

УДК 599.323.45

**ОЦЕНКА ФЕРТИЛЬНОСТИ
ЭКОЛОГИЧЕСКИ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ФОРМ ДОМОВЫХ МЫШЕЙ
И ИХ ГИБРИДОВ НАДВИДОВОГО КОМПЛЕКСА
MUS MUSCULUS SENSU LATO (RODENTIA: MURIDAE)**

А. Н. Мальцев, А. В. Амбарян, Е. В. Котенкова

*Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, Москва, Ленинский просп., 33
E-mail: evkotenkova@yandex.ru*

Поступила в редакцию 13.03.15 г.

Оценка фертильности экологически различающихся форм домовых мышей и их гибридов надвидового комплекса *Mus musculus sensu lato* (Rodentia: Muridae). – Мальцев А. Н., Амбарян А. В., Котенкова Е. В. – У домовых мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. относительная масса семенников больше, а качество спермы выше у экзоантропных видов, чем у синантропных. В работе показано, что такая закономерность наблюдается и на внутривидовом уровне, поскольку индекс массы семенников и концентрация спермы в ряде сравнений были достоверно выше у факультативно синантропных подвидов *Mus musculus wagneri* и *M. m. gansuensis* по сравнению с синантропным *M. m. musculus*. Характер наследуемости этих признаков необходимо учитывать при трактовке результатов экспериментальных скрещиваний домовых мышей.

Ключевые слова: *Mus musculus wagneri*, *Mus musculus gansuensis*, *Mus musculus musculus*, домовые мыши, качество спермы, относительная масса семенников, фертильность.

Fertility evaluation of ecologically different forms of house mice and their hybrids of the superspecies complex *Mus musculus sensu lato* (Rodentia: Muridae). – Maltsev A. N., Ambaryan A. V., and Kotenkova E. V. – In house mice from the superspecies complex *Mus musculus* s.l., the relative weight of their testicles is higher and the sperm quality is better for the exoanthropic species than for the synanthropic ones. It is shown that this pattern is observed at an intraspecific level as well, since the testicle weight index and sperm concentration were significantly higher in the hemi-synanthropic subspecies *Mus musculus wagneri* and *M. m. gansuensis* as compared to the synanthropic *M. m. musculus* in a few comparisons. The heritability of these indices should be considered when interpreting the results of experimental crosses in house mice.

Key words: *Mus musculus wagneri*, *Mus musculus gansuensis*, *Mus musculus musculus*, house mice, sperm quality, relative mass of testes, fertility.

DOI: 10.18500/1684-7318-2016-3-280-291

ВВЕДЕНИЕ

Домовые мыши, являющиеся объектом настоящего исследования, представляют собой надвидовой комплекс, *Mus musculus* s.l., в который входят две дивергентные группы: синантропных (*Mus musculus* L., 1758; *M. domesticus* Schwarz et Schwarz, 1943; *M. castaneus* Waterhouse, 1842) и экзоантропных (*M. spicilegus* Petyi, 1882; *M. macedonicus* Petrov et Ruzic, 1983; *M. spretus* Lataste, 1883) видов (Boursot et al., 1993; Sage et al., 1993). Синантропные и экзоантропные виды симпа-

патричны и не скрещиваются между собой в природе, но гибридизируют в лаборатории (Лавренченко и др., 1994; Boursot et al., 1993), в то время как синантропные таксоны парapatричны и скрещиваются в местах контакта ареалов, а экзoантропные виды аллопатричны (Sage et al., 1993). Синантропные виды характеризуются высокой степенью эврибионтности и широко расселились по Земному шару с помощью человека, населяя как материки, так и острова (Кучерук, 1994). Экзoантропные виды хорошо приспособлены к конкретным особенностям среды обитания и имеют ограниченный ареал (Лялюхина и др., 1989; Соколов и др., 1990; Котенкова, Прилуцкая, 1994). По степени снижения экологической пластичности и степени взаимосвязи с человеком домовых мышей можно расположить следующим образом: *Mus castaneus*, *M. domesticus*, *M. musculus*, *M. spretus*, *M. macedonicus*, *M. spicilegus*. В этом ряду первые три вида представляют собой настоящих синантропов¹, а три последующие – экзoантропы, при этом представители *M. spretus* могут непродолжительное время обитать в постройках, *M. macedonicus* населяет агроценозы и в постройках не обнаружен, а *M. spicilegus* облигатный экзoантропный вид, круглый год обитающий в открытых биотопах (Котенкова, Прилуцкая, 1994; Котенкова, Мунтяну, 2007). Согласно принятой нами типизации синантропии (Kucheruk, 1965), *M. musculus* – настоящий синантроп и представляет собой политипический вид, в который входят несколько морфологически и/или цитогенетически диагностируемых, а также экологически различающихся подвидов (Лавренченко, 1990, 1994; Якименко и др., 2003; Mezghherin, Kotenkova, 1992). Среди них *M. m. musculus*, представители которого на большей части ареала обитают в постройках человека, однако могут выселяться из них в открытые местообитания в теплый период года (Тупикова, 1947; Соколов и др., 1990). *M. m. wagneri* и *M. m. gansuensis* распространены южнее, их представители на значительной части ареала круглый год живут в открытых биотопах, однако могут заселять и постройки (Виноградов и др., 1936; Слудский и др., 1977), то есть являются факультативными синантропами.

