

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ДОМОВЫХ И КУРГАНЧИКОВЫХ МЫШЕЙ (*MUS MUSCULUS* S. STR. И *MUS SPICILEGUS* PETENYI), ОПРЕДЕЛИВШИЕ ИХ ОТНОСИТЕЛЬНЫЙ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ УСПЕХ И АРЕАЛЫ

А.Н. Милишников

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва
milishnikov@mail.ru

В сравнительном анализе биологических характеристик видов, обуславливающих характер их местообитаний и величину ареалов, камнем преткновения обычно является невозможность их корректного сопоставления по причине территориальной разобщенности популяций. Различия природных факторов, могут быть достаточно велики даже для близко расположенных популяций, что делает какие-либо выводы по сопоставлению видовых характеристик некорректными. Эта проблема разрешима при исследовании симбиотопичных популяций, что позволяет провести сравнительный анализ видов в «чистом» виде и в сравнительном же аспекте реально оценить общую стратегию их существования и эволюционных тенденций.

Такого рода сравнение было проведено нами на двух близких видах надвидового комплекса домовых мышей *Mus musculus* s. lato, представленных смешанными выборками дикоживущих домовых (в узком смысле *Mus musculus* s. str.) и курганчиковых мышей (*Mus spicilegus*), пойманных на злаковых полях Молдавии (Бошканы-Трушены и Круглик). В июле мыши отлавливались на полях, а в ноябре на тех же полях выкапывались из 9 курганчиков. Генотипический аллозимный анализ 172 особей проводился по 30 белковым локусам, из которых 4 были видоспецифичны (Милишников и др., 1998). В данном анализе двух видов, обитающих в условиях симбиотопии, выявленный уровень генной изменчивости у курганчиковых мышей (оцененный по доле полиморфных локусов и фактической гетерозиготности) оказался втрое ниже, чем у домовых. Это являлось прямым и однозначным указанием на то, что выявленные различия обусловлены не внешними экологическими факторами, а биологическими особенностями самих видов.

Ранее, при сопоставлении общего уровня аллозимной изменчивости в популяциях 8 видов надвидового комплекса домовых мышей по единым 34 белковым генам, курганчиковые мыши также заметно выделялись самым низким уровнем генной изменчивости (Милишников, 1994). При этом оставалось неясным, какими именно особенностями курганчиковых мышей обусловлены эти различия – эффектом основателя, социальной структурой популяций, особыми стереотипами поведения мышей при строительстве курганчиков, условиями зимовки, отбором, инбридингом, прерыванием поколений в жизненном цикле, дифференциальной смертностью мышей, репродуктивной стратегией вида или другими особенностями?

Для выяснения этого было проведено сравнение репродуктивных потенциалов в популяциях домовых и курганчиковых мышей и исследована динамика генотипической изменчивости (Милишников, 2005а). В частности, у обоих видов было теоретически оценено общее количество генераций потомства от двух ушедших на зимовку сестринских самок, из двух последовательных пометов – середины августа и середины сентября. Учитывались основные репродуктивные параметры видов: наступление половозрелости самок в 2,5 месяца, беременность – 21 день, частота пометов – в среднем 1 месяц, последний помет – не позднее середины октября. При этом не принимались в расчет ежегодные колебания климата и некоторые нормально варьирующие биологические параметры популяций (сроки начала зимовки и весеннего

размножения мышей, зависящих от погодных условий, дисперсия плодовитости самок, неравномерность частоты летних пометов и некоторые другие). Ясно, что такой подход в сравнительной оценке видов, является упрощением реальной картины их существования. Но именно такая формализация проблемы позволила увидеть то, что раньше не замечали или не могли объяснить.

Полученный результат оказался достаточно неожиданным. При последовательном размножении перезимовавших самок и их весенне-летнего потомства, суммарное количество пометов в жизненном цикле курганчиковых мышей оказалось почти вдвое больше, чем в жизненном цикле домовых мышей (43 помета против 23 от двух самок). Очевидно, что такая разница репродуктивных потенциалов двух близких видов обусловлена более ранним началом размножения курганчиковых мышей. Последнее утверждение основывается на данных о том, что первые спаривания созревших за зиму курганчиковых мышей происходят в самих курганчиках уже в начале февраля, когда на полях еще лежит снег, а среднесуточная температура воздуха имеет отрицательные значения, в то время как первые спаривания домовых мышей начинаются лишь в середине марта. Об этом свидетельствуют многочисленные факты обнаружения в курганчиках в самом начале марта кормящих самок с детенышами, а на полях в середине апреля – сеголеток в возрасте 1-1,5 месяцев (Наумов, 1940; Писарева, 1948; Sutova, 1969; Соколов и др., 1990).

