10. Средняя частота и процентные доли элементов нейтрального социально ориентированного поведения особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (гетероспецифичные ссаживания).**



**Рис. 11. Средняя длительность и процентные доли элементов нейтрального социально ориентированного поведения особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (гетероспецифичные ссаживания).**



**Рис. 12. Средняя частота и процентные доли элементов агрессивного поведения особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (гетероспецифичные ссаживания).**



**Рис. 13. Средняя длительность и процентные доли элементов агрессивного поведения особей *M.musculus* и *M.spicilegus* (гетероспецифичные ссаживания).**

## Аннотация

Надвидовой комплекс *Mus musculus* s.l. включает в себя формы, находящиеся на разных стадиях дивергенции: симпатрические виды, парапатрические таксоны, скрещивающиеся в зонах контакта ареалов, а также аллопатрические виды. Это делает домовых мышей удобной модельной группой для микроэволюционных исследований, в том числе по проблеме механизмов репродуктивной изоляции. В настоящей работе проведен сравнительный анализ полового поведения двух близкородственных видов домовых мышей – *M. musculus* и *M. spicilegus*. Выявлены существенные различия паттерна полового поведения этих видов. Обсуждается возможная роль таких различий в механизмах репродуктивной прекопуляционной изоляции, а также связь различий полового поведения с особенностями социальной организации *M. musculus* и *M. spicilegus*.

## Abstract

*Mus musculus* s.l. superspecies complex comprise forms on the different stages of divergence: sympatric species, parapatric taxa, which interbreed in their areals contact, and also allopatric species. This is performed a house mice complex as suitable model group for studies in microevolution, especially in problem of reproductive isolating mechanisms. In present study was made comparative analysis of pattern of sexual behavior in two closely related taxa of house mice - *M. musculus* and *M. spicilegus*. It been revealed substantial differences in sexual behavior pattern of two closely related taxa. A possible role of this difference in premating isolating mechanisms and bond of difference in sexual behavior pattern with social organization characters in closely related taxa of house mice are discussed.

Специальные термины: надвидовой комплекс – superspecies complex, близкородственные виды - closely related species.