Некоторые физиологические параметры, определяющие конкурентоспособность спермы: ее качество (концентрация, морфология сперматозоидов) и размер семенников изменяются интегрированно (Malo et al., 2005, 2011), иными словами, чем больше семенники, тем выше качество спермы, а значит, ее конкурентоспособность и фертильность самцов. Способность к оплодотворению эякулята самца зависит как от физиологических характеристик самой спермы (Foote, 2003; Malo et al., 2005; Gotoh, 2010), так и от объема семенников (Gomendio et al., 1998). Рост

¹ К настоящим синантропам по В. В. Кучерук (Kucheruk, 1965) относятся виды, которые способны обитать во всех типах строений, вплоть до современных многоэтажных зданий. Они настолько хорошо приспособлены к жизни в населенных пунктах и постройках человека, что смогли расселиться с ним на большей части Земного шара. Ареал, сформировавшийся благодаря использованию жилищ человека, по площади в несколько раз превосходит исходный, естественный ареал вида. В экстремальных частях вновь сформировавшегося ареала животные живут исключительно в постройках человека, не осваивая естественные биотопы. В оптимуме как исходного, так и вновь сформировавшегося ареала значительная часть населения может обитать за пределами городов и поселков.

относительной массы семенников часто сопровождается как ростом и увеличением массы ткани, производящей сперму, так и возрастанием эффективности продукции спермы на единицу массы этой ткани (Lupold et al., 2009), вследствие чего увеличивается концентрация сперматозоидов и количество спермы в эякуляте самца (Møller, 1988, 1989). Фертильность самца определяется генетическими (Gomendio et al., 2000; Golas et al., 2008; Gotoh, 2010) и онтогенетическими (Florman, Ducibella, 2006) программами, лежащими в основе сложного комплекса процессов, определяющего стадии формирования спермы, ее созревания и транспортировку в репродуктивных путях самки, а также саму подготовку к оплодотворению. У мышей вес семенников достоверно коррелирует с концентрацией спермы, и вместе оба показателя обеспечивают надежную оценку репродуктивного статуса самцов (Forejt, Iványi, 1974; Good et al., 2008). Показано, что независимо от сезона размножения, стадии популяционного цикла, условий обитания (у животных, отловленных в природе, и у содержащихся в лаборатории), относительный размер семенников экзотропных видов, входящих в надвидовой комплекс *Mus musculus* s.l., всегда достоверно больше, чем синантропных (Frynta et al., 2009). Для оценки степени развития посткопуляционных механизмов изоляции между близкородственными формами в качестве одного из критериев часто используют фертильность или стерильность их гибридов, полученных экспериментальным путем. В связи с этим результаты исследований по сравнительному изучению конкурентоспособности спермы и фертильности разных форм домовых мышей и их гибридов могут дать дополнительную информацию также и для оценки их таксономического статуса.

Задачей работы была сравнительная оценка показателей фертильности и конкурентоспособности спермы самцов экологически различающихся подвидов *M. musculus* и удаленных популяций подвида *M. m. musculus* и их гибридов по индексу массы семенников, концентрации спермы и на основании анализа морфологии сперматозоидов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Фертильность самцов оценивали по массе семенников, концентрации спермы и на основании анализа морфологии сперматозоидов. Проанализировано 48 самцов в возрасте 90 – 240 дней (табл. 1). Для получения гибридов проведены экспериментальные скрещивания между разными формами домовых мышей в виварии на научно-экспериментальной базе Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН «Черноголовка» в 2010 – 2014 гг. Для формирования пар использовали зверьков F₁, F₂, F₃ поколений, полученных от животных, отловленных в природе. Представители *M. m. musculus* были отловлены в г. Москве, Московской области, г. Ишиме, г. Кишиневе и в Цимлянских песках (Волгоградская область); представители *M. m. wagneri* – в окрестностях г. Астрахань, представители *M. m. gansuensis* – в пос. Нижний Цасучей (Забайкальский край). Пары домовых мышей (самец и самка) формировали из половозрелых особей в возрасте 40 – 90 дней сроком на 3 – 6 месяцев. В дальнейшем проанализировано 10 самцов-гибридов F₁ от межпопуляционных скрещиваний и 6 бэккроссов от реципрокных скрещиваний (табл. 2). Самцов забивали в возрасте 90 – 180 дней с использованием

Таблица 1
Масса тела, размеры семенников, концентрация и число аномальных сперматозоидов у самцов разных форм домовых мышей, гибридов и бэкрсов