В свою очередь более раннее начало размножения курганчиковых мышей, в сравнении с домовыми мышами, происходит исключительно благодаря их способности строить для перезимовки курганчики с запасами корма, под которыми температура воздуха зимой в норах положительная, а в гнездовой камере сохраняется стабильная температура +16-18°C с зимним минимумом +14°C (Самарский, 1978). Такие условия обеспечивают курганчиковым мышам активную зимовку и огромное преимущество перед домовыми мышами, существенно снижая давление отбора в популяциях по факторам холодового стресса и бескормицы. В сравнении с ними зимовка домовых мышей происходит или в собственных зимовочных норах, или в простых норах других животных, или в скирдах и ометах соломы, без запасов корма, большей частью пассивно и в состоянии оцепенения.

Зададимся вопросом – имеет ли повышенный потенциал размножения курганчиковых мышей биологическое значение и дает ли он какое-либо преимущество в межвидовом сообществе? Ответ на него неоднозначен. С одной стороны, благодаря этой способности популяции курганчиковых мышей «могут позволить себе» уход на зимовку в курганчики только последнего или двух последних, осенних поколений при элиминации всех мышей старших возрастных групп. Это явление известно давно и хорошо описано в литературе (Наумов, 1940; Лялюхина, 1984), однако до сих пор никто не придавал ему особого биологического смысла. Очевидно, что оно больше связано с социальным поведением мышей, а не с отбором, так как молодые мыши, строящие курганчик и составляющие одну семью, проявляют в этот период выраженную агрессию к чужакам, не допуская их в курганчик (Лялюхина, 1984; Котенкова и др., 1989). С другой стороны, такое дифференцированное по возрасту резкое сокращение численности популяций курганчиковых мышей уже в предзимний период является ни чем иным, как ежегодным прерыванием поколений, равносильное (но далеко не идентичное) ежегодному прохождению популяцией «горлышка бутылки». «Цена» ему – снижение генной изменчивости. Кроме того, из этого вытекает, что риск достижения популяцией курганчиковых мышей критического значения численности в летний период должен быть значительно ниже, чем у домовых мышей, независимо от годовых климатических колебаний. В свою очередь у домовых мышей, в сезоны с особо мягкими зимами, вероятность достижения популяциями «пороговой» численности летом должна резко возрастать, что в реальности и происходит. Поэтому в терминах г/К-стратегии видов (MacArthur, Wilson, 1967; Schaffer,

1974; Щипанов, 2001), курганчиковых мышей можно считать менее склонными к г-стратегии, чем домовых.

Вторая «цена» за увеличение репродуктивного потенциала курганчиковых мышей – это снижение генной изменчивости вследствие инбридинга. Первый помёт перезимовавших мышей, происходящий между сибсами в курганчике (см. выше), снижает уровень гетерозиготности у дочерних особей на 25% в сравнении с гетерозиготностью родителей (Ли, 1978). Суммарная же потеря гетерозиготности при одном инбредном помёте, с учетом затухания коэффициента инбридинга в поколениях, должна составлять по нашим расчетам, 4,4%. Помимо этого, второе оплодотворение и беременность самок могут наступать во время послеродового эструса на 1-3 сутки после рождения детенышей, т.е. в начале марта, когда мыши еще живут в курганчике и используют остатка зимнего корма (Соколов и др., 1990), особенно в годы с поздней весной. В этом случае ежегодное падение гетерозиготности популяции за один жизненный цикл достигнет 7,8%.

Но популяции не могут постоянно терять генетическую изменчивость. Должны быть механизмы, противодействующие этому процессу. Как оказалось, они существуют. У курганчиковых мышей восстановление уровня гетерозиготности происходит при аутбредных весенне-летних межкурганчиковых (межсемейных) скрещиваниях, чему способствует значительное снижение агрессивности мышей и ослабление территориальности в это время сезона. В сравнении с ними у домовых мышей территориальность и уровень агрессии взрослых самцов к «чужакам» постоянны (Соколов и др., 1990). Мы предполагаем, что именно благодаря высокому уровню весенне-летней панмиксии (социальный фактор) в популяциях курганчиковых мышей сохраняется весь фонд имеющегося аллельного разнообразия, несмотря на постоянное действие двух вышеуказанных факторов, снижающих генную изменчивость – инбридинга и прерывания поколений. Это подтверждает тот факт, что доля низкополиморфных локусов (с частотой второго аллеля меньшей 0,05) доходит в исследованных популяциях до 24% (Милишников, 2005а, б). Если бы ежегодное снижение генной изменчивости в популяциях не было компенсировано, то редкие аллели должны были бы быстро исчезнуть.