Форма / Подвид	Число исследованных самцов	Масса тела, г	Масса семенника, г	Индекс массы семенника, %	Концентрация спермы (n) 1×10^4	Количество аномальных сперматозоидов, %	
						всего	первичных аномалий
<i>M. m. musculus</i> (M)	10	16.96±0.4	0.06±0.003	0.368±0.012	5.95±0.64	52.68	3.87
<i>M. m. musculus</i> (Ц)	6	15.0±0.43	0.073±0.003	0.487±0.02	9.58±0.71	32.52	5.58
<i>M. m. musculus</i> (И)	2	18.1±0.92	0.062±0.006	0.34±0.05	10.4±4.4	45.2	7.4
<i>M. m. wagneri</i>	8	16.71±0.66	0.079±0.004	0.48±0.032	12.27±0.95	32.38	5.17
<i>M. m. gansuensis</i>	6	14.67±1.11	0.096±0.011	0.651±0.044	10.78±2.03	31.36	6.4
♂ <i>M.m.w.</i> × ♀ <i>M.m.m.</i> (M)	8	15.69±0.47	0.06±0.009	0.39±0.05	8.84±1.22	41.08	6.48
F ₁ от ♂ <i>M.m.g.</i> × ♀ <i>M.m.m.</i> (И)	2	16.6±0.81	0.087±0.002	0.52±0.04	13.4±2.1	41.25	6.35
Бэкрсовы от ♂ <i>M.m.m.</i> (M) × ♀ F ₁ (♂ <i>M.m.m.</i> (M) × ♀ <i>M.m.m.</i> (K))	7	17.52±0.56	0.066±0.003	0.38±0.02	6.1±0.29	46.01	9.07

Примечание. М – г. Москва и Московская область, И – г. Ишим, К – г. Кишинев, Ц – Цимлянские пески. *M.m.m.* – *Mus musculus musculus*, *M.m.w.* – *Mus musculus wagneri*, *M.m.g.* – *Mus musculus gansuensis*.

углекислого газа (диоксида углерода). Семенники (правый и левый) от каждого самца помещали в пробирки Эппендорф, а затем взвешивали на весах Ohaus модели Adventurer™ (Ohaus Corp. Pine Brook, NJ, USA) с точностью до 0.01 г. Массу тела определяли с помощью весов Ohaus модели Scout™ (Ohaus Corp. Pine Brook, NJ, USA) с точностью до 0.1 г. Количество сперматозоидов в двух эпидидимисах подсчитывали в камере Горяева, в ней же анализировали их морфологию. Для этого каудальные части эпидидимисов, полученные от каждого самца, измельчали в 200 мкл фосфатного буфера, добавляли ещё 800 мкл фосфатного буфера и оставляли на 30 мин при периодическом перемешивании для выделения сперматозоидов.

Таблица 2

Аномалии сперматозоидов домашних мышей

Норма	Аномалии	
	первичные	вторичные
Акросома	укороченная отсутствие акросомы деформированная	—
Головка	деформированная	сдвоенные головки отсутствие головки
Шейка	спирально закрученная	изгиб
Хвост	—	изогнутый укороченный петля на конце отсутствие хвоста спирально закрученный
Весь сперматозоид	многочисленные аномалии спираль клубок	—
Сперматозоиды не сливаются, отделены один от другого	слияние спермиев	—

Далее раствор переносили в конусообразную пластиковую пробирку объёмом 5 мл и добавляли 200 мкл эозина для окраски сперматозоидов. К данному раствору добавляли 1000 мкл фосфатного буфера, тщательно встряхивали и оставляли на 30 мин. Перед тем как взять пробу (10 мкл) для камеры Горяева, ещё раз встряхивали пробирку с раствором (так как сперматозоиды оседают на дно). 10 мкл пробы помещали в одно поле камеры Горяева, а затем и во второе. Подсчёт количества сперматозоидов и регистрацию аномалий морфологии проводили визуально в пяти больших квадратах каждого из полей под световым микроскопом при увеличении $\times 116$. Подсчитывали число аномальных и нормальных сперматозоидов. Аномалии сперматозоидов оценивали в соответствии с модифицированной нами классификацией ряда авторов (Kot, Handel, 1987; Pogany, Balhorn, 1992; Burrue et al., 1996; Oka et al., 2004; Storchová et al., 2004; Kawai et al., 2006) (см. табл. 2). Для вычисления концентрации подсчитывали среднее число сперматозоидов в миллион на 1 мл (Searle, Beechey, 1974; Storchová et al., 2004; Vyskočilová et al., 2005). Для статистической обработки данных использован ранговый критерий Краскела – Уоллиса, апостериорные парные сравнения проведены с использованием теста Данна.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные данные представлены на рис. 1 – 6 и в табл. 1. Близкородственные формы домовых мышей наиболее существенно различались по показателям индекса массы семенников и концентрации спермы. Так, сравнение индекса массы семенников у самцов разных подвигов домовых мышей (см. рис. 1) *M. t. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. t. wagneri*, *M. t. gansuensis*, *M. t. musculus* (Цимлянские пески) выявило достоверное превышение этого показателя у *M. t. gansuensis* в сравнении с *M. t. musculus* (тест Краскела – Уоллиса – $H_3 = 19.270$, $P < 0.001$; тест Данна при попарном апостериорном сравнении самцов *M. t. gansuensis* и *M. t. musculus* – $Q = 4.231$, $P < 0.001$). Сопоставление индекса массы семенников *M. t. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. t. wagneri* и их гибридов первого поколения (см. рис. 2) показало достоверное превышение этого показателя у самцов *M. t. wagneri* в сравнении с самцами *M. t. musculus* (тест Краскела – Уоллиса – $H_2 = 9.485$, $P = 0.009$; тест Данна при попарном апостериорном сравнении самцов *M. t. wagneri* и *M. t. musculus* – $Q = 3.039$, $P = 0.007$). В то же время медиана индекса массы семенников у гибридов первого поколения была близка по значению к медиане индекса массы семенников у *M. t. wagneri* (см. рис. 2), хотя различия не были достоверны.

Показатель концентрации спермы принимал достоверно более высокое значение у самцов *M. t. wagneri* в сравнении с самцами *M. t. musculus* как при сопоставлении представителей номинативных подвигов домовых мышей (см. рис. 3): *M. t. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. t. wagneri*, *M. t. gansuensis*, *M. t. musculus* (Цимлянские пески) (тест Краскела – Уоллиса – $H_3 = 13.959$, $P = 0.003$, тест Данна при попарном сравнении самцов *M. t. wagneri* и *M. t. musculus* (г. Москва, Московская область) – $Q = 3.592$, $P = 0.002$), так и при сопоставлении *M. t. musculus* (г. Москва, Московская область), *M. t. wagneri* и их гибридов первого поколения (см. рис. 4) (тест Краскела – Уоллиса – $H_2 = 12.474$, $P = 0.002$; тест Данна при попарном сравнении самцов *M. t. wagneri* и *M. t. musculus* – $Q = 3.514$, $P = 0.001$). При этом медианы концентрации спермы у *M. t. gansuensis* и *M. t. wagneri* имели близкие значения (см. рис. 3). Сопоставление различных форм домовых мышей по показателю процентного содержания сперматозоидов с неповрежденной акросомой не выявило наличия существенных различий (см. рис. 5). Гиб-

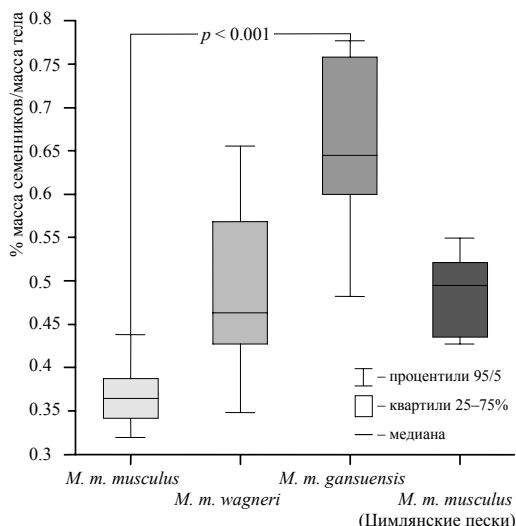


Рис. 1. Медианы и разброс квартилей индекса массы семенников *M. t. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. t. wagneri*, *M. t. gansuensis*, *M. t. musculus* (Цимлянские пески)

риды F_1 *musculus* $\times$ *gansuensis* по значениям индекса массы семенников и проценту аномальных сперматозоидов занимали промежуточное положение по сравнению с родительскими формами, по значениям концентрации спермы были близки к *M. t.*

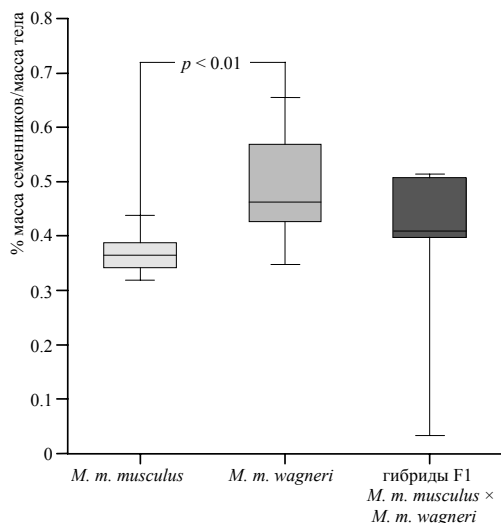


Рис. 2. Медианы и разброс квартилей индекса массы семенников *M. t. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. t. wagneri*, гибридов F_1 *M. t. musculus* $\times$ *M. t. wagneri*. Усл. обозначения см. рис. 1

< 0.01). Качество спермы самцов из г. Ишима было ниже, чем у самцов *M. t. musculus* из г. Москвы и Московской области (см. табл. 1).