Второй механизм поддержания генной изменчивости реализуется у курганчиковых мышей при взаимодействии дифференциальной смертности и стабилизирующего отбора. В исследованных популяциях было выявлено устойчивое увеличение средней гетерозиготности в старших возрастных группах (возраст определялся по стертости зубов) с одновременным смещением соотношения полов в сторону самок. Перезимовавшие мыши из популяции Бошканы-Трушены в возрасте 10-11 месяцев имели вдвое больший уровень средней гетерозиготности по 30 локусам, чем молодые сеголетки в возрасте 1-3 месяца (0,056 против 0,026). Особенно заметно стабилизирующий отбор происходил по локусу *Idh-1* (изоцитратдегидрогеназы), увеличивая гетерозиготность в группе «старых» мышей в популяции Бошканы-Трушены в 3 раза, а в популяции Круглик – в 2,5 раза. Наиболее же выраженное увеличение гетерозиготности в популяции Бошканы-Трушены наблюдалось у самцов из группы «старых» перезимовавших мышей. Все самцы (11 особей), дожившие до предельного для них возраста в 10 месяцев, оказались гетерозиготами по *Idh-1* (см. рисунок). Однако столь сильное давление стабилизирующего отбора имеет реальный вклад в увеличение гетерозиготности популяций только до середины лета. Дальше он становится биологически бесполезным, так как к концу лета – началу осени «старые» мыши с повышенной гетерозиготностью уже перестают участвовать в размножении и погибают (Милишников и др., 1998).

Из полученных данных можно сделать вывод, что два рассматриваемых вида домовых мышей отличаются друг от друга не отдельными биологическими или экологическими признаками, а их взаимообусловленной совокупностью. Величина

совместного вклада общей плодовитости самок и выживаемости их потомства, так называемая «репродуктивная ценность» (Fisher, 1930), у курганчиковых мышей оказалась значительно выше, чем у домовых. Такое преимущество курганчиковые мыши получили в процессе эволюционной выработки и наследственного закрепления специфических стереотипов поведения по строительству зимних убежищ и запасанию корма на зиму, позволяющих раньше, чем домовые мыши, начинать размножение и успешно сохранять потомство.