gansuensis и превосходили таковые *M. t. musculus* из г. Ишима (см. табл. 1). Поскольку было исследовано лишь 2 гибрида *M. t. musculus* $\times$ *gansuensis*, полученные данные носят предварительный характер и нуждаются в дальнейшем уточнении. Бэкроссы от самки-гибрида F_1 от межпопуляционных скрещиваний зверьков из г. Москвы и г. Кишинева и самца *M. t. musculus* из г. Москвы обладали аналогичными размерами семенников и концентрацией спермы, как и отцы (см. табл. 1). Однако качество спермы данных самцов было значительно хуже, чем у отцовской популяции. У самцов-бэкроссов соотношение первичных аномалий от общего числа составило более 9%, тогда как у самцов *M. t. musculus* (г. Москва и Московская область) их было почти в три раза меньше (около 4%) ($P <$

ОБСУЖДЕНИЕ

Как уже отмечалось выше, между таксонами надвидового комплекса *Mus musculus* s.l. наблюдается широкая вариабельность в массе и размерах семенников, в то время как масса тела самцов варьирует в гораздо меньшей степени (Gomendio et al., 2006; Frynta et al., 2009; Montoto et al., 2011). Выявлена существенная разница в массе семенников и концентрации спермы у синантропных и экзoантропных видов, причем у последних эти показатели всегда выше. Это означает, что у экзoантропных видов мышей естественный отбор был в большей степени, чем у синантропных, направлен на усиление конкурентоспособности спермы. Такая закономерность до сих пор не нашла объяснения (Frynta et al., 2009). Мы обнаружили сходную закономерность на подвидовом уровне, поскольку показатели фертильности самцов факультативно синантропных подвидов *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* в ряде сравнений превосходили таковые у самцов синантропного *M. t. musculus*. Мы попытаемся объяснить полученные данные, исходя из разницы в экологии изученных подвидов.

Условия обитания вне жилищ человека существенно ограничивают возможности экзоантропных форм домовых мышей к размножению и обуславливают его сезонность. В то же время у синантропных форм домовых мышей, обитающих в постройках человека, в отличие от экзоантропных, сезонность размножения не выражена (Лялюхина, 1984; Bronson, 1979; Pelikán, 1981; Barnett, Dickson, 1989; Carlsen, 1993). Поэтому самцы имеют возможность спариваться с самками вне зависимости от времени года (хотя интенсивность размножения может быть подвержена сезонным колебаниям). Круглогодичное размножение синантропных видов мышей, возможно, обуславливает снижение конкуренции спермы самцов и, как следствие, более низкие значения показателей относительного размера семенников и качества спермы. Объекты нашего исследования – подвиды *M. t. wagneri* и *M. t. gansuensis* – в меньшей степени связаны с постройками человека по сравнению с *M. t. musculus*: так, известны большие по площади территории в Средней Азии, где представители первого подвида ведут экзоантропный образ жизни (Виноградов и др., 1936; Слудский и др., 1977). По мнению некоторых исследователей, *M. t. wagneri* является экологическим степным аналогом облигатно экзоантропного вида *M. spicilegus* (Коробицина, Якименко, 2004) и может рассматриваться как факультативно синантропный таксон. Для экзоантропных популяций этого таксона характерна сезонность размножения, поскольку ареал *M. t. wagneri* включает в себя территории с резко континентальным климатом и сезонной ограниченностью ресурсов. Вероятно, при таких условиях может проявляться отбор на повышение конкурентоспособности спермы самцов, что, в свою очередь, и обуславливает более высокие (в сравнении с синантропными формами) показатели относительного размера семенников и качества спермы. Это может быть отчасти справедливо и для другого использованного в настоящей работе факультативно синантропного таксона – *M. t. gansuensis*. При сезонном размножении наблюдается синхронизация готовности к спариванию у самок, т. е. большое число самок приходит в состояние эструса одновременно. В этой ситуации конкуренция за самок между самцами усиливается, что способствует действию отбора на усиление конкурентоспособности спермы. Действительно, недавние исследования показали, что у хищных

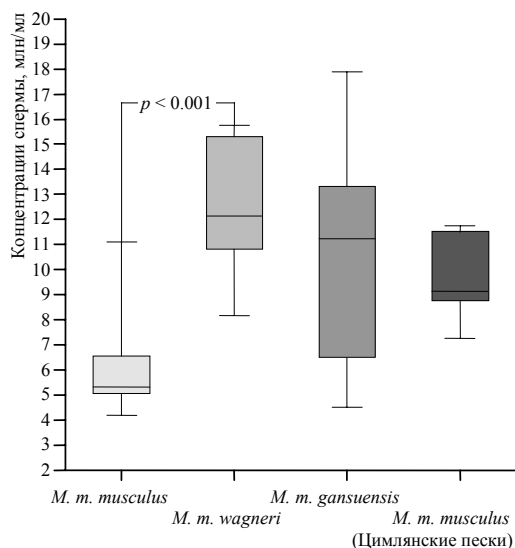


Рис. 3. Медианы и разброс квартилей значений концентрации спермы *M. t. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. t. wagneri*, *M. t. gansuensis*, *M. t. musculus* (Цимлянские пески). Усл. обозначения см. рис. 1

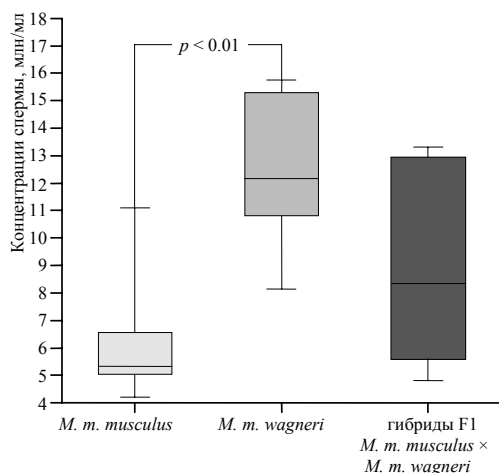


Рис. 4. Медианы и разброс квартилей значений концентрации спермы *M. m. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. m. wagneri*, гибридов F1 *M. m. musculus* × *M. m. wagneri*. Усл. обозначения см. рис. 1

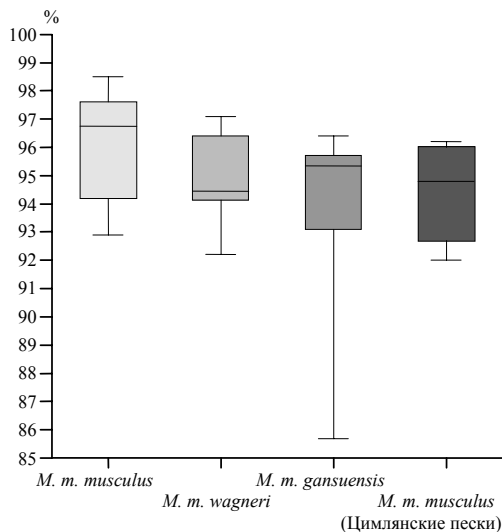


Рис. 5. Медианы и разброс квартилей процентного соотношения сперматозоидов с неповрежденной акросомой *M. m. musculus* (г. Москва и Московская область), *M. m. wagneri*, *M. m. gansuensis*, *M. m. musculus* (Цимлянские пески). Усл. обозначения см. рис. 1

млекопитающих размер семенников не зависит от системы размножения, однако отрицательно коррелирует с продолжительностью сезона размножения: чем короче сезон размножения, тем больше размер семенников (Iossa et al., 2008).

Временные ограничения в размножении экзоантропных форм домашних мышей могут быть и результатом действия внесезонных факторов окружающей среды, что также может способствовать отбору на повышение конкурентоспособности спермы. Так, у *Mus spretus*, домашней мыши, распространенной южнее остальных экзоантропных видов (Юго-Западная Европа и Северная Африка), размножение может происходить круглогодично только при подходящих климатических условиях и доступности корма (Cassaing, 1984; Cassaing, Croset, 1985). Однако антропогенная среда в значительной степени нивелирует действие как сезонных, так и внесезонных факторов окружающей среды, ограничивающих способность домашних мышей к размножению в течение всего года и, таким образом, может существенно ослабить действие отбора на повышение конкурентоспособности спермы самцов.

По всей вероятности, размер семенников является видоспецифическим признаком, что может использоваться даже при видовой диагностике симпатрических таксонов самцов мышей (Соколов и др., 1988). Таким образом, при интерпретации показателей индекса массы семенников, концентрации и качества спермы гибридов необходимо учитывать генетически обу-