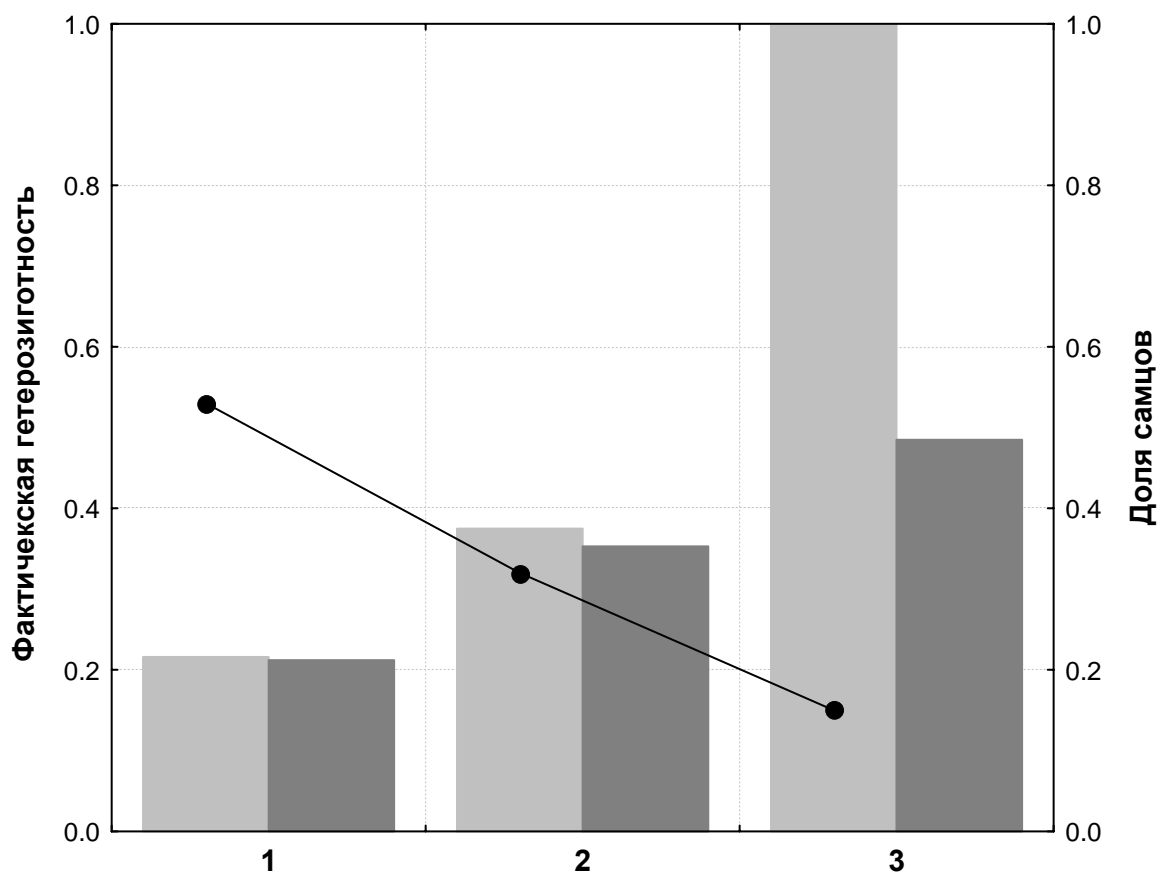


Рис. Действие стабилизирующего отбора по локусу *Idh-1* в популяциях курганчиковых мышей Бошканы-Трушены.

На оси абсцисс: 1 – группа сеголеток 1-2-месячного возраста, выкопанных из 6 курганчиков в середине ноября (70 особей), 2 – группа сеголеток 1-5-месячного возраста, отловленных на поле в июле (25 особей), 3 – группа перезимовавших мышей 10-11-месячного возраста, отловленных на том же поле в июле (33 особи). На оси ординат: слева – наблюдаемая гетерозиготность изоцитратдегидрогеназы-1 в различных возрастных группах мышей, справа – доля самцов в группах. Светлые столбики – самцы; темные столбики – самки; кружки, соединенные линией – доля самцов в группе

В то же время выявленные взаимосвязанные процессы ежегодного предзимнего и зимнего снижения общей генной изменчивости в популяциях курганчиковых мышей и наблюдаемые эффекты ее восстановления при действии стабилизирующего отбора в летний период, а также летняя дифференциальная по генотипам смертность самцов являются, по-видимому, лишь внешним проявлением генетического гомеостаза популяций. Сам же механизм половой и генотипической изменчивости курганчиковых мышей в их жизненном цикле, при отсутствии видимых внешних экстремальных факторов, реализуется, скорее всего, на уровне целостных геномов особей и более сложен, чем мы сейчас это себе представляем. Однако достаточно уверенно можно утверждать, что наблюдаемая у курганчиковых мышей относительно низкая генная изменчивость, по сравнению со всеми другими видами домовых мышей, не случайна и является неотъемлемым свойством вида – одним из звеньев причинно-следственных связей, выработанных им в процессе собственной эволюции.

Одним из оценочных показателей гомеостаза популяций служит энергия, которая, помимо основного обмена, расходуется животными в их жизненном цикле. Затраты энергии на терморегуляцию и общий обмен веществ у курганчиковых мышей достоверно меньше, чем у домовых (Кулюкина, 1998). Принципиально различна у них и сезонная динамика уровня обмена веществ, определенная по потреблению мышами кислорода (Ладыгина, 1964). У домовых мышей потребление кислорода повышается с лета, достигая максимума осенью. У курганчиковых мышей динамика противоположна – от весны к осени потребление кислорода незначительно снижается, но зимой возрастает и достигает максимума. Эти данные согласуются с особенностями жизненного цикла курганчиковых мышей, в котором более равномерно и экономно расходуются внутренние ресурсы на обеспечение целостности и стабильности популяции.