словленную разницу этих показателей у родительских форм. Иными словами, на значения этих показателей может в определенной степени оказывать влияние характер наследуемости этих признаков. Вполне возможно, что такую разницу необходимо учитывать и при анализе результатов, полученных для других видов грызунов, что часто вообще не обсуждается в работах по экспериментальной гибридизации. Небольшой размер семенников гибридов по сравнению с одним из родительских видов с крупными семенниками еще не означает, что гибриды обладают пониженной фертильностью.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Показано, что выявленная ранее на видовом уровне закономерность, согласно которой вес семенников и качество спермы экзотропных таксонов домашних мышей, входящих в надвидовой комплекс *Mus musculus* s.l., независимо от ряда факторов окружающей среды достоверно выше по сравнению с синантропными, справедлива и на подвидовом уровне. Характер наследуемости этих признаков необходимо учитывать при трактовке результатов экспериментальных скрещиваний домашних мышей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 12-04-00339 а, № 16-04-00149 а) и Программы «Гранты президента РФ» (проект № МК-3909.2015.4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградов Б. С., Аргиропуло А. И., Гептнер В. Г. Грызуны Средней Азии. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1936. 228 с.
- Котенкова Е. В., Мунтяну А. И. Феномен синантропии : адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus* s. l. // Успехи современной биологии. 2007. Т. 127, № 5. С. 525 – 539.
- Кучерук В. В. Ареал надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / под ред. Е. В. Котенковой, Н. Ш. Булатовой. М. : Наука, 1994. С. 56 – 80.
- Лавренченко Л. А. Систематический анализ надвидового комплекса *Mus musculus* s. lato : автореф. дис. ... канд. биол. М., 1990. 25 с.
- Лавренченко Л. А., Котенкова Е. В., Булатова Н. Ш. Экспериментальная гибридизация домашних мышей // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / под ред. Е. В. Котенковой, Н. Ш. Булатовой. М. : Наука, 1994. С. 93 – 109.
- Лялюхина С. И., Михайленко А. Г., Котенкова Е. В. Кадастрово-справочная карта ареала курганчиковой мыши (*Mus hortulanus* Nordm.) на территории СССР // Домовая мышь / под ред. В. Е. Соколова, Е. В. Котенковой, Б. Р. Краснова, Н. Н. Мешковой / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР. М., 1989. С. 28 – 51.
- Коробичина К. В., Якименко Л. В. Роль и место *wagneri*-подобных форм домашней мыши (*Rodentia*, *Muridae*) в фауне России и сопредельных стран // Зоол. журн. 2004. Т. 83, вып. 8. С. 108 – 1090.
- Котенкова Е. В., Прилуцкая Л. И. Экологические характеристики видов. // Домовая мышь. Происхождение, распространение, систематика, поведение / под ред. Е. В. Котенковой, Н. Ш. Булатовой. М. : Наука, 1994. С. 178 – 185.
- Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А., Грачев Ю. А., Исмаилов М. И., Капитонов В. И., Страутман Е. И., Федосенко А. К., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата : Наука КазССР, 1977. Т. 1, ч. 2. 536 с.

Соколов В. Е., Осадчук А. В., Котенкова Е. В. Маркировочная активность, морфометрический анализ и видоспецифичность половой активации у самцов домового и курганчиковой мышей // Докл. АН СССР. 1988. Т. 300, № 5. С. 1270 – 1273.

Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домового и курганчиковой мышей. М. : Наука, 1990. 207 с.

Тупикова Н. В. Экология домового мыши средней полосы СССР // Фауна и экология грызунов. 1947. Вып. 2. С. 5 – 67.

Якименко Л. В., Коробицына К. В., Фрисман Л. В., Мориваки К., Йонекава Х. Цитогенетика и систематика домовых мышей России и прилежащих стран // Проблемы эволюции. 2003. Т. 5. С. 62 – 89.

Barnett S. A., Dickson R. G. Wild mice in the cold : some findings on adaptation // Biological Reviews. 1989. Vol. 64, № 4. P. 317 – 340.

Boursot P., Auffray J.-C., Britton-Davidian J., Bonhomme F. The evolution of house mice // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. 1993. Vol. 24. P. 119 – 152.

Bronson F. H. The reproductive ecology of the house mouse // The Quarterly Review of Biology. 1979. Vol. 54, № 3. P. 265 – 299.

Burrue V. R., Yanagimachi R., Whitten W. K. Normal mice develop from oocytes injected with spermatozoa with grossly misshapen heads // Biology of Reproduction. 1996. Vol. 55, № 3. P. 709 – 714.

Carlsen M. Migrations of *Mus musculus musculus* in Danish farmland // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1993. Bd. 58, № 3. S. 172 – 180.

Cassaing J. Interactions intra- et interspécifiques chez les souris sauvages du Midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus* : conséquences sur la compétition entre les deux espèces // Biology of Behaviour. 1984. Vol. 9, № 2. P. 281 – 293.

Cassaing J., Croset H. Organisation spatiale, compétition et dynamique des populations sauvages de souris (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Ratty) du midi de la France // Zeitschrift für Säugetierkunde. 1985. Bd. 5, № 2. S. 271 – 284.

Florman H. M., Ducibella T. Fertilization in Mammals // Physiology of Reproduction / ed. J. D. Neill. San Diego : Elsevier, 2006. P. 55 – 112.

Foote R. H. Fertility estimation : a review of past experience and future prospects // Animal Reproduction Science. 2003. Vol. 75, № 1 – 2. P. 119 – 139.

Forejt J., Iványi P. Genetic studies on male sterility of hybrids between laboratory and wild mice (*Mus musculus* L.) // Genetics Research. 1974. Vol. 24, № 2. P. 189 – 206.

Frynta D., Slábová M., Vohralík V. Why do male house mice have such small testes? // Zoological Science. 2009. Vol. 26, № 1 – 2. P. 17 – 23.

Golas A., Dzieza A., Kuzniarz K., Styrna J. Gene mapping of sperm quality parameters in recombinant inbred strains of mice // Intern. J. of Developmental Biology. 2008. Vol. 52, № 2 – 3. P. 287 – 293.

Gomendio M., Harcourt A. H., Roldán E. R. S. Sperm competition in mammals // Sperm Competition and Sexual Selection / eds. T. R. Birkhead, A. P. Møller London : Academic Press, 1998. P. 667 – 755.

Gomendio M., Cassinello J., Roldan E. R. S. A comparative study of ejaculate traits in three endangered ungulates with different levels of inbreeding : fluctuating asymmetry as an indicator of reproductive and genetic stress // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. 2000. Vol. 267, № 1446. P. 875 – 882.

Gomendio M., Martín-Coello J., Crespo C., Magaña C., Roldan E. R. S. Sperm competition enhances functional capacity of mammalian spermatozoa // Proceedings of the National Academy of Sciences. USA. 2006. Vol. 103, № 5. P. 1513 – 1517.

- Good J. M., Handel M. A., Nachman M. W.* Asymmetry and polymorphism of hybrid male sterility during the early stages of speciation in house mice // *Evolution*. 2008. Vol. 62, № 1. P. 50 – 65.
- Gotoh H.* Inherited sperm head abnormalities in the B10.M mouse strain // *Reproduction, Fertility and Development*. 2010. Vol. 22, № 7. P. 1066 – 1073.
- Iossa G., Soulsbury C. D., Baker P. J., Harris S.* Sperm competition and the evolution of testes size in terrestrial mammalian carnivores // *Functional Ecology*. 2008. Vol. 22, № 4. P. 655 – 662.
- Kawai Y., Hata T., Suzuki O., Matsuda J.* The relationship between sperm morphology and in vitro fertilization ability in mice // *J. of Reproduction and Development*. 2006. Vol. 52, № 4. P. 561 – 568.
- Kot M. C., Handel M. A.* Binding of morphologically abnormal sperm to mouse egg zonae pellucidae in vitro // *Gamete Research*. 1987. Vol. 18, № 1. P. 57 – 66.
- Kucheruk V. V.* Synanthropic rodents and their significance in transmission of infection // *Theoretical Questions of Natural Foci Diseases : Proceedings of a Symposium held in Prague / eds. B. Rosicky, K. Heyberger. Prague, 1965. P. 353 – 366.*
- Lupold S., Linz G. M., Rivers J. W., Westneat D. F., Birkhead T. R.* Sperm competition selects beyond relative testes size in birds // *Evolution*. 2009. Vol. 63, № 2. P. 391 – 402.
- Malo A. F., Garde J. J., Soler A. J., Garcia A. J., Gomendio M., Roldan E. R. S.* Sperm velocity and the proportion of normal spermatozoa determine male fertility in natural populations of red deer // *Biology of Reproduction*. 2005. Vol. 72, № 4. P. 822 – 829.
- Mezhzherin S. V., Kotenkova E. V.* Biochemical systematics of the house mice in Central Palearctic region // *J. of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 1992. Vol. 30, № 3. P. 180 – 188.
- Møller A. P.* Ejaculate quality, testes size and sperm competition in primates // *J. of Human Evolution*. 1988. Vol. 17, № 5. P. 479 – 488.
- Møller A. P.* Ejaculate quality, testes size and sperm production in mammals // *Functional Ecology*. 1989. Vol. 3, № 1. P. 91 – 96.
- Montoto L. G., Magana C., Tourmente M., Martin-Coello J., Crespo C., Luque-Larena J. J., Gomendio M., Roldan E. R. S.* Sperm competition, sperm numbers and sperm quality in muroid rodents // *PLoS ONE*. 2011. Vol. 6, № 3. P. e18173.
- Oka A., Mita A., Sakurai-Yamatani N., Yamamoto H., Takagi N., Takano-Shimizu T., Toshimori K., Moriwaki K., Shiroishi T.* Hybrid breakdown caused by substitution of the *X* chromosome between two mouse subspecies // *Genetics*. 2004. Vol. 166, № 2. P. 913 – 924.
- Pelikan J.* Patterns of reproduction in the house mouse // *Symposia of the Zoological Society of London*. 1981. Vol. 47. P. 205 – 229.
- Pogany G. C., Balhorn R.* Quantitative fluorometry of abnormal mouse sperm nuclei // *Journal of Reproduction and Fertility*. 1992. Vol. 96, № 1. P. 25 – 34.
- Sage R. D., Atchley W. R., Capanna E.* House mice as models in systematic biology // *Systematic Biology*. 1993. Vol. 42, № 2. P. 523 – 561.
- Searle A. G., Beechey C. V.* Sperm-count, egg-fertilization and dominant lethality after *X*-irradiation of mice // *Mutation Research*. 1974. Vol. 22, № 1. P. 63 – 72.
- Storchová R., Gregorová S., Buckiová D., Kyselová V., Divina P., Forejt J.* Genetic analysis of *X*-linked hybrid sterility in the house mouse // *Mammalian Genome*. 2004. Vol. 15, № 7. P. 515 – 524.
- Vyskočilová M., Trachtulec Z., Forejt J., Pialek J.* Does geography matter in hybrid sterility in house mice? // *Biological J. of the Linnean Society*. 2005. Vol. 84, № 3. P. 663 – 674.