Если генеральной линией эволюции считать приспособление живых организмов к существованию в меняющейся среде, повышение их устойчивости на всех стадиях развития, совершенствование передачи наследственной информации потомкам и повышение уровня организации и жизнедеятельности их сообществ (Шмальгаузен, 1968), то эволюционный успех домовых и курганчиковых мышей по этим признакам во многом оказывается относительным. Продвижение этих видов на север (Din et al., 1986; Klein et al., 1987) в том и другом случае можно считать эволюционным успехом. Но этот успех привел к принципиально различному типу адаптаций. У домовых мышей – к увеличению экологической пластичности, что позволило виду распространиться по всей территории бывшего СССР и стран Восточной Европы, а благодаря синантропизации еще больше расширить свой ареал. У курганчиковых же мышей, оставшихся независимыми от человека и ныне распространенных лишь в ограниченных областях Украины, Молдавии, Румынии, Венгрии, Австрии, Македонии, Греции и Белгородской области России (Соколов и др., 1990; Булатова, Ковальская, 2004), адаптивная стратегия была направлена на экономное расходование внутренних ресурсов и увеличение репродуктивной ценности популяций, что привело к экологической специализации и ограничению возможностей дальнейшего распространения и эволюционного развития этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Булатова Н.Ш., Ковальская Ю.М.** Курганчиковая мышь в России: первое хромосомное доказательство // Вестн. ВОГиС. 2004. Т. 8, № 3. С. 149-150.
- Котенкова Е.В., Осипова О.В., Лялюхина С.И.** Репертуар поз, телодвижений и сезонные изменения поведения при социальных взаимодействиях у курганчиковых мышей (*Mus hortulanus* Nordm.) // Домовая мышь. М. ИЭМЭЖ АН СССР, 1989. С. 256-272.
- Кулюкина Н.М.** Видовые различия трофических потребностей грызунов // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. С. 197-206.
- Ладыгина Н.М.** К сравнительной характеристике курганчиковой и домовой мышей // Вопросы генетики и зоологии. Харьков, 1964. С. 67-74.
- Ли Ч.** Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 555 с.
- Лялюхина С.И.** Сравнительное исследование биологии домовой (*Mus musculus* L.) и курганчиковой (*Mus hortulanus* Nord.) мышей в ареале совместного обитания: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
- Милюшников А.Н.** Сравнительная белковая изменчивость в популяциях // Домовая мышь. М.: Наука. 1994. С. 116-140.
- Милюшников А.Н.** Репродуктивный потенциал и генная изменчивость в популяциях курганчиковых (*Mus spicilegus*) и домовых (*Mus musculus* s. str.) мышей как результат их эволюции // Докл. РАН. 2005а. Т. 404, № 5. С. 710-714.
- Милюшников А.Н.** Разрешим ли «парадокс изменчивости» природных популяций? / Эволюционная биология / Ред. В.Н. Стегний. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 2005б. Т. 3. С. 208-232.

- Милишников А.Н., Рафиев А.Н., Мунтяну А.И.** Генотипическая изменчивость в популяциях курганчиковых мышей *Mus spicilegus* Petenyi, 1882 на различных фазах жизненного цикла // Генетика. 1998. Т. 34, № 7. С. 947-952.
- Наумов Н.П.** Экология курганчиковой мыши *Mus musculus hortulanus* Nordm. // Тр. Ин-та эволюц. морфологии АН СССР. 1940. Т. 3, № 1. С. 33-76.
- Писарева М.Е.** К экологии и систематике курганчиковой мыши // Сб. работ биол. фак. ДГУ: Науч. зап. 1948. Т. 32. С. 68-71.
- Самарский С.Л.** О температурном режиме убежищ курганчиковой мыши // II съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. М.: Наука. 1978. С. 189-190.
- Соколов В.Е., Котенкова Е.В., Лялюхина С.И.** Биология домового и курганчикового мышей. М.: Наука, 1990. 207 с.
- Шмальгаузен И.И.** Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Наука, 1968. 383 с.
- Щипанов Н.А.** Экологические основы управления численностью мелких млекопитающих: избранные лекции. М., 2001. 182 с.
- Fisher R.A.** The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon press, 1930. 272 p.
- MacArthur R., Wilson E.O.** The theory of island biogeography. Princeton; New-Jersey: Princeton Univ. Press, 1967. 203 p.
- Schaffer W.M.** Optimal reproductive effort in fluctuating environments // Amer. Nat. 1974. V. 108. С. 783-790
- Sutova M.** Importanta factoriali structurali in procesele de dinamica populatiei la *Mus musculus spicilegus* Pet. // Stud. si cercet. biol. Ser. zool. 1969. V. 21. P. 377-